

Evolución de la distribución geográfica y análisis filogenético de *Canis latrans* (Carnívora: Canidae) para determinar su potencial invasivo en el continente americano.

Rafael Jiménez-Montero ^a y Jamie Martínez-Urbina ^a

^aEscuela de Ciencias Biológicas, Universidad Latina de Costa Rica, San Pedro, Montes de Oca, San José, Costa Rica.

Enviado: 20/5/2022 | **Aceptado:** 28/5/20221 | **Publicado:** 6/6/2022

Resumen

Canis latrans, es una especie que posee grandes capacidades adaptativas lo que ha contribuido a su expansión por el continente americano. En esta investigación se busca analizar su proceso evolutivo y capacidad de expansión en este continente. Para analizar el proceso evolutivo se realizaron tres árboles filogenéticos y para conocer su expansión se realizaron modelados de nicho. De esta manera se pudo observar que no hubo consenso en cuanto a la posición de *C. latrans* en los árboles filogenéticos. Los modelados de nicho no muestran una diferencia significativa entre el pasado y futuro de la distribución de la especie.

Palabras clave: Evolutivo, Expansión, Modelados, Nicho

La especie *Canis latrans* (coyote) pertenece a la familia Canidae. Esta es una especie con origen neártico y se distribuye desde Panamá hasta Alaska (Peña-Mondragón et al, 2014). Esta especie se caracteriza por ser oportunista y generalista, lo que le ha dado la capacidad de establecerse en una gran gama de biomas. Se ha logrado identificar la especie desde bosques tropicales hasta ambientes con alto impacto antropogénico como potreros utilizados para ganadería (Contreras-Moreno et al, 2020).

Así mismo, el gran potencial reproductivo de la especie hace que el aumento en sus poblaciones sea inminente. Debido a esto, la distribución de *C. latrans* ha aumentado

considerable mente en los últimos 30 años (Marineros y Elvir, 2015). Los avistamientos de la especie en sitios donde no se tenían registro va en aumento, desde Norteamérica hasta Centroamérica (Leigh, O'Dea , Vermeij, 2014).

Como se mencionó anteriormente, esta especie tiene características que le otorgan una gran capacidad adaptativa lo cual hace genera más presiones sobre depredadores más especializados (Ramírez-Albores y León-Paniagua, 2014). Si a esto se le suma que los grandes depredadores suelen verse más afectados por estos impactos, se podría vislumbrar un escenario perfecto para *C. latrans* ya que la competencia por los recursos sería mínima (Hidalgo-Mihart et al, 2013).

Es importante mencionar que, a pesar de conocer las características adaptativas de la especie, se desconoce como las presiones antropogénicas puedan estar contribuyendo a la expansión del coyote en el continente americano (Elvir-Valle, Portillo-Reyes y Marineros-Sánchez, 2019). Sin embargo, se cree que la fragmentación del hábitat favorece a que el rango de distribución de *C. latrans* aumente con el pasar del tiempo (Hidalgo-Mihart et al, 2013). Sabiendo esto, especula que la distribución de la *C. latrans* alcanzará Sudamérica en un tiempo no muy lejano, lo que podría traer impactos negativos sobre especies nativas (Hody y Kays, 2018).

Además, el aumento de la distribución de la especie ha llegado a sitios donde la interacción con humanos es constante. Por lo cual, los reportes de depredación de *C. latrans* a animales utilizados para la actividad pecuaria o avícola van en aumento (López, 2010). Entre más se expanden las poblaciones de esta especie más habituales se hacen los problemas con los humanos (Rodríguez, 2011). Las pérdidas económicas generadas estigmatizan a los coyotes lo que ha conllevado a que se le persiga sea cazado de manera preocupante (Elvir-Valle et al, 2019). El objetivo de este estudio es analizar la evolución de *C. latrans*, el pasado presente y futuro de su distribución espacial con el fin de determinar su potencial invasor en el continente americano.

Materiales y métodos

Área de estudio: La especie invasora seleccionada fue *Canis latrans*, conocida con el nombre común de coyote. Se estableció un área de estudio que abarca todo el continente americano, debido a la disponibilidad de datos de la especie y potencial de invasión de esta (Marineros y Elvir, 2015). De la página web GBIF (GBIF, 2020) se obtuvieron avistamientos de *C. latrans* a los cuales se les realizó una limpieza de datos bajo los siguientes filtros: base de registro = observación humana y localización = incluyendo coordenadas. Bajo estas condiciones se obtuvo un total de 18640 datos de avistamientos de la especie.

Variables bioclimáticas: De la página web WorldClim.org versión 2.1 (Fick y Hijmans, 2017) se obtuvieron variables bioclimáticas (cuadro 1) del año 2000 y una proyección de estas variables al año 2070, ambas en resolución ráster de 10 m. Las variables bioclimáticas con proyección a 2070 fueron obtenidas del modelo climático CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project phase 5) del laboratorio BCC-CSM1-1, estas se basan en la trayectoria de concentración representativa rcp85. El rcp85 estima que las concentraciones de gases de efecto invernadero aumentan exponencialmente durante todo el siglo XX (Garijo et al, 2018). Estas variables se seleccionaron debido a que son de acceso libre y por su relevancia en el desarrollo de vida de la especie.

Cuadro 1. Factor de inflación de varianza (VIF) de las variables bioclimáticas para *C. latrans*, según la proyección de tiempo pasado (2000) y futuro (2070) y su respectiva simbología.

