

FILOGENIA DE LOS CÁNIDOS ACTUALES (CARNIVORA: CANIDAE) MEDIANTE ANÁLISIS DE CONGRUENCIA DE CARACTERES BAJO PARSIMONIA

PHYLOGENY OF THE EXTANT CANIDS (CARNIVORA: CANIDAE) BY MEANS OF CHARACTER
CONGRUENCE UNDER PARSIMONY

Jesualdo A. Fuentes-González^{1,3}, Joao Muñoz-Durán^{2,4}

Resumen

Las relaciones de parentesco entre los cánidos recientes han sido conflictivas. Entre los problemas más notables se tienen la monofilia del clado de los lobos por un lado y la de los cánidos suramericanos por el otro, así como las posiciones filogenéticas de *Nyctereutes*, *Urocyon*, *Otocyon*, *Chrysocyon*, *Speothos* y *Lycaon*. En este trabajo analizamos las relaciones filogenéticas de las 35 especies de cánidos recientes mediante análisis de congruencia de caracteres bajo máxima parsimonia utilizando datos morfológicos, moleculares, citogenéticos, de historia de vida, ecológicos y comportamentales. Con el objeto de reconocer el aporte de cada matriz y evaluar su combinabilidad, realizamos análisis de congruencia taxonómica entre particiones. No se detectaron incongruencias duras entre las particiones, lo que nos permitió realizar un análisis combinado sin alteraciones sobre la matriz. La topología resultante sugiere que *Nyctereutes* radia temprano en la historia de la subfamilia Caninae, mientras que el resto de taxones se agrupan en tres clados: zorros rojos, lobos y cánidos suramericanos. Se corrobora la monofilia de los géneros *Urocyon*, *Lycalopex* y *Vulpes*, pero no la de *Canis*. Los taxones *Urocyon* y *Otocyon* son grupos hermanos y quedan ubicados en la base del clado de los zorros rojos (Vulpini). Las especies de *Vulpes* quedan organizadas en términos biogeográficos con dos clados hermanos, uno conformado por las especies holárticas y el otro por las especies afrotropicales e indomalayas. La evolución de los cánidos suramericanos presenta una estructura de radiación jerárquica con el género *Lycalopex* en la parte terminal. El taxón *Speothos* forma un clado con los otros dos géneros monotípicos que poseen talón cortante (*Lycaon* y *Cuon*), lo que indica que esta adaptación a la hipercarnivoría evolucionó una sola vez en la historia de los Caninae.

Palabras clave: Canidae, congruencia de caracteres, evidencia total, parsimonia, talón cortante

Abstract

Genealogical relationships among extant canids have been controversial. The most noticeable problems include the monophyly of both the wolf-like canids and the South American canids, as well as the phylogenetic position of *Nyctereutes*, *Urocyon*, *Otocyon*, *Chrysocyon*, *Speothos* and *Lycaon*. In this study we analyze the phylogenetic relationships of the 35 extant canid species using a character congruence approach under maximum parsimony. We analyzed morphological, molecular, cytogenetic, life history, ecological and behavioral data. Taxonomic congruence approaches were also implemented to evaluate the contribution and combinability of data partitions. Since partitioned analysis did not result in hard incongruences among partitions, we proceeded to a combined analysis of all data. The resulting topology suggests that *Nyctereutes* radiated early in the history of the Caninae, whereas the other taxa are grouped in three clades: fox-like canids, wolf-like canids, and South American canids. Monophyly of the genera *Urocyon*, *Lycalopex*, and *Vulpes* was corroborated. Results also indicated that the genus *Canis* is polyphyletic. The taxa *Urocyon* and *Otocyon* are sister taxa and are located at the base of the fox-like

Recibido: septiembre 2011. Aceptado: marzo 2012.

¹ Department of Biology, Indiana University, Bloomington. IN 47405-3700, U. S. A.

² Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Bogotá, D.C., Colombia.

Correos electrónicos: ³ <jearfuen@indiana.edu>; ⁴ <jvmunozd@unal.edu.co>.

canids (Vulpini). Species of *Vulpes* are arranged in two clades according to biogeographical distribution. The first clade includes all Holarctic species, the second is shared by Afrotropical and Indo-Malaysian species. The evolution of South American canids presents a hierarchical radiation structure, with *Lycalopex* at the end of the branch. The taxon *Speothos* is not included within the South American canid clade. It is in a clade together with the other two genera that have a trenchant heel (*Lycaon* and *Cuon*), suggesting that the hypercarnivory adaptation evolved only once in the history of the Caninae.

Key words: Canidae, character congruence, parsimony, total evidence, trenchant heel

INTRODUCCIÓN

La familia Canidae presenta una radiación sucesiva de tres subfamilias: Hesperocyoninae, Borophaginae y Caninae, a esta última pertenecen todos las especies de cánidos actuales (Tedford et al. 1995, Wang 1993, 1994, Wang et al. 1999). Los cánidos vivientes (tabla 1) varían en muchos aspectos, entre ellos el tamaño, las preferencias de hábitat, la dieta y el comportamiento social.

Estos aspectos son bien conocidos para la mayoría de especies, lo que hace que este clado sea un buen modelo para estudiar patrones macroevolutivos (Bekoff et al. 1984, Muñoz-Durán 2010, Sillero-Zubiri y Macdonald 2004) Lamentablemente sus relaciones de parentesco aún suscitan demasiadas dudas, lo que dificulta el abordaje de preguntas sociobiológicas y ecológicas bajo una perspectiva histórica. (Zrzavý y Řičánková 2004).

Tabla 1. Especies vivientes de la subfamilia Caninae relacionadas en este trabajo. Se muestran nombres científicos con autoría, año de descripción y abreviaciones utilizadas en este estudio

<i>Especie</i>	<i>Descriptor</i>	<i>Abreviación</i>
<i>Canis adustus</i>	Sundevall 1847	<i>C. adustus</i>
<i>Canis aureus</i>	Linnaeus 1758	<i>C. aureus</i>
<i>Canis mesomelas</i>	Schreber 1775	<i>C. mesomelas</i>
<i>Canis latrans</i>	Say 1823	<i>C. latrans</i>
<i>Canis lupus</i>	Linnaeus 1758	<i>C. lupus</i>
<i>Canis rufus</i>	Audubon y Bachman 1851	<i>C. rufus</i>
<i>Canis simensis</i>	Rüppell 1835	<i>C. simensis</i>
<i>Cerdocyon thous</i>	Linnaeus 1776	<i>C. thous</i>
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Illiger 1815	<i>C. brachyurus</i>
<i>Cuon alpinus</i>	Pallas 1811	<i>C. alpinus</i>
<i>Lycaon pictus</i>	Temminck 1820	<i>L. pictus</i>
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Gray 1834	<i>N. procyonoides</i>
<i>Otocyon megalotis</i>	Desmarest 1822	<i>O. megalotis</i>
<i>Speothos venaticus</i>	Lund 1842	<i>S. venaticus</i>
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Schreber 1775	<i>U. cinereoargenteus</i>
<i>Urocyon littoralis</i>	Baird 1858	<i>U. littoralis</i>
<i>Atelocynus microtis</i>	Sclater 1883	<i>A. microtis</i>
<i>Lycalopex culpaeus</i>	Molina 1782	<i>L. culpaeus</i>