Variable (unidades)	Simbología	Año 2000 (VIF)	Año 2070 (VIF)
Temperatura media anual (°C)	BIO1	82.665385	52.983225
Rango mensual temperatura máxima y mínima (°C)	BIO2	9.599692	7.107154
Isotermalidad (°C)	BIO3	0	0
Temperatura estacional (°C)	BIO4	35.454821	0
Temperatura máxima del mes más cálido (°C)	BIO5	58.395921	38.577574
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	BIO6	0	0
Rango anual de temperatura (°C)	BIO7	0	30.051316
Temperatura media del trimestre más húmedo (°C)	BIO8	4.866048	4.780228
Temperatura media del trimestre más seco (°C)	BIO9	7.636236	3.020775
Temperatura media del trimestre más cálido (°C)	BIO10	0	0
Temperatura media del trimestre más frío (°C)	BIO11	0	0
Precipitación anual (mm)	BIO12	0	29.058383
Precipitación del mes más húmedo (mm)	BIO13	8.834671	16.134039
Precipitación del mes más seco (mm)	BIO14	0	0
Estacionalidad de precipitación (mm)	BIO15	5.190468	11.573595
Precipitación del trimestre más húmedo (mm)	BIO16	0	0
Precipitación del trimestre más seco (mm)	BIO17	0	0
Precipitación del trimestre más cálido (mm)	BIO18	6.664904	6.10276
Precipitación del trimestre más frío (mm)	BIO19	7.34255	10.384773
Elevación	ELEV	4.28216	4.400448

Distribución geográfica y modelado de nicho: La distribución actual de la especie se obtuvo de la página de la UICN (Kays, 2018). Las bases de datos de ocurrencias, obtenidas de GBIF (2020), fueron depuradas utilizando el software RStudio versión 1.3.1093 (R Core Team. 2020) en el cual se ejecutó el paquete de datos NicheToolBox (Osorio-Olvera et al, 2020) para evitar pseudoreplicas (1km²). Los mapas de ocurrencia de las especies y distribución actual fueron desarrollados con el software de código abierto *Quantum Geographic Information System* (QGIS) versión 3.10.10-A Coruña (QGIS,

2020). Utilizando el complemento *Point Sample Tool* se extrajeron los datos de variables bioclimáticas y elevación para *C. latrans*.

Para identificar cuáles de estas variables (extraídas anteriormente) son de importancia para la especie en los diferentes años se utilizó el software RStudio (RStudio team, 2020) con la herramienta *Variance Inflation Factor and test for multicollinearity* (vifcor) del paquete usmd; con un umbral de correlación 0.8 (Naimi et al, 2014). Para generar el modelado pasado de nicho y la proyección al 2070 se utilizó el programa Maxent versión 3.4.1 (Philips et al, 2006). Se realizaron tres modelados de nicho para cada uno de los escenarios (año 2000 y 2070), utilizando las variables de importancia obtenidas del resultado de vifcor (cuadro 1). Con los resultados obtenidos se generaron mapas de posibles sitios de distribución de *C. latrans*, en el pasado (2000), actual (distribución según UICN) y a futuro (2070), (según modelo climático CMIP5).

Selección de Taxones: de las 11 especies (sin contar subespecies) del género *Canis*, se seleccionaron las siguientes ocho: *C. latrans*, *C. adustus*, *C. himalayensis*, *C. lupus*, *C. simensis*, *C. mesomelas*, *C. aureus* y *C. lupaster*. Este género cuenta con otras especies, sin embargo, se seleccionaron estas por la facilidad de conseguir datos de secuencias genéticas, obtenidas en la base de datos GenBank del Centro Nacional de Información Biotecnológica (NCBI, 2020). Además, se utilizaron dos grupos externos pertenecientes a la familia *Canidae*, del género *Atelocynus* se seleccionó la especie *Atelocynus microtis*, y del género *Chrysocyon* se escogió la especie *Chrysocyon brachyurus* de igual manera las secuencias de nucleótidos se obtuvieron de la base de datos en GenBank (INSDC, 2017).

Análisis filogenético: Las secuencias de ADN de cada una de las especies se obtuvieron de la base de datos de GenBank. Las secuencias de los genes que se utilizaron para este estudio fueron las del Citocromo b (cytb siglas en inglés), una vez ubicadas las secuencias de cada una de las especies se extrajo un archivo con formato FASTA. El archivo FASTA obtenido anteriormente se ingresó en el software Mesquite versión 3.6.1 (Maddison y Maddison, 2018) para el ordenamiento de secuencias, una vez finalizado el ordenamiento se extrajeron dos tipos de formato uno conservativo y otro

simplificado. Una vez obtenida la secuencia alineada se procedió a correr una prueba de Akaike (AIC) para obtener el mejor modelo de sustitución de nucleótidos; adicionalmente se generó un bloque de información PAUP para realizar los posteriores análisis filogenéticos, para esto se utilizó el software jModelTest versión 2.1.10 (Darriba et al, 2012).

Se realizaron dos análisis filogenéticos en el software PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony and other methods) (Swofford, 2002). Las pruebas que se realizaron fueron las de Parsimonia y la de Máxima Verosimilitud, ambas se les corrió un análisis de búsqueda heurística para establecer las diferentes relaciones filogenéticas. Además, se aplicaron en ambos los estimadores estadísticos de Bootstrap y Jackknife. Los árboles obtenidos de Parsimonia y de Máxima Verosimilitud se organizaron en PAUP para generar los resultados. También se generó un árbol filogenético Bayesiano donde se ingresó el archivo simplificado al complemento llamado BEAUti del software BEAST2 versión 2.6.3.0 (Bouckaert *et al*, 2019), el archivo obtenido trasladó al software FigTree versión 1.4.4 (Rambaut, 2018) para organizar el árbol filogenético y generar los resultados.

Resultados

De acuerdo con los resultados del criterio de información Akaike, el mejor modelo fue HKY+G con un AIC de 2218.599. Según el criterio de Parsimonia conforme a la búsqueda heurística, en total se analizaron 363 caracteres, de los cuales 272 eran constantes, 49 eran informativos y 42 no informativos. Además, se evaluaron 396 arreglos de árboles filogenéticos, de esto el mejor árbol tuvo un resultado de 140, se obtuvo un índice de consistencia de 0.671 y un índice de homoplastia de 0.329, con longitud de 140.