<i>Especie</i>	<i>Descriptor</i>	<i>Abreviación</i>
<i>Lycalopex griseus</i>	Gray 1837	<i>L. griseus</i>
<i>Lycalopex fulvipes</i>	Martin 1837	<i>L. fulvipes</i>
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Fischer 1814	<i>L. gymnocercus</i>
<i>Lycalopex sechurae</i>	Thomas 1900	<i>L. sechurae</i>
<i>Lycalopex vetulus</i>	Lund 1842	<i>L. vetulus</i>
<i>Vulpes bengalensis</i>	Shaw 1800	<i>V. bengalensis</i>
<i>Vulpes cana</i>	Blanford 1877	<i>V. cana</i>
<i>Vulpes chama</i>	Smith 1833	<i>V. chama</i>
<i>Vulpes corsac</i>	Linnaeus 1768	<i>V. corsac</i>
<i>Vulpes ferrilata</i>	Hodgson 1842	<i>V. ferrilata</i>
<i>Vulpes macrotis</i>	Merriam 1888	<i>V. macrotis</i>
<i>Vulpes pallida</i>	Cretzschamar 1827	<i>V. pallida</i>
<i>Vulpes rueppelli</i>	Schinz 1825	<i>V. rueppelli</i>
<i>Vulpes velox</i>	Say 1823	<i>V. velox</i>
<i>Vulpes vulpes</i>	Linnaeus 1758	<i>V. vulpes</i>
<i>Vulpes zerda</i>	Zimmermann 1780	<i>V. zerda</i>
<i>Vulpes lagopus</i>	Linnaeus 1758	<i>V. lagopus</i>

Los esfuerzos dirigidos a reconstruir la historia evolutiva de los cánidos han sido numerosos y han involucrado múltiples fuentes de información, entre ellos datos morfológicos (Lyras y Van der Geer 2003, Muñoz-Durán 2011, Tedford et al. 1995, Zrzavý y Řičánková 2004), moleculares (Bardeleben et al. 2005, Geffen et al. 1992, Muñoz-Durán, 2011, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004), citogenéticos (Wayne et al. 1987a, b), ecológicos y comportamentales (Zrzavý y Řičánková 2004), de manera tanto particionada como combinada. No obstante, aún existe controversia respecto de las relaciones filogenéticas al interior de este grupo (Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997). Por ejemplo, no se tiene claridad con respecto a las relaciones filogenéticas existentes entre *N. procyonoides*, *U. cinereoargenteus* y *O. megalotis*, no hay certeza acerca de la monofilia del grupo de los lobos, ni la de los cánidos suramericanos, y persisten incertidumbres sobre la posición filogenética de varias especies, entre ellas *V. zerda* (Bardeleben et al. 2005, Geffen et al. 1992,

Tedford et al. 1995, Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997, Wayne et al. 1987a, b, Zrzavý y Řičánková 2004).

Uno de los aspectos más oscuros de la historia evolutiva de los cánidos es la evolución del talón cortante: una reducción en las cúspides del carnasial inferior que incrementa la longitud del borde cortante del molar y que se considera una adaptación a la hipercarnivoría. Este rasgo se usó antiguamente para agrupar a los géneros *Cuon*, *Lycaon* y *Speothos* en la subfamilia Simocyoninae (Venkataraman y Johnsingh 2004, Wang et al. 2004b, Wayne et al. 1997). No obstante, arreglos filogenéticos posteriores rompieron esta relación y se abogó por la evolución convergente de esta estructura asociada al hábito de depredar sobre vertebrados de gran tamaño (Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997). Alternativamente se propone que el talón cortante pudo haber tenido un único origen dentro del clado de los lobos pero que sólo se conservó en las especies más carnívoras

(Bardeleben et al. 2005, Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004). Por ejemplo, aunque la evidencia morfológica tiende a agrupar a *L. pictus* y *C. alpinus* como grupos hermanos, algunos datos moleculares sugieren orígenes independientes para estas dos especies (Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997). Pero mucho más confusa es la posición filogenética de *S. venaticus*, pues la evidencia osteológica, molecular y cromosómica lo agrupa con otros cánidos suramericanos mientras que las alozimas lo asocian a *Canis* (Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997).

La incertidumbre con respecto al origen y evolución del talón cortante también genera incertidumbres sobre la historia evolutiva de los cánidos suramericanos. Si *S. venaticus* pertenece al clado de cánidos suramericanos, como sugieren los datos morfológicos y moleculares respectivamente, este clado podría ser considerado monofilético y la hipótesis de la evolución convergente del talón cortante podría ser corroborada. No obstante, si el talón cortante tiene un único origen, la evidencia a favor de la monofilia de los cánidos suramericanos sería débil. Otros aspectos oscurecen la historia evolutiva de los cánidos suramericanos. Aunque la monofilia de *Lycalopex* está relativamente bien soportada, las relaciones internas de este género son confusas y es posible su división en dos géneros separados (*Pseudalopex* y *Lycalopex*). Igualmente aún existen preguntas sobre el arreglo filogenético de *A. microtis*, *C. brachyurus* y *C. thous* (Bardeleben et al. 2005, Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004).

Si bien es cierto que existen varios intentos de generar topologías confiables para los cánidos, los conflictos topológicos son notables y las relaciones históricas varían dependiendo de la evidencia usada. Esta investigación tiene por objeto generar una hipótesis filogenética que haga uso de la información disponible, depurando

previamente las fuentes originales mediante el replanteamiento de caracteres problemáticos, la generación de nuevos datos y la filtración de caracteres dudosos. Las relaciones de parentesco propuestas en esta investigación derivaron de análisis de evidencia total. Si algún carácter está fallando en proveer información relevante para obtener un árbol de especies, será más fácil detectarlo a través de las incongruencias que surjan de su interacción con otros caracteres cladogenéticos, independientemente de su naturaleza. Esto es particularmente importante cuando se estudian especies del orden Carnivora, caracterizadas por un amplio espectro de adaptaciones comportamentales, ecológicas y morfológicas. Por eso, para explorar la historia evolutiva de los miembros de este grupo es necesario contar con datos provenientes de muchas fuentes, incluyendo la anatomía, la fisiología, el comportamiento, las historias de vida y la ecología (Bekoff et al. 1984). En una filogenia, la señal histórica proveniente de múltiples fuentes de datos será realizada mediante la implementación de análisis de congruencia de caracteres, pues esta aproximación permite que todos los datos sean candidatos a hipótesis de homología.

MATERIALES Y MÉTODOS

Datos. Utilizamos datos morfológicos, ecológicos, comportamentales, de historia de vida, citogenéticos y moleculares como fuente de información para los análisis filogenéticos. Los detalles sobre los caracteres utilizados para los análisis filogenéticos, la lista de referencias bibliográficas de las cuales se compiló esta información, las fuentes de secuencias moleculares utilizadas para cada especie, así como la lista de especímenes fotografiados, la relación de las pieles examinadas para cada especie, el sexo de los especímenes muestreados, su número de colección y el museo al que pertenecen está disponible en la página de internet: <<http://www.ciencias.unal.edu.co/ecologiaevolutiva/>>.

El trabajo de Tedford et al. (1995) aportó una buena porción de los caracteres morfológicos utilizados en esta investigación, al igual que el de Zrzavý y Řičánková (2004) quienes hicieron una compilación de datos dispersos en varias publicaciones. En ambos casos revisamos detalladamente todos los caracteres, aquellos en los que encontramos inconsistencias con respecto a la información en nuestra base de datos fueron replanteados o excluidos. Otros caracteres fueron propuestos por esta investigación y compilados a partir de revisión bibliográfica. El registro de nuevos caracteres morfológicos y la revisión de caracteres utilizados en trabajos previos se hizo mediante la observación directa de especímenes o sus fotografías. Otros caracteres novedosos fueron compilados a partir de fuentes bibliográficas adicionales, como los relacionados con la postura a partir de los índices propuestos por Polly (2010), quien encontró señal filogenética en estos datos para varios grupos de carnívoros. También reunimos algunos caracteres relacionados con el tamaño corporal. Debido a que los tamaños corporales están reportados con un número de muestra desigual en diversas fuentes, calculamos promedios ponderados con toda la información disponible antes de la discretización de sus caracteres asociados (Muñoz-Durán 2002). El peso neonatal fue controlado mediante el peso ponderado adulto, esto con el fin de evitar correlaciones con el tamaño corporal. La información sobre el número de mamas para las especies de cánidos es incompleta o errónea en la literatura, por lo que fue necesario recopilar gran parte de esta información mediante la observación de pieles en las colecciones. En el análisis incluimos caracteres relacionados con la anatomía cerebral externa que no han sido explorados antes, a pesar de que ya se ha discutido sobre el aporte que estos rasgos podrían tener en análisis filogenéticos (Lyras y Van der Geer 2003, Tedford et al. 1995, Wang et al. 2004a). Los volúmenes encefálicos pueden ser usados como estimadores de

peso cerebral (Gittleman 1986a), por lo que construimos caracteres relacionados con la encefalización. Aunque ya hay mucha de esta información disponible para cánidos (Gittleman 1986a, b, 1991), no todas las especies han sido muestreadas por lo que resultaban varios datos faltantes en la matriz filogenética tras la discretización de los rasgos. Para complementar estos datos calculamos el volumen aproximado de la cavidad craneal utilizando especímenes de museo. Para conseguirlo, usamos como referencia el peso de 100 cm³ de quinua y con ella llenamos cada cráneo hasta alcanzar el nivel del foramen magnum; se tuvo cuidado de tapar todos los forámenes. Posteriormente pesamos la quinua alojada en cada cráneo y estimamos el volumen a partir del peso de referencia.

Los datos de ecología y comportamiento fueron obtenidos mediante revisión de literatura. Procuramos que la información de la cual derivaron estos caracteres hubiese sido obtenida en condiciones silvestres, para evitar sesgos relacionados con las conductas aberrantes que pueden desarrollarse en el cautiverio (Maier 2001). Dada la variabilidad artificial que puede ser introducida al equiparar dos respuestas que no se han producido bajo contextos análogos, evitamos combinar datos *in situ* y *ex situ* en un mismo carácter.

Con todos los datos disponibles procedimos a la codificación mediante estrategias conservativas, con el objeto de disminuir el efecto de posibles cambios debidos a anagénesis. Tanto para los caracteres morfológicos como para los ecológicos y comportamentales preferimos la discretización por saltos en la codificación de rasgos continuos. Los saltos fueron calculados como unidades de desviación estándar. Cuando esta estrategia generaba muchas autapomorfias en los extremos inferior y superior de la distribución, asignamos los primeros y últimos saltos más conspicuos a un mismo estado de carácter; esta práctica es consistente con la

distribución de muchos rasgos continuos que se aproximan a la normalidad, donde la mayor ocurrencia de los datos se concentra en los valores centrales, mientras que en las colas de la distribución suelen encontrarse escasos valores dispersos. Cuando no había claridad en los saltos o estos eran muy abundantes (generando marcadas simplesiomorfias o autapomorfias, respectivamente) recurrimos a la discretización por percentiles; preferimos los percentiles del 33%, pero en contados casos recurrimos a los percentiles del 25 y 50%. Los percentiles del 25% nos permitieron ganar estructura donde la información estaba disponible para un buen número de especies y la transición de valores continuos no era muy difusa. Los percentiles del 50% fueron útiles cuando la disponibilidad de información era escasa y la probabilidad de proponer agrupaciones artificiosas era mayor.

Los caracteres fueron tratados como no ordenados básicamente en dos casos: **a)** cuando los caracteres eran binarios y por lo tanto la ordenación era innecesaria, y **b)** cuando no existían elementos que permitieran sugerir una tendencia de cambio en los caracteres. Cuando los estados de carácter podían ser posicionados a lo largo de una escala y la condición del grupo externo era observada en alguno de los extremos, los caracteres fueron tratados como ordenados. Algunos caracteres presentaron tendencias de cambio que los hacía susceptibles de un tratamiento ordenado, no obstante, el rasgo plesiomórfico (sugerido por el grupo externo) ocurrió en alguno de los estados intermedios, no en los extremos, por lo que la estructura ascendente o descendente se alteraba. Para este tipo de caracteres implementamos matrices de pesos que permitieron al estado plesiomórfico permanecer en el intermedio y cambiar hacia cualquier extremo, pero los cambios de extremo a extremo estaban condicionados a pasar por los estados intermedios.

Utilizamos la estrategia de codificación propuesta por Zrzavý y Řičánková (2004) para los caracteres

citogenéticos, en gran parte derivados de Wayne et al. (1987a, b). Los datos moleculares incluyen tres marcadores mitocondriales: Cytb, COI y COII; y seis marcadores nucleares: CHRNA1, CYPIA, FES, GHR, VTN y TRSP.

Alineamiento. Efectuamos el alineamiento sobre cada marcador molecular por separado empleando el programa ClustalW a través de la interfaz para Windows de ClustalX2 (Larkin et al. 2007). Este fue llevado a cabo bajo la opción de alineamiento completo y el retraso para adición de secuencias en el alineamiento múltiple se mantuvo en un nivel de identidad del 30%. No se asumieron tendencias de transición debidas a la relación entre secuencias, por lo que el peso para las transiciones se mantuvo en 0,5. Para el alineamiento de cada marcador se ensayaron estrategias tanto restrictivas como permisivas, variando los costos de apertura y extensión de saltos, y corriendo tres iteraciones sobre el alineamiento final. Las diferentes estrategias fueron comparadas evaluando su efecto en la magnitud de los supuestos generados (es decir, cantidad y longitud de saltos), las zonas de alineamiento ambiguo, las regiones y nucleótidos residuales, y la similitud resultante entre las secuencias. Cada estrategia seleccionada como candidata fue comparada con un alineamiento obtenido bajo las mismas condiciones, pero iterando en cada paso. Esta aproximación se contrastó con el alineamiento iterado al final y sin iterar. Seleccionamos los alineamientos más estables y los revisamos sitio por sitio con el programa MEGA versión 4.0 (Tamura et al. 2007). Esta revisión permitió hacer cambios mediante alineamiento manual cuando la falta de homología posicional en algunas regiones era detectable a simple vista (Borsch et al. 2003).

Durante la depuración manual en MEGA también se ultimaron detalles referentes a la codificación. Codificamos los saltos como datos faltantes cuando estaban ubicados al inicio y al final de las secuencias. El mismo tratamiento recibieron

los saltos abundantes e intermitentes de ciertos taxones que en las demás secuencias se mostraban estables. Adicionalmente, redujimos las regiones de saltos en dos casos: **a)** cuando eran propiciadas únicamente por el grupo externo y, **b)** cuando eran propiciadas por un único taxón, aún si se trataba del grupo interno. Ahora bien, si este tipo de regiones (de pocos taxones con nucleótidos y abundantes taxones con saltos) se localizaban al comienzo o al final de las secuencias donde los saltos fueron codificados como datos faltantes, entonces estas regiones fueron eliminadas en su totalidad. De esta manera buscamos que las zonas al inicio y al final de las matrices moleculares estuvieran caracterizadas por un buen número de nucleótidos en las secuencias del grupo interno. Finalmente, los saltos fueron reconocidos como quinto carácter en los análisis filogenéticos.