En el árbol filogenético Parsimonia (A) nos indica que el ancestro de todos los *Canis* se diverge inicialmente de *C. adustus* y *C. mesomelas* siendo el ancestro común más reciente y se consideran especies hermanas. Además de este divergieron algunos como *C. himalayensis* y *C. lupus* las cuales son consideradas especies hermanas, por otro lado, divergen *C. aureus* y *C. lupaster* de igual manera especies hermanas, también de *C. adustus* y *C. mesomelas* se presentaron radiaciones dando lugar a otras especies hermanas *C. latrans* y *C. simensis* (Fig 1). Así mismo, El análisis de Máxima Verosimilitud

(B), conforme a la búsqueda heurística, los 363 caracteres analizados tenían el mismo valor. Se analizaron un total de 328 arreglos de árboles filogenéticos, del cual el mejor árbol que se obtuvo fue de 1160.342. En el árbol se puede observar que los *Canis* divergieron de *C. himalayensis* dando origen a *C. lupus*, y de esta divergen *C. lupaster* y *C. aureus* considerándose especies hermanas, donde hubo una radiación dando origen a *C. mesomelas*, de la cual se originaron dos especies hermanas *C. adustus* y *C. simensis*, lo cual hubo una radiación dando origen a *C. latrans*. (Fig 1).

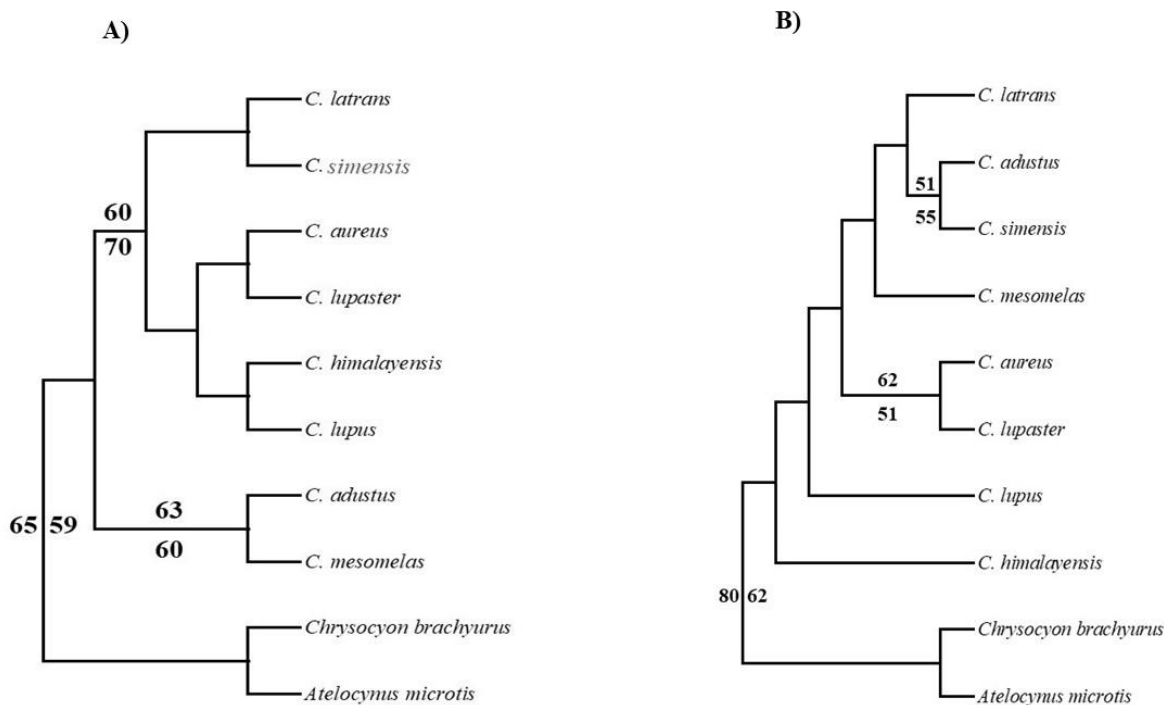


Figura 1. (A) Árbol filogenético de Parsimonia sobre las especies del género *Canis* y las especies externas *Chrysocyon brachyurus* y *Atelocynus microtis*. (B) Árbol filogenético de Máxima Verosimilitud sobre las especies del género *Canis* y las especies externas *Chrysocyon brachyurus* y *Atelocynus microtis*. Los valores que se encuentran en los nodos indican el porcentaje de veces que aparecen en el nodo según los estimadores estadísticos con 100 réplicas de Bootstrap/Jackknife.

Tomando como referencia un árbol filogenético bayesiano realizado a partir de un árbol de consenso y la distribución actual de las especies del género *Canis spp* de interés para este estudio; se procedió a trazar la evolución de la distribución geográfica de este género (Fig 2). El árbol bayesiano posiciona a *C. himalayensis* como el ancestro más lejano del género y se ubica en la parte norte de la india en la zona del himalaya y la zona este del himalaya en Nepal. El siguiente paso es la divergencia de las especies hermanas especies *C. adustus* y *C. lupus*. *C. adustus* se ubica en el centro y sur de África mientras *C. lupus* colonizó todo Europa, Asia y Norte América. Esto podría indicar un paso del género a Norte América a través del estrecho de Bering. De estas dos especies mencionadas anteriormente divergen *C. aureus* y *C. mesomelas* (especies hermanas). *C. aureus* se distribuye en los países sur europeos y medio oriente, mientras que *C. mesomelas* se distribuye desde el noreste hasta el sur de África. La siguiente especie en divergir según el árbol bayesiano es *C. simensis* que cuenta con una distribución reducida al este de África. Las últimas dos especies en divergir del género son *C. latrans* y *C. lupaster*. La distribución geográfica de *C. latrans* abarca la gran mayoría de norte América y todo centro América mientras *C. lupaster* se encuentra del centro de África hacia el norte del país. Es importante señalar que si bien *C. latrans* y *C. lupaster* divergieron como especies hermanas una tiene distribución en norte América y otra en África.

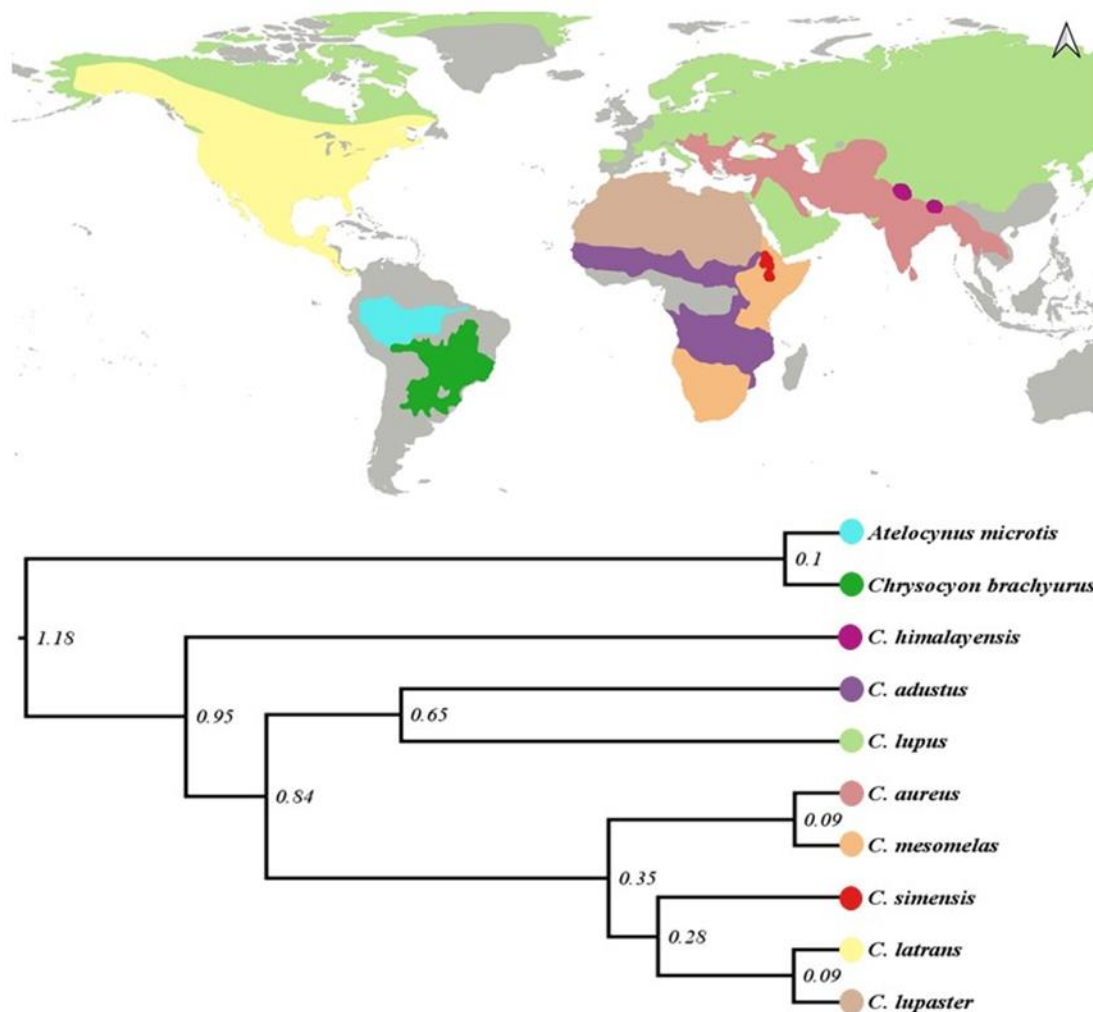


Figura 2. Evolución de la distribución del género *Canis* según un árbol filogenético bayesiano. Los números en los nodos indican la probabilidad posterior para el análisis bayesiano.

Las variables bioclimáticas que contribuyeron con un mayor porcentaje a la distribución de *Canis latrans* según el modelado de nicho del pasado (año 2000), fueron: temperatura media anual (BIO 1) con un 32.3%; precipitación del trimestre más frío (BIO 19) con 23.2% y rango de mensual temperatura máxima y mínima (BIO 2) con 14.3. Por otra parte, las variables que menos aporte tuvieron fueron: temperatura media del trimestre más seco (BIO 9) con 0.2% mientras la temperatura media del trimestre más húmedo (BIO 8) no mostró ningún porcentaje de aporte. La validez para este modelo según el

análisis de curvas ROG (Receiver operating characteristic), el área mostrada bajo la curva (AUC) arrojó un valor de 0.85, con una desviación estándar de 0.001.

Por otra parte, las variables bioclimáticas que mayor porcentaje de contribución tuvieron en la distribución de la especie según el modelado de nicho a futuro (año 2070), fueron: temperatura media anual (BIO 1) con un 33.6%; rango de mensual temperatura máxima y mínima (BIO 2) con 23% y temperatura media del trimestre más seco (BIO 9) con 20.6 %. Mientras que las variables con menor contribución fueron temperatura media del trimestre más húmedo (BIO 8) con 0.2% y Temperatura máxima del mes más cálido (BIO 5) con 0.1%. Para este modelo el análisis de curvas ROG dio una validez de AUC de 0.84, con una desviación estándar de 0.002.

Se puede observar la proyección de la distribución de *Canis latrans* en el pasado (A) y en futuro (B), las zonas resaltadas con rojo en los mapas muestran mayor idoneidad de ocurrencia, mientras que las zonas verdes menor (Fig 3). Si se hace la comparación se puede observar que la proyección de dispersión de la especie no varía mucho del año 2000 (A) al año 2070 (B). Teniendo en cuenta la distribución actual de la especie se puede decir que no habrá cambios significativos en su distribución al menos en un periodo futuro de 50 años; asumiendo que las concentraciones de gases de efecto invernadero aumentan exponencialmente durante todo el siglo XX.