Grupo externo. Cuando los caracteres fueron incorporados sin modificaciones de sus fuentes originales, mantuvimos intacta la información para el grupo externo. Para la mayoría de datos morfológicos modificados o novedosos, el grupo externo estuvo conformado por tres especies extintas de la subfamilia Caninae: *Leptocyon gregorii* Matthew 1907, *Leptocyon vafer* Leidy 1858 y *Leptocyon mathewii* Tedford, Wang y Taylor 2009. Las imágenes sobre las cuales tomamos los datos para su posterior codificación derivaron de fotografías de *L. vafer* sobre el dentario en museos y de varias figuras del trabajo de Tedford et al. (2009), de este trabajo usamos específicamente las figuras: 18 (A-F) para *L. mathewii*; 10, 11 (A-E) para *L. gregorii*; 14, 15 y 16 para *L. vafer*. Para el resto de caracteres usamos especies de la familia Ursidae como grupo externo. Este clado es relativamente homogéneo en términos morfológicos y comportamentales, y su posición filogenética con respecto a los cánidos los convierte en buenos candidatos para utilizarlos como grupo externo (Muñoz-Durán 2010, Wang et al. 2004b). Cuando no había suficientes secuencias disponibles de úrsidos para algún

marcador molecular, utilizamos la morsa para complementar el grupo externo.

Como puede verse, el grupo externo no estuvo conformado por ningún taxón en particular sino más bien por un compendio de taxones (incluidos en la matriz como GE1, GE2 y GE3), y su condición de grupo externo fue explícita en los análisis. Esto permitió mantener un número constante de objetos en el grupo externo aún cuando las fuentes de información eran variadas. Con esta alternativa buscamos hacer una polarización basada en datos (no en ancestros hipotéticos) que se pudiera extender a varias fuentes de información, manteniendo la comparabilidad entre los rasgos involucrados. Seguimos a Tedford et al. (1995) y ensamblamos el grupo externo con una estructura jerárquica, donde el primer y segundo objetos (GE1 y GE2) ocuparan posiciones más basales en filogenias preexistentes (Tedford et al. 2009, Yu et al. 2004).

Parsimonia. En este trabajo tratamos a las sinapomorfias como hipótesis de homología (de Pinna 1991, Patterson 1982), lo que tiene varias implicaciones: **a)** no se ejecutaron pruebas de homología como prerrequisito de análisis filogenéticos; **b)** no se diferenció el concepto de homología en matrices con datos de diferente naturaleza para los análisis combinados; **c)** la implementación de parsimonia de este trabajo tuvo un tinte estricto; es decir, no se utilizó homología dinámica ni pesos diferenciales de tal manera que las hipótesis de homología se determinaron mediante pruebas de congruencia; **d)** los caracteres homoplásicos, en tanto que son resultado de fenómenos biológicos, no fueron equiparados con ruido y por lo tanto, no fueron descartados; estos caracteres incluso pueden tener impacto cladogenético e indicar homologías secundarias.

Los caracteres fueron tratados como aditivos y sin pesos. Las matrices de pesos fueron implementadas dentro de los caracteres para compensar el efecto de rasgos plesiomórficos en

estados intermedios, no para dar más relevancia a caracteres concretos dado que no hay evidencia contundente que soporte esta acción (Eernisse y Kluge 1993). Los caracteres no informativos fueron excluidos. El grupo interno fue forzado a la monofilia con respecto al grupo externo. Los caracteres que presentaron varios estados en un mismo taxón, fueron tratados como polimórficos.

Antes de efectuar análisis de congruencia de caracteres se hicieron análisis particionados para explorar el aporte de las diferentes fuentes de información y para evaluar su combinabilidad. Para estos análisis se aplicaron búsquedas heurísticas con incremento automático del número máximo de árboles. La topología inicial de búsqueda se determinó mediante adición progresiva, utilizando el taxón más cercano para la secuencia de adición. En caso de que más de un cladograma óptimo fuese obtenido después de cada adición, se guardaron como máximo 20 árboles para mantener en las comparaciones y exploraciones subsiguientes del análisis. El algoritmo empleado para el rearrreglo de ramas fue la Bisección y Reconexión de Árboles (TBR) más óptimos, aplicado sobre todas las topologías guardadas.

Cuando la búsqueda heurística arrojó más de un árbol parsimonioso se generó un consenso estricto que resumiera la información común de las diferentes topologías. La confianza fue evaluada mediante 1.000 réplicas de Bootstrap aplicadas sobre búsquedas heurísticas con adición paso a paso y secuencia de adición aleatoria con 100 repeticiones, manteniendo cinco árboles en cada paso. El resto de condiciones de búsqueda fueron muy similares a las implementadas para la obtención de árboles más parsimoniosos y consensos, sólo que no se permitió el incremento automático del máximo número de árboles para guardar (se restringió a 1.000 como número máximo) y se restringió el rearrreglo de ramas a los mejores árboles de partida. Sólo se retuvieron grupos cuya frecuencia superara el 75%. Las

incongruencias duras entre particiones fueron identificadas mediante porcentajes Bootstrap iguales o superiores al 95%.

Los análisis de Parsimonia fueron realizados con PAUP* versión 4.0b10 (Swofford 2003) y la visualización de árboles se efectuó con TreeView versión 1.6.6 (Page 1996), integrados mediante la interfaz gráfica de PaupUp (Calendini y Martin 2005).

RESULTADOS

Las condiciones de alineamiento variaron dependiendo del marcador (tabla 2). A excepción de FES, GHR y TRSP, no hubo necesidad de hacer ajustes manuales. Exceptuando los marcadores nucleares, tanto los índices de consistencia como los de retención tendieron a ser bajos aunque los segundos tienden a ser más altos que los primeros, señalando la presencia de sinapomorfias secundarias (tabla 3). No se encontraron incongruencias duras por lo que el análisis de congruencia de caracteres pudo ser efectuado sin aplicar ningún tratamiento sobre las particiones (tabla 4). De este análisis resultaron pocos AMPs (tabla 3) cuyo consenso estricto (figura 1) sólo generó una politomía entre *V. chama* y *V. pallida*. En general la topología muestra dos grandes agrupaciones, excluyendo a *N. procyonoides* que aparece como el cánido viviente más basal. La primera agrupación conduce al clado de los zorros rojos (Vulpini), donde aparece el género *Vulpes* como monofilético y grupo hermano de otro clado conformado por los géneros *Otocyon* (monotípico) y *Urocyon* (que también resulta monofilético y muy bien soportado). Obsérvese que *Vulpes* puede ser considerado monofilético sólo si en él se incluyen *V. lagopus* y *V. zerda*, tradicionalmente reconocidos como pertenecientes a los géneros monotípicos *Alopex* y *Fennecus*, respectivamente. El género *Vulpes* a su vez se divide en dos grandes grupos: uno que incluye a las especies holárticas y otro que incluye a las especies afrotropicales e indomalayas.