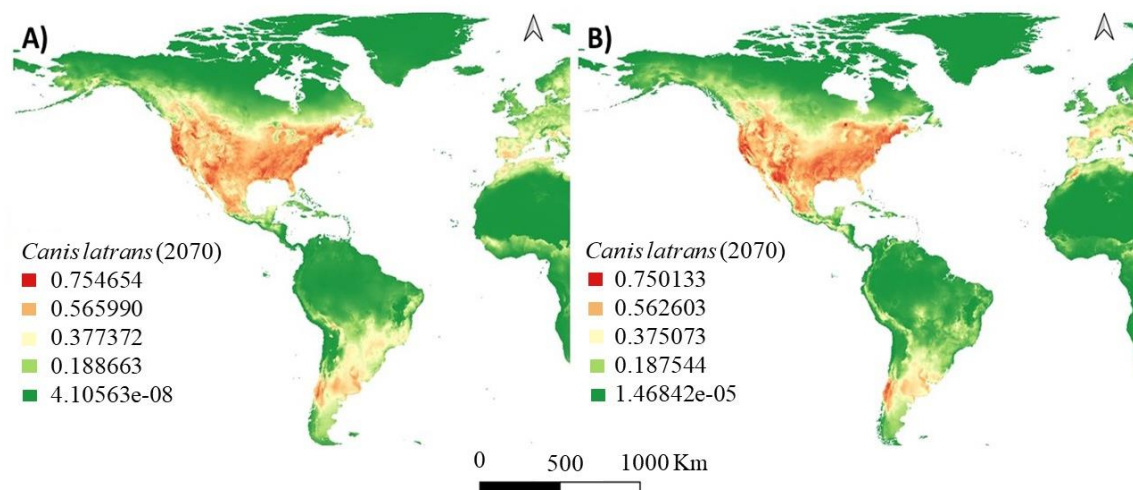


Figura 3. Modelado de nicho de *Canis latrans*. A) nicho en el año 2000. B) proyección de nicho para el año 2070.

Discusión

Nuestro análisis del árbol filogenético de Parsimonia indicó que el ancestro común más reciente son *C. mesomelas* y *C. adustus* siendo taxones hermanos, dando origen a la divergencia con respecto a las demás especies del género. Esto concuerda con la investigación de Bardeleben et al (2005) la cual establece que *C. mesomelas* y *C. adustus* son pertenecientes al clado de cánidos similares a los lobos, y que son taxones hermanos con fuerte apoyo estadístico por encima del 50% con respecto al valor de Bootstrap. Cabe destacar que este estudio analizó datos morfológicos y las secuencias de ADN de diferentes especies pertenecientes a la familia Canidae, según Wayne et al, (1991) y Bininda-Emonds et al, (1999) coincide que esta familia consiste en un grupo de especies con una historia evolutiva relativamente reciente y que sus tiempos de divergencia estimados van entre 0.3 y 12 M.A.

Por otro lado, en este análisis de Parsimonia se encontraron varias especies hermanas, de acuerdo con la divergencia respecto a dos clados en la filogenia del Citocromo b (cytb). Esto coincide con el estudio de Bininda-Emonds y sus colaboradores (1999) donde obtuvieron que los cánidos se dividían en dos clados principales, sin embargo; en nuestro estudio uno de los clados principales que comprende las especies de *C. simensis*, *C. latrans* son consideradas hermanas; es distinto en la investigación de Bininda-Emonds y sus colaboradores (1999) donde indican que *C. simensis* y *C. latrans* no son consideradas como taxones hermanas. De acuerdo con lo anterior Gottelli et al., (1994) insinuó que se puede justificar que *C. simensis* forma parte del grupo de los lobos y su nombre hace referencia a esto (lobo etíope).

En el caso del árbol filogenético de Máxima Verosimilitud se puede observar que el ancestro común más reciente es *C. himalayensis*, sin embargo, el cual da origen a *C. lupus*, de este divergen dos clados principales. No obstante, según la investigación de Fuentes-González y Muñoz-Durán (2012) presentan que *C. simensis*, *C. aureus*, *C. latrans* y *C. lupus* aparecen agrupadas como monofiléticas, mientras que *C. adustus* y *C. mesomelas* radian mucho más temprano. Además, indican que las relaciones de parentesco entre los cánidos han sido conflictivas. Por otro lado, según Moehlman y

Hofer (1997), Muñoz-Durán (2002), Wang et al (2004) y Bardeleben et al (2005) indican que el clado de los lobos aparecen con soporte filogenético, pero se corrobora la discutida polifilia del género *Canis*. Las especies de este género *Canis* son consideradas depredadores, omnívoros y oportunistas que presentan una variación espacial y temporal en su dieta con relación a la disponibilidad de recursos (José, 2012). Por lo que en especies que coexisten y que hacen uso de los recursos de manera similar, existe la posibilidad de traslape de nicho (Kitchen et al., 1999).

De acuerdo con la (Fig 2) con respecto a la evolución del género *Canis* basado en el árbol bayesiano, posiciona a *C. himalayensis* como el ancestro más lejano del género, dando origen a la divergencia de especies del género *Canis*. Según Ramírez-Albores y León-Paniagua (2014) indican que la expansión en la distribución de los cánidos se da durante el Eoceno medio tardío, hace más de 38 millones de años y que el coyote es uno de los miembros más primitivos de Norteamérica. En las investigaciones de Hernández-Lara (2010), Guzmán-Soriano et al (2013), Hidalgo-Mihart et al (2013), Springer et al (2009) y Bermúdez et al (2013) indican que es un hecho que el área de distribución del coyote en Norteamérica y Centroamérica se ha ampliado en las últimas tres décadas. Esto es debido a que el ser humano ha transformado de manera drástica la mayor parte de los ecosistemas y como resultado de estos cambios, muchas especies silvestres principalmente grande depredadores, han sido eliminadas de sus áreas de distribución original (Ramírez-Albores y León-Paniagua, 2015).