Tabla 2. Condiciones de alineamiento para los marcadores moleculares. Se muestran los costos de apertura y extensión de saltos tanto para el alineamiento múltiple como para el pareado. También se indica si las iteraciones se mantuvieron en cada paso (**A**) o al final (**B**) del alineamiento, o si no fueron implementadas (**C**)

Marcador	Pareado		Múltiple		Interacciones
	Apertura	Extensión	Apertura	Extensión	
Cytb	80	40	10	5	B
COI	10	20	20	80	C
COII	15	6,66	15	6,66	A
CHRNA1	15	6,66	2	2	B
CYPIA	15	6,66	15	6,66	B
FES	90	45	15	6,66	B
GHR	10	20	15	6,66	B
VTN	30	15	15	6,66	B
TRSP	30	30	30	15	B

Tabla 3. Condiciones y resultados de los análisis filogenéticos bajo Parsimonia (abreviaciones: **ECC** = ecología, comportamiento y citogenética; **N** = número de caracteres totales; **S** = número de caracteres simplesiomórficos; **A** = número de caracteres autapomórficos; **L** = longitud de los árboles más parsimoniosos; **AMPs** = número de árboles más parsimoniosos; **IC** = Índice de consistencia; **IR** = índice de retención)

Partición	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>A</i>	<i>L</i>	<i>AMPs</i>	<i>IC</i>	<i>IR</i>
Morfología	124	0	5	668	12	0,2949	0,5561
ECC	54	0	0	198	8779	0,3333	0,6517
Cytb	730	404	55	1279	1	0,3198	0,5196
COI	588	368	27	902	30	0,3082	0,5121
COII	684	402	44	937	12	0,3554	0,5152
CHRNA1	361	286	20	71	800	0,8732	0,9353
CYPIA	600	477	60	77	24	0,8961	0,9470
FES	453	362	21	99	30	0,8586	0,9300
GHR	816	707	39	97	36	0,8969	0,9531
VTN	486	408	28	62	48	0,9194	0,9621
TRSP	715	546	96	161	303	0,6460	0,8381
Total	5.611	3.960	395	4.808	2	0,3634	0,5604

Tabla 4. Clados bien soportados por los análisis de congruencia taxonómica. Los taxones con el mismo número pertenecen a un nodo bien soportado; los que aparecen en negrilla son candidatos a incongruencias duras. La partición de ecología, comportamiento y citogenética no presentó clados bien soportados en el grupo interno (la matriz de rasgos de historia de vida fue incluida en la de citogenética porque por sí sola era muy pequeña y carecía de resolución). La razón por la cual *L. fulvipes* y *V. velox* no aparecen en todos los grupos con un soporte mayor al 95% es porque sus datos no estuvieron disponibles para todas las fuentes de información, no porque estuviesen generando incongruencias (**Morf** = Partición morfológica)

<i>Taxón</i>	<i>Morf</i>	<i>Cytb</i>	<i>COI</i>	<i>COII</i>	<i>CHRNA1</i>	<i>CYPIA</i>	<i>FES</i>	<i>GHR</i>	<i>VTN</i>	<i>TRSP</i>
<i>C. adustus</i>					2					
<i>C. aureus</i>				4						
<i>C. mesomelas</i>					2					
<i>C. latrans</i>				4						
<i>C. lupus</i>				4						
<i>C. simensis</i>				4						
<i>C. thous</i>		4	3						2	2
<i>C. brachyurus</i>										2
<i>C. alpinus</i>	1									
<i>L. pictus</i>	1									
<i>N. procyonoides</i>				5				3		
<i>O. megalotis</i>				5				3		
<i>S. venaticus</i>	1									2
<i>U. cinereoargenteus</i>	2			5	1	1	1	4		1
<i>U. littoralis</i>	2				1	1	1	4		1
<i>A. microtis</i>		4	3						2	2
<i>L. culpaeus</i>		2, 3, 4	3	1			2	2	2	2
<i>L. griseus</i>		2, 4	3	1			2		2	2
<i>L. fulvipes</i>							2		2	2
<i>L. gymnocercus</i>		2, 4	3	1		2	2	2	2	2
<i>L. sechurae</i>		2, 4	3	1					2	2
<i>L. vetulus</i>		2, 3, 4	3	1		2			2	2
<i>V. cana</i>								1	1	
<i>V. chama</i>								1	1	
<i>V. corsac</i>			2	2, 5				1	1	
<i>V. macrotis</i>		1	1, 2	2, 3, 5				1	1	3
<i>V. rueppelli</i>								1	1	
<i>V. velox</i>		1						1		
<i>V. vulpes</i>			2	2, 5				1	1	
<i>V. zerda</i>				2, 5				1	1	
<i>V. lagopus</i>		1	1, 2	2, 3, 5				1	1	3

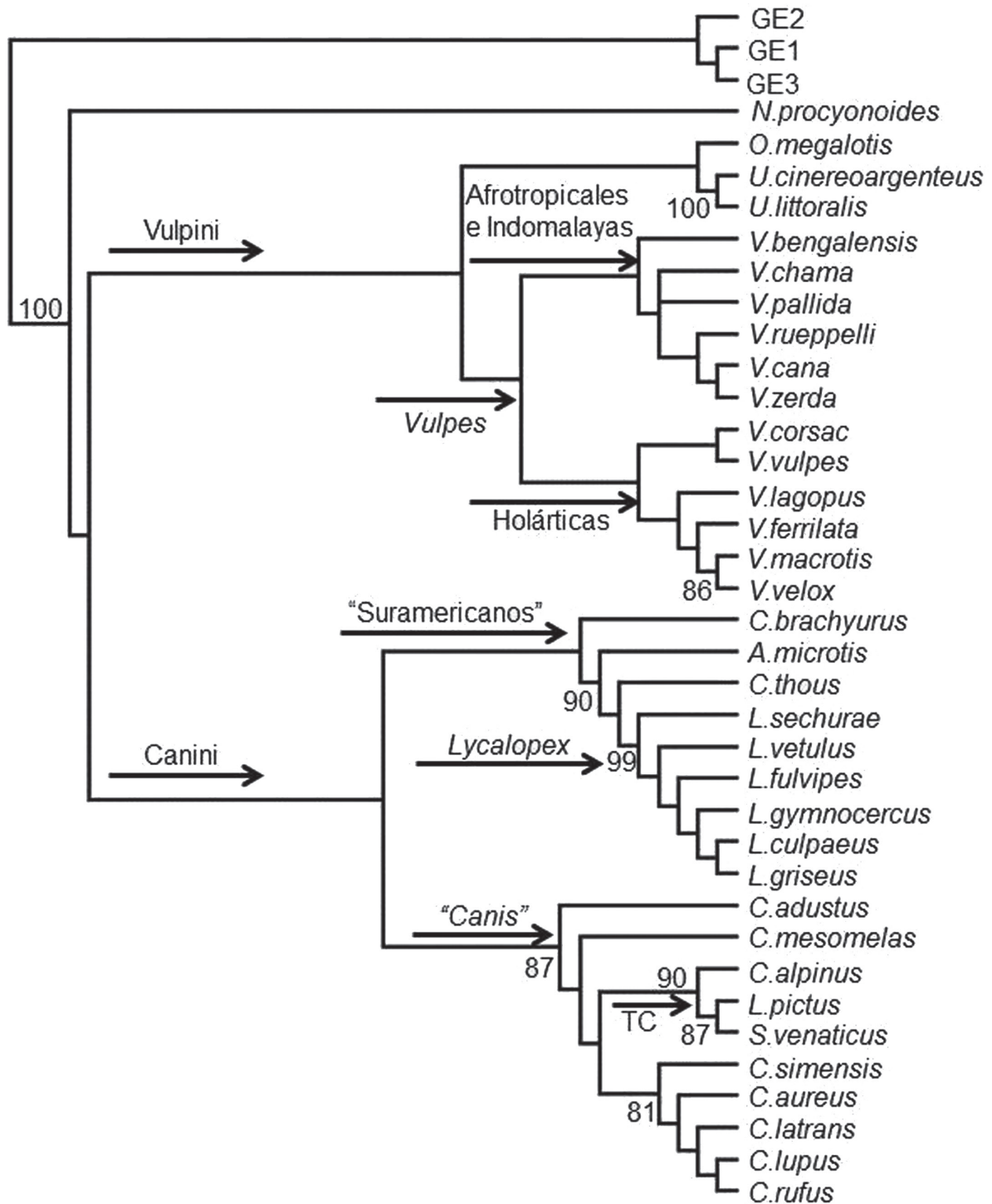


Figura 1. Consenso estricto de los dos AMPs tras el análisis de congruencia de caracteres. Los valores de soporte Bootstrap aparecen indicados en el nodo respectivo. El consenso sólo colapsa un nodo (*V. Chama* y *V. pallida*). Las flechas indican linajes cuyos atributos aparecen especificados, ver el texto para ampliar esta información. El género *Canis* y los cánidos suramericanos aparecen entre comillas porque no constituyen grupos monofiléticos (TC = Talón cortante)

La segunda agrupación conduce al clado de los Canini, que está bien soportado y a su vez se bifurca en dos grupos. El primero es el de los lobos, en el que el género *Canis* no es monofilético. Las especies del género *Canis* que aparecen agrupadas como monofiléticas son *C. simensis*, *C. aureus*, *C. latrans*, *C. lupus* y *C. rufus*, mientras que *C. adustus* y *C. mesomelas* radian mucho más temprano. En medio de las especies del género *Canis* radia un clado con alto nivel de soporte que incluye a los tres cánidos con talón cortante (antiguamente agrupados en la subfamilia Simocyoninae): *C. alpinus*, *L. picus* y *S. venaticus*.

La otra rama del clado de los lobos (Canini) conduce a los cánidos suramericanos, que tampoco constituyen un grupo monofilético. Si bien es cierto que esta rama agrupa a la gran mayoría de cánidos suramericanos, el género *Speothos* se ubica por fuera de él. Podría decirse que el género *Urocyon* también ha quedado por fuera, pero su distribución en Suramérica es reducida, concentrándose en Centro y Norte América. Este clado presenta una radiación jerárquica en la que *C. brachyurus* aparece como basal y grupo hermano de un conglomerado bien soportado. En este conglomerado quien radia primero es *A. microtis* seguido de *C. thous*, cuyo grupo hermano es el género *Lycalopex* que aparece como monofilético y muy bien soportado.

DISCUSIÓN

El consenso estricto de los árboles más parsimoniosos está bien resuelto, por lo que la congruencia entre los caracteres de la matriz combinada es considerable. Los nodos con alto soporte de Bootstrap no son abundantes, lo cual puede estar más relacionado con la falta de caracteres redundantes que con problemas de congruencia entre ellos. De hecho, el análisis combinado dio lugar a menos AMPs que la gran mayoría de análisis particionados (tabla 3). Manteniendo la estructura general de muchas hipótesis previas (Bardeleben et al. 2005,

Bininda-Emonds et al. 1999, Tedford et al. 1995, Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004), el árbol separa al clado de los zorros rojos (Vulpini) del clado de los lobos y cánidos suramericanos (Canini). No obstante, *N. procyonoides* radia temprano en la historia evolutiva de la subfamilia Caninae. Aunque la posición filogenética de esta especie ha sido problemática, en varias hipótesis previas se rescata su posición basal dentro de los cánidos vivientes (Bardeleben et al. 2005, Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1996, Muñoz-Durán 2011, Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997, Wayne et al. 1987b, Zrzavý y Řičánková 2004). La propuesta de esta investigación es consistente con la anatomía craneodental, pues le da a *N. procyonoides* una posición basal que permite entender mejor su notable similitud dental con los mapaches.

El género *Urocyon* aparece como un grupo monofilético muy bien soportado que radia tempranamente en la historia de los Vulpini junto con *Otocyon*, quien figura como su grupo hermano. Estos dos géneros se encuentran bastante relacionados desde el punto de vista morfológico (incluyendo aspectos de anatomía cerebral externa), sin embargo la evidencia molecular suele ubicar a *Otocyon* en una posición temprana dentro de la historia evolutiva de los cánidos recientes (Lyras y Van der Geer 2003, Tedford et al. 1995, Wang et al. 2004a). La topología propuesta además rescata la sospechada radiación temprana de estos dos géneros dentro de la tribu Vulpini (Bardeleben et al. 2005, Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1992, Muñoz-Durán 2002, 2011, Tedford et al. 1995, Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004).

Dentro de la tribu Vulpini se propone al género *Vulpes* como monofilético, siempre y cuando *V. zerda* y *V. lagopus* sean incluidos dentro de él (Zrzavý y Řičánková). Aunque otras topologías también han dado evidencia a favor de la monofilia de *Vulpes*, las relaciones al interior de este género han sido conflictivas conflictivas

(Bardeleben et al. 2005, Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1996, Muñoz-Durán 2002, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004). Esta topología divide al género *Vulpes* en dos grandes grupos, uno que conduce a las especies holárticas y otro que conduce a las especies afrotropicales e indomalayas. Una hipótesis similar fue propuesta antes (Zrzavý y Řičánková 2004) pero a manera de conclusión preliminar, mientras que en nuestro caso es un resultado directo del análisis filogenético. En términos del grupo de especies holárticas, el árbol da un buen soporte a la relación entre *V. macrotis* y *V. velox*, dos taxones que muestran semejanzas tan notables que han llegado a ser propuestos como una única especie (List y Cypher 2004, Moehrensclager y Sovada 2004, Zrzavý y Řičánková 2004). Como grupo hermano de estas dos especies neárticas aparece *V. ferrilata* con *V. lagopus* localizada hacia la base, dando a la primera una posición filogenética diferente de la que había recibido en otras aproximaciones combinadas (Bininda-Emonds et al. 1999, Zrzavý y Řičánková 2004). Todo este clado aparece como grupo hermano de *V. vulpes* y *V. corsac*. En este sentido la topología resulta siendo un tanto contrastante con hipótesis previas que coinciden en emparentar a *V. vulpes* con *V. rueppelli*, desplazando a *V. corsac* hacia la base (Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1992, Muñoz-Durán 2002); no obstante, la información que soporta nuestra propuesta es más abundante y diversa.

Dentro del grupo de especies afrotropicales e indomalayas aparece la única politomía del consenso estricto, que no resuelve el orden de radiación entre *V. chama* y *V. pallida*. La incertidumbre en la relación de estos dos zorros no es novedosa en análisis combinados sobre cánidos (Bininda-Emonds et al. 1999, Zrzavý y Řičánková 2004), pero en términos biogeográficos el árbol más parsimonioso que ubica a *V. chama* en la base podría ser más plausible. La distribución de esta especie presenta una marcada tendencia parapátrica con

respecto a otros zorros que habitan en el Norte de África y Oriente Medio, restringiéndose más al sur del continente africano. Su posición basal sería congruente con una dispersión concentrada hacia el Norte de África y Oriente Medio, donde los demás zorros presentan distribuciones marcadamente más simpátricas. En la rama terminal de las especies afrotropicales e indomalayas aparecen agrupados *V. zerda* y *V. cana*. La agrupación de estos dos zorros del Norte de África y Medio Oriente es consistente con hipótesis previas, aunque estas suelen ubicarlos hacia la base del género *Vulpes* (Bardeleben et al. 2005, Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1996, Geffen et al. 1992, Zrzavý y Řičánková 2004). *V. bengalensis* es el taxón más basal de las especies afrotropicales e indomalayas, lo que puede estar relacionado con el hecho de que esta es la única especie del género que se encuentra en el sur de Asia, sugiriendo una posible radiación de este linaje desde el sur de Asia hacia el norte de África.