Se puede observar que la distribución de *C. latrans* en la (Fig 3) abarca la gran mayoría de norte América y toda América Central, lo cual coincide con los estudios de Ramírez-Albores y León-Paniagua (2014) y Springer et al (2009) donde indican que el coyote se distribuye desde Alaska, oeste y centro de Canadá y Estados Unidos hasta el centro de Panamá. Además, Bermúdez et al (2013) indican que han observado reportes donde este cánido ha cruzado el canal de Panamá. Con respecto a los demás miembros, y su distribución según Wang y Tedford (2007) indican que muy probablemente la forma a partir de la cual se diferenciaron los cánidos vivientes tuvo un hábito alimentario omnívoro, lo cual es consistente con la idea de que a través de su historia evolutiva los cánidos han partido de formas generalizadas desde las cuales han evolucionado en direcciones tanto hipocarnívoras como hipercarnívoras. Por otra parte, Monje-Nájera y

sus colaboradores (1986) señalan que ante el actual ritmo del crecimiento de la población y de la deforestación de bosques y selvas, sumando a su alto potencial reproductivo y hábitos oportunistas, este cánido podría, en algún momento, llegar a ampliar aún más hacia el sur su distribución y colonizar varias regiones en Sudamérica.

Con respecto a la (Fig 3) se puede observar que para el año 2000 y el año 2070 las variables bioclimáticas que predominan son la temperatura media anual (BIO 1) con un porcentaje superior a 30%, rango mensual temperatura máxima y mínima (BIO 2) con un 23% y precipitación del trimestre más frío (BIO 19) con un 14.3% y un 20,6% respectivamente, sin embargo, para el año 2000 y año 2070 la variable bioclimática de temperatura media del trimestre más húmedo (BIO 8) tuvo un soporte de 0,2%, por otra parte, la temperatura media del trimestre más seco (BIO 9) no tuvo soporte y la temperatura máxima del mes más cálido (BIO 5) tuvo un soporte de 0,1% respectivamente. En los estudios de Bekoff (1995) y Arjo y Pletscher (2004) mencionan que los coyotes, se encuentran en todos los hábitats desde los desiertos, pastizales, hasta bosques fríos con elevaciones de 3000 m conforme a las características del hábitat prefieren sitios diferentes. Según Ballard et al (2001) indica que los coyotes son carnívoros facultativos, es decir no dependen de una especie como presa para sobrevivir, además esto coincide con un estudio de Smith et al (2004) donde mostraron que a la hora de escoger las presas dependen de factores como el área, condiciones climáticas, tipo de especie y presencia del ser humano. Asimismo, Cove et al (2012) señalan que el cambio climático o la variación en las densidades humanas, son posibles acciones que probablemente crean ambientes similares a los hábitats abiertos donde los cánidos alguna vez evolucionó y estaba bien adaptado. En estos entornos, una especie oportunista y generalista como son los cánidos fácilmente puede encontrar alimento. Así, mientras que las zonas geográficas de la mayoría de los grandes depredadores se han ido reduciendo, la del coyote se ha incrementado (Hidalgo-Mihart et al., 2004).

Por otro lado, López (2010) obtuvo resultados de como los patrones de movimiento de *C. latrans* afecta áreas con presencia de *C. lupus*, y se puede observar en la (Fig 3) que *C. latrans* presenta una idoneidad levemente cercana a *C. lupus*, también se puede apreciar en la (Fig 3). Arjo y Pletscher (2004) encontraron a través de un estudio de telemetría que en presencia de *C. lupus* las poblaciones de *C. latrans* tienden alejarse

del territorio y podrían desplazarse a zonas urbanas por ser más tolerantes al ser humano, sin embargo, el estudio de Boitani (1992) concluyó que la dieta de *C. lupus* provenía de zonas con presencia humana, por ende se tiende a pensar que la interacción entre estas dos especies rivales se modifique o se adapte a factores externos como pérdida de hábitat, disminución de presas disponibles y urbanización.

De acuerdo con el párrafo anterior, según Berger et al (2008) y Atwood et al (2010) son estudios relativamente recientes que hablan sobre coyotes (*C. latrans*) y lobos grises (*C. lupus*) donde demuestran competencia en interacciones antagónicas entre estas especies cuando son simpátricas. Los coyotes a menudo modifican su comportamiento en respuesta al antagonismo (Berger et al., 2007; Merkle et al., 2009; Atwood et al., 2008.) Sin embargo, los coyotes y los lobos también responden a través de la convergencia del tamaño del cuerpo cuando compiten directamente por presas de tamaño pequeño a mediano (Schmitz y Lavigne, 1987). El antagonismo surge de las dietas similares en las dos especies, pero los lobos y los coyotes difieren significativamente en sus estilos de caza (Meachen y Samuels, 2012). Sin embargo, los coyotes pueden ser cazadores oportunistas con comportamiento altamente plásticos para matar presas debido a su tamaño intermedio y adaptabilidad, y la animosidad entre lobos y coyotes ocurre cuando sus dietas convergen (Carbone et al., 1999).

Conclusión.

A partir de esta investigación que realizamos se concluyó que para el árbol filogenético de Parsimonia se puede observar que el ancestro común más reciente son *C. mesomelas* y *C. adustus*, además son taxones hermanos y de está divergen las demás especies del género, formándose dos clados. En cambio, para el árbol filogenético de Máxima Verosimilitud se observa que el ancestro común más reciente es *C. himalayensis* dando lugar al resto de las divergencias con respecto a las demás especies del género, por lo que se comprueba que todavía existe una discusión de polifilia del género *Canis*, respaldado por diferentes estudios que lo confirman.

Con respecto a la distribución y el modelado de nicho de *Canis latrans* se concluyó que se ha ampliado en las últimas tres décadas, abarcando la gran mayoría de Norteamérica

y todo América Central, sin embargo, en la (Fig 3) se puede observar que la distribución actual hasta el año 2070 no varía, por lo que no habrá cambios significativos, no obstante, puede variar conforme al aumento de los gases de efecto invernadero. Por otro lado, la distribución de los coyotes puede estar asociado con el hábito alimentario, dando lugar a que se encuentra en diferente hábitat, ocasionando conflictos con otras especies del mismo género.