El clado de los lobos aparece bien soportado pero se corrobora la discutida polifilia del género *Canis* (Bardeleben et al. 2005, Moehlman y Hofer 1997, Muñoz-Durán 2002, Wang et al. 2004a). La monofilia de *Canis* se rompe debido a la posición del linaje que agrupa a los cánidos con talón cortante y que separa *C. mesomelas* y *C. adustus* del resto de especies del género. La topología presenta una estructura jerárquica en la que *C. adustus* aparece como el más basal del clado de los lobos, seguido de *C. mesomelas*, una estructura fundamentalmente soportada por datos moleculares (Bardeleben et al. 2005, Zrzavý y Řičánková 2004). La monofilia de *Canis* puede rescatarse ya sea incluyendo a los cánidos con talón cortante dentro del grupo o formulando a *C. adustus* y *C. mesomelas* por fuera del género (v. g., en los géneros *Schaeffia* y *Lupulella*, respectivamente). Por la prioridad de conservación que están recibiendo *C. alpinus* y *L. pictus*, la última opción parece ser más apropiada (Zrzavý y Řičánková 2004). Esta

prioridad no sólo es pertinente para estas dos especies sino para los cánidos altamente sociales en general (incluyendo a *Speothos*), debido a su alta susceptibilidad a procesos de extinción local (Courchamp et al. 1999, Muñoz-Durán 2002, 2010). En el segmento monofilético de *Canis* el árbol presenta una estructura jerárquica en la que *C. rufus* y *C. lupus* aparecen como linajes hermanos en la rama terminal, seguidos por *C. latrans*, *C. aureus* y *C. simensis* hacia la parte basal. La posición basal de *C. simensis* es congruente con otros análisis combinados (Muñoz-Durán 2002, Zrzavý y Řičánková 2004), aunque la posición filogenética de esta especie ha sido en términos generales conflictiva (Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1996, Wayne et al. 1997). La estrecha relación entre *C. lupus* y *C. rufus* apoya esta topología, donde la posición basal de *C. latrans* puede ser explicada por las notables semejanzas que presenta con ambos (Bininda-Emonds et al. 1999, Gese y Bekoff 2004, Kelly et al. 2004). La posición basal de *C. aureus* con respecto a *C. latrans* y *C. lupus* está respaldada por evidencia molecular (Bardeleben et al. 2005, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004).

La posición filogenética de las especies con talón cortante ha sido conflictiva en múltiples topologías (Bardeleben et al. 2005, Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1996, Muñoz-Durán 2002, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004), generando uno de los puntos más álgidos de la historia evolutiva de los Caninae. Esta topología sugiere que los tres cánidos vivientes que poseen talón cortante constituyen un grupo monofilético, de donde se deriva que esta estructura sólo ha evolucionado una vez en la historia de los cánidos recientes. El soporte para los dos nodos de este grupo es bastante alto, donde *L. pictus* y *S. venaticus* están más emparentados entre sí que cualquiera de ellos con *C. alpinus*. Esta hipótesis de parentesco revive la idea de un único grupo taxonómico que congrega a los tres cánidos que poseen talón cortante (Simocyoninae); adicionalmente, no

es la primera vez que *S. venaticus* es propuesto como grupo hermano de *L. pictus* con alto soporte (Geffen et al. 1996, Muñoz-Durán 2002, 2011). Sin embargo algunos autores cuestionan esta asociación basados en evidencia molecular y bioquímica, además de la supuesta homoplasia que se deriva de las fuertes presiones de selección por dietas altamente carnívoras, especialmente sobre la dentición (Tedford et al. 1995, Van Valkenburgh 1991, Wayne et al. 1997). Pero además de que las relaciones filogenéticas no son ajenas al significado funcional (Caumul y Polly 2005, Polly 2010), la monofilia de los tres cánidos vivientes con talón cortante no sólo se soporta en rasgos dentales, sino también en evidencia ecológica, comportamental, paleontológica y de anatomía cerebral externa, además de otra información morfológica (Clutton-Brock et al. 1976, Lyras y Van der Geer 2003, Muñoz-Durán 2002, 2011). Adicionalmente, ciertos marcadores moleculares también tienden a ubicar a *S. venaticus* dentro del clado de los lobos, y específicamente como grupo hermano de *L. pictus* (Geffen et al. 1996, Zrzavý y Řičánková 2004).

Aún si la monofilia de los cánidos con talón cortante fuese sospechosa, podría decirse que la alternativa ofrecida por varios trabajos previos lo es aún más. Estas hipótesis suelen coincidir en relacionar a *S. venaticus* con *C. brachyurus*, otro cánido suramericano cuya posición filogenética es difícil de determinar por la combinación de caracteres que confluyen en él y por sus rasgos altamente autapomórficos (Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997). Se ha vuelto costumbre aceptar la agrupación de estas dos especies partiendo de hipótesis derivadas de información molecular, aún cuando se ha reconocido la débil consistencia que tiene su asociación en términos citogenéticos, bioquímicos, dentales e incluso moleculares (Bardeleben et al. 2005, Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997, Wayne et al. 1987a, Zrzavý y Řičánková 2004). La asociación de estas dos especies puede ser resultado de la influencia de

ciertos árboles de genes, como lo sugieren los contrastes en análisis particionados moleculares (topologías no incluidas); pero además parece ser un artificio de caracteres conflictivos en la matriz molecular (Muñoz-Durán 2011). Estos caracteres conflictivos suelen ocurrir en sitios no sinónimos de las secuencias y se asocian a sustituciones entre residuos de aminoácidos hidrofóbicos que tienden a estar localizados en dominios de transmembrana, lo que incrementa la probabilidad de homoplasias en las primeras y segundas posiciones de codón aún cuando sus tasas de sustitución nucleotídica se mantengan más bajas comparadas con terceras posiciones; esto ocurre por los requerimientos funcionales de hidrofobicidad que restringen el número de estados de carácter posibles en las primeras y segundas posiciones (Muñoz-Durán 2011). El control de estos caracteres conflictivos conlleva al rompimiento de la asociación entre *S. venaticus* y *C. brachyurus* (Muñoz-Durán 2011).

La incertidumbre filogenética respecto de la posición filogenética de estas dos especies oscurece el entendimiento de la historia evolutiva de los cánidos suramericanos, el grupo con la diversidad más alta de la subfamilia Caninae en un solo continente. El árbol presentado aquí no da evidencia a favor de la monofilia de los cánidos suramericanos puesto que ubica a *S. venaticus* dentro del clado de los lobos. La monofilia de los cánidos suramericanos implicaría que su alta diversidad es resultado de una evolución rápida, pero como la topología propuesta sugiere que estas especies constituyen un grupo polifilético, es de suponer que la evolución que dio lugar a esa diversidad fue algo más lenta (Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997). Aunque algunos autores defienden la monofilia de los cánidos suramericanos, hasta cuatro invasiones han sido propuestas para explicar su distribución en esta región del continente, esto si se considera el registro de especies fósiles del género *Canis* en este continente (Bardeleben et al. 2005, Muñoz-Durán 2011, Wang et al. 2004a, b, Wayne et al. 1997).

Los resultados de esta investigación soportan la hipótesis de varios linajes, cuyas radiaciones debieron haber comenzado durante el Plioceno en Norte y Centro América antes de que emergiera el istmo de Panamá (Muñoz-Durán 2011).