Es por esto por lo que se debe realizar más investigaciones de filogenia de estos individuos, si bien es cierto en este estudio no se tiene a todas las especies pertenecientes del género, es recomendable agregar las especies y subespecies que se encuentren dentro del género *Canis* e incluso los demás grupos externos pertenecientes a la familia de Canidae. Además, se recomienda implementar el reloj molecular para identificar el tiempo de divergencia de las especies con mayor precisión, por otro lado, si bien en este estudio se utilizó el Citocromo b (cytb), se pueden implementar más genes para obtener más información con respecto a la especie de interés. Por otro lado, para adquirir una distribución precisa de *Canis latrans* es recomendable considerar la cantidad de gases de efecto invernadero que se encuentra actualmente para conocer como los gases podrían afectar a futuro la distribución y el nicho de *C. latrans*, además se podría evaluar el hábito alimenticio con mayor profundidad para correlacionarlo con la distribución de la especie e incluso el hábito de los demás miembros del género *Canis*.

Referencias

- Arjo, W. y Pletscher, D. 2004. Coyote and wolf habitat use un-Northwestern Montana. Northwest Science, 78:24-32.
- Atwood, T.C., y Gese, E.M. (2010). Importancia de la selección de recursos y el comportamiento social para la partición del espacio hostil por cánidos simpátricos. *Revista de Mammalogía*, 91 (2), 490-499.
- Atwood, T.C. y Gese, E.M. (2008). Coyotes y lobos recolonizadores: el rango social media el comportamiento condicionado al riesgo en cadáveres de ungulados. *Comportamiento animal*, 75 (3), 753-762.

- Ballard, W. B., Lutz, D. L., Keegan, T. W., Carpenter, L. H. y deVos, Jr, J.C. 2001. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 29:99-115.
- Bardeleben, C., Moore, R. L. y Wayne, R. K. 2005. A molecular phylogeny of Canidae based on six nuclear loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 815- 831.
- Bekoff, M. 1995. Coyotes: Victims of their own Success. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources. CANID NEWS, Vol. 3: 1-6.
- Berger, K.M., Gese, EM y Berger, J. (2008). Efectos indirectos y cascadas tróficas tradicionales: una prueba con lobos, coyotes y berrendos. *Ecología*, 89 (3), 818-828.
- Berger, KM y Gese, EM (2007). ¿La competencia de interferencia con los lobos limita la distribución y abundancia de los coyotes? *Revista de ecología animal*, 76 (6), 1075-1085.
- Bermúdez, S. E., González, D. y García, G. 2013. Ticks (Acari: Ixodidae, Argasidae) of coyotes in Panama. *Systematic & Applied Acarology* 18: 112-115.
- Bininda-Emonds, O. R. P, Gittleman, J. L., y Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 74: 143-175.
- Boitani, L. 1992. Wolf research and conservation in Italy. *Biological Conservation*, 61: 125–132.
- Bouckaert, R. Vaughan, TG. Barido-Sottani, J. Duchêne, S. Fourment, M. Gavryushkina, A. et al. 2019. BEAST 2.5: una plataforma de software avanzada para el análisis evolutivo bayesiano. *PLoS biología computacional*, 15 (4), e1006650.
- Carbone, C., Mace, G.M., Roberts, S.C. y Macdonald, D.W. (1999). Restricciones energéticas en la dieta de los carnívoros terrestres. *Naturaleza*, 402 (6759), 286-288.
- Contreras-Moreno, F M., Sima-Pantí, D E., Coutiño-Cal y Mayor C, y Zuñiga-Morales, J. 2020. Registro del coyote (Carnivora: Canidae) en la Reserva la Biosfera de Calakmul, México. *Cuadernos de Investigación UNED*, 12(1), 245-251. <https://dx.doi.org/10.22458/urj.v12i1.2890>

- Cove, MV, Pardo, L., Spínola, RM, Jackson, VL, y Saenz, J.C. (2012). Extensión del área de distribución del coyote *Canis latrans* (Carnivora: Canidae) en el noreste de Costa Rica: posibles explicaciones y consecuencias. *Revista Latinoamericana de Conservación*, 3 (1), 82-86.
- Darriba, D., Taboada, GL., Doallo, R. y Posada, D. 2012. "jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing". *Nature Methods* 9 (8), 772.
- Elvir-Valle, F., Portillo-Reyes, H., y Marineros-Sánchez, L. 2019. Distribución potencial y notas acerca del coyote (*Canis latrans*) en Honduras. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 9(1), 20-30. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ie.20074484e.2019.1.1.273>
- Fick, S.E., and R.J. Hijmans, 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.
- Fuentes-González, J. A. y Muñoz-Durán, J. 2012. Filogenia de los cánidos actuales (Carnívora: Canidae) mediante análisis de congruencia de caracteres bajo parsimonia. *Actualidades Biológicas*, 34, 85-102.
- Garijo, C., Mediero, L., & Garrote, L. 2018. Utilidad de las proyecciones climáticas generadas por AEMET para estudios de impacto del cambio climático sobre avenidas a escala nacional. *Ingeniería Del Agua*, 22(3), 153. <https://doi.org/10.4995/ia.2018.9312>
- GBIF. 2020. (Global Biodiversity Information Facility).
- Gottelli, D., Sillero-Zubiri, C., Applebaum, G. D, Roy, M. S., Girman, D. J., Garcia-Moreno, J., Ostrand, E.A y Wayne, R. K. 1994. Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Molecular Ecology* 3, 301–312.
- Guzmán-Soriano, D., Vargas-Contreras, J. A., Cú-Vizcarra, J. D., Escalona, G., Retana, O. G., González, A., Benítez, J. A., Arroyo-Cabrales, J., Puc, J.C. y Victoria, E. 2013. Registros notables de mamíferos para Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 29(2):269-286.
- Hernández-Lara, C. 2010. Cambio de uso de suelo y expansión de una especie potencialmente conflictiva: el caso del coyote en el sureste de México. Tesis de

- Licenciatura, División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, tabasco. México.
- Hidalgo-Mihart, M.G., Contreras-Moreno, F.M., Pérez-Solano, L.A., y Hernández-Lara, C. 2013. Primeros registros de coyote (*Canis latrans*) en Campeche, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(3), 1012-1017. DOI: 10.7550/rmb.33108
- Hidalgo-Mihart, MG, Cantú-Salazar, L., González-Romero, A., y López-González, CA (2004). Distribución histórica y actual del coyote (*Canis latrans*) en México y Centroamérica. *Revista de biogeografía*, 31 (12), 2025-2038.
- Hody, J.W., y Kays, R. 2018. Mapping the expansion of coyotes (*Canis latrans*) across North and Central America. *ZooKeys*, 759, 81-87. DOI: 10.3897/zookeys.759.15149
- INSDC (The International Nucleotide Sequence Database Collaboration). 2017. The DDBJ/ENA/GenBank Feature Table Definition. Hinxton, Cambridgeshire: EMBL-EBI. http://www.insdc.org/files/feature_table.html
- José, V. M. (2012). Variación estacional en la dieta y traslape en el nicho alimenticio entre el coyote (*Canis latrans* Say, 1823) y la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus* Schreber, 1775) en una zona rural de la porción sur del altiplano mexicano.
- Kays, R. 2018. *Canis latrans*. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T3745A163508579. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20182.RLTS.T3745A163508579.en>.
- Kitchen, AM, Gese, EM y Schauster, ER (1999). Distribución de recursos entre coyotes y zorros veloces: espacio, tiempo y dieta. *Revista Canadiense de Zoología*, 77 (10), 1645-1656.
- Leigh EG, O'Dea A, Vermeij GJ. 2014. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biological Reviews* 89: 148–172. <https://doi.org/10.1111/brv.12048>
- López, I.T. D. J.L. 2010. Dinámica de población de coyotes (*Canis latrans*) bajo presencia del lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*) en condiciones de semicautiverio. (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Chihuahua).
- Maddison, DW, Madison DR. 2018. Mesquite: un Sistema modular para Análisis evolutivo. Versión 3.61 <https://www.mesquiteproject.org/>

- Marineros, L. y F. Elvir. 2015. Informe Monitoreo de Mamíferos. Proyecto Eólico Propuesto Chinchayote. esa Consultores. Tegucigalpa, Honduras.
- Meachen, J.A. y Samuels, J.X. (2012). Evolución en coyotes (*Canis latrans*) en respuesta a las extinciones de megafauna. *Procedimientos de la Academia Nacional de Ciencias*, 109 (11), 4191-4196.
- Merkle, J.A., Stahler, D.R. y Smith, D.W. (2009). Competencia de interferencia entre lobos grises y coyotes en el Parque Nacional de Yellowstone. *Revista Canadiense de Zoología*, 87 (1), 56-63.
- Monge-Nájera, J., Morera-Brenes, B., Canidae, CZ, Rica, C., y Dispersal, C. (1986). La dispersión del coyote (*Canis latrans*) y la evidencia de los antiguos cronistas. *Brenesia*, 25, 251-260.
- Moehlman, P.D y Hofer, H. 1997. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids. En N. G Solomon y J.A French. *Cooperative breeding in mammals* (pp. 76-128), Cambridge: Cambridge University Press.
- Muñoz-Durán, J. 2002. Correlates of speciation and extinction rates in the Carnivora. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 963-991.
- Naimi, B, Hamm, N.A.S, Groen, T.A., Skidmore, A.K., and Toxopeus, A.G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37 (2): 191-203.
- National Center for Biotechnology Information (NCBI). 2020. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>
- Osorio-Olvera L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Townsend Peterson, A., Falconi, M., Contreras-Díaz, R.G., Martínez-Meyer, E., Barve, V. and Barve, N. 2020, ntbox: an R package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods Ecol Evol.* 11, 1199–1206. doi:10.1111/2041-210X.13452. <https://github.com/luismurao/ntbox>
- Peña-Mondragón, J. L., Castillo, A. y Benítez-Malvido, J. 2014. First record of coyote (*Canis latrans*) in the region of the Lacandon area, Chiapas, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 30(3): 696-700.

- Phillips, S., Anderson, R., y Schapire, R. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3-4): 231-259. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- QGIS (Quantum GIS Development Team). 2020. Quantum GIS Geographic Information System. Open-Source Geospatial Foundation Project. <https://www.qgis.org/es/site/>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rambaut, A. 2018. FigTree. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburg. <http://tree.bio.ed.ac.uk/>
- Ramírez-Albores. J y León-Paniagua. L. 2014. Distribución del coyote (*Canis latrans*) en el continente americano. *Biocenosis* 29 (1-2) 2015.
- Rodríguez, A. 2011. Distribución y Abundancia del Coyote (*Canis latrans*) en el Centro del Desierto Chihuahuense en México. Tesis. Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales. México.
- Schmitz, O.J. y Lavigne, D.M. (1987). Factores que afectan el tamaño corporal en Ontario *Canis simpátricos*. *Revista de Mammalogía*, 68 (1), 92-99.
- Smith, D. W., T. D. Drummer, K. M. Murphy, D. S. Guernsey y S. B. Evans. 2004. Winter prey selection and estimation of wolf kill rates in Yellowstone National Park, 1995–2000. *Journal of Wildlife Management* 68:153–166.
- Springer, M. T., Carver, A. D., Nielsen, C. K., Correa, N. J., Ashmore, J. R., Ashmore, J. R. & Lee, J. G. 2009. Relative abundance of mammalian species in a Central Panamanian rainforest. *Revista Latinoamericana de Conservación*, 2-3: 19-26.
- Swofford, D. 2002. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Wang, X. y Tedford, R. H. 2007. Evolutionary history of canids. *The behavioural biology of dogs* (pp. 3-20). Oxford: CABI International.
- Wang, X., Tedford, R. H., Van Valkenburgh, B. y Wayne, R. K. 2004. Ancestry: evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae.

The biology and conservation of wild canids (pp. 39–54). Oxford, Reino Unido: Oxford University Press.

Wang, X., Tedford, R. H., Van Valkenburgh, B. y Wayne, R. K. 2004. Phylogeny, classification, and evolutionary ecology of the Canidae. Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan (pp. 8–20). Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group.

Wayne, R.K., Van Valkenburgh, B., O'Brien, S.J., 1991. Rates of molecular evolution on carnivores and primates. *Mol. Biol. Evol.* 8, 297–319.