Esta topología coincide con otras hipótesis previas en proponer que la posición filogenética de *C. brachyurus* dentro de los cánidos suramericanos es basal (Bardeleben et al. 2005, Moehlman y Hofer 1997, Wang et al. 2004a). El clado que sigue hacia la parte terminal está muy bien soportado y alberga a los géneros *Atelocynus*, *Cerdocyon* y *Lycalopex*. Las especies *C. thous* y *A. microtis* bifurcan antes de la radiación de *Lycalopex*, estructura consistente con otros arreglos filogenéticos (Bardeleben et al. 2005, Muñoz-Durán 2011, 2002, Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004). La monofilia del género *Lycalopex* recibe un soporte alto, siempre y cuando algunas de sus especies no sean asignadas al género *Pseudalopex* (Muñoz-Durán 2011, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004). La especie más basal del género vendría siendo *L. sechurae*, lo cual es más consistente con la evidencia molecular que con la morfológica (Bardeleben et al. 2005, Tedford et al. 1995, Wayne et al. 1997). El taxón *L. vetulus* es propuesto como la siguiente especie más basal, rompiendo la supuesta monofilia que sugieren los datos mitocondriales entre esta especie y *L. culpaeus* (Wayne et al. 1997), relación que se disuelve cuando la información molecular es analizada en conjunto con otros tipos de evidencia (Bininda-Emonds et al. 1999). La especie *L. fulvipes* es la siguiente especie en radiar dentro de la estructura jerárquica del género *Lycalopex*, lo que constituye una propuesta histórica clara frente a la marcada incertidumbre que ha acompañado el posicionamiento filogenético de este taxón (Wang et al. 2004a, Zrzavý y Řičánková 2004). La incertidumbre en las relaciones filogenéticas de *L. culpaeus*, *L. griseus* y *L. gymnocercus* ha

sido considerable bajo diferentes aproximaciones (Bininda-Emonds et al. 1999, Geffen et al. 1996, Wang et al. 2004a, Wayne et al. 1997, Zrzavý y Řičánková 2004), pero el arreglo jerárquico propuesto para *Lycalopex* en esta hipótesis presenta un evento de especiación reciente entre *L. culpaeus* y *L. griseus*, precedido por la bifurcación que conduce a *L. gymnocercus*.

La combinación de matrices moleculares para análisis de congruencia de caracteres ha sido validada en análisis filogenéticos previos, pero no así la combinación de estas con matrices morfológicas (Bardleben et al. 2005; Wayne et al. 1997). La información de múltiples secuencias moleculares puede ser ventajosa por la complementariedad que proporcionan en términos temporales. Por ejemplo, dado que los genes mitocondriales evolucionan rápidamente, pueden aportar relaciones relevantes en grupos con ancestros recientes; mientras tanto, los genes nucleares tienen un contenido de información vasto que potencialmente puede resolver mejor las relaciones entre grupos que tienen historias más largas (Wang y Tedford 2007). Por otro lado, el veto para combinar datos moleculares con morfológicos parece descansar en el hecho de que sus matrices son muy diferentes (Wayne et al. 1997). Sin embargo, esta idea no es corroborada en el presente estudio, no sólo porque los análisis particionados no reportaron la ocurrencia de incongruencias duras, sino también porque la topología resultante del análisis de evidencia total estuvo muy bien resuelta. La ventaja de esta aproximación es que recurre a la congruencia de caracteres para encontrar la hipótesis filogenética que mejor se ajuste a un grupo de sinapomorfías no particionadas, donde idealmente se encuentran todos los datos relevantes de los organismos bajo estudio (Eernisse y Kluge 1993). Si un organismo está integrado por diversos constituyentes (secuencias génicas, rasgos morfológicos y aspectos de historia de vida, entre otros) que se encuentran caracterizados por una historia (es

decir, que son filogenéticamente informativos), todos esos rasgos son relevantes para tratar de entender las relaciones evolutivas que se establecen entre ese y otros organismos. De esta manera, el propósito de esta investigación no fue defender el protagonismo de alguna fuente particular de información en la generación definitiva de caracteres filogenéticos, sino evaluar la contribución de todas estas fuentes en la construcción de una historia única para los cánidos recientes. Es sabido que las relaciones internas de ciertos grupos de cánidos tienden a variar dependiendo de la evidencia usada (Tedford et al. 1995). La hipótesis que proponemos no sólo es consistente con la estructura general de varias hipótesis previas basadas en fuentes más restringidas de información, sino que además presenta relaciones internas que difícilmente estarán sesgadas por alguna de esas fuentes, ya que involucra a una porción considerable de ellas. Esto reduce las posibilidades de que la hipótesis presentada cuente la historia de un grupo de rasgos en vez de reflejar el árbol de especies actuales de la sub-familia Caninae. El contraste con el registro fósil y la implementación de metodologías alternativas de optimización (v. g., métodos probabilísticos) serán de utilidad para evaluar la solidez de las relaciones propuestas en esta investigación, lo que en últimas dará lugar a la depuración del conocimiento que tenemos acerca de la historia evolutiva de este grupo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Grupo de Ecología Evolutiva de la Universidad Nacional de Colombia por las discusiones y ayuda en digitalización de imágenes, mediciones morfológicas y edición de bases de datos, especialmente a Carlos Morantes, Ludwig Jiménez, Luisa Pallares, Paul Gil, Jimmy Quintero y Andrea Márquez. A Catalina Ruíz Arroyave por su ayuda en la obtención y procesamiento de datos sobre especímenes de museos, particularmente en el conteo del número de mamas y estimación del volumen craneal. Queremos reconocer y

agradecer la amabilidad y el apoyo de las siguientes instituciones y los directores de las colecciones de mamíferos que nos brindaron acceso a los ejemplares de cánidos: National Museum of Natural History – Smithsonian Institution, Washington, D. C.; American Museum of Natural History, Nueva York; The Field Museum, Chicago; Museum of Comparative Zoology, Harvard; Muséum National d'Histoire Naturelle, París; British Museum of Natural History, Londres; Zoologisches Museum Berlin, Berlín; Museo de Vertebrados Jorge Ignacio Hernández Camacho del Instituto Von Humboldt, Villa de Leyva. Agradecemos el apoyo financiero del Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación (COLCIENCIAS) por el apoyo financiero del proyecto “Evolución de la socialidad en cánidos –fase I” (contrato 192-2007) y de la División de Investigaciones de la Sede Bogotá (DIB, Proyecto 8373).

REFERENCIAS

- Bardeleben C, Moore RL, Wayne RK. 2005. A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Molecular phylogenetics and evolution*, 37 (3): 815-831.
- Bekoff M, Daniels TJ, Gittleman JL. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 191-232.
- Bininda-Emonds ORP, Gittleman JL, 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.
- Borsch T, Hilu KW, Quandt D, Wile V, Nenhuis C, Barthlott W. 2003. Noncoding plastid trnT-trnF sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 558-576.
- Calendini F, Martin J-F [Internet]. 2005. PaupUP: A free graphical frontend for Paup*Dos software. Fecha de acceso: 11 octubre 2008. Disponible en: <<http://www.agro-montpellier.fr/sppe/Recherche/JFM/PaupUp/main.htm>>.
- Caumul R, Polly PD. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible and molar shape in marmots (Marmota, Rodentia). *Evolution*, 59: 2460-2472.
- Clutton-Brock J, Corbet GB, Hills M. 1976. A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 29 (3): 119-199.
- Courchamp F, Grenfell B, Clutton-Brock T. 1999. Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266: 557-563.
- Eernisse DJ, Kluge AG. 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Molecular Biology and Evolution*, 10 (6): 1170-1195.
- Geffen E, Gompper ME, Gittleman JL, Luh HK, Macdonald DW, Wayne RK. 1996. Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *American Naturalist*, 147 (1): 140-160.
- Geffen E, Macdonald DW. 1992. Small size and monogamy: spatial organization of the Blanford's fox, *Vulpes cana*. *Animal Behaviour*, 44: 1123-1130.
- Geffen E, Mercure A, Girman DJ, Macdonald DW, Wayne RK. 1992. Phylogenetic relationships of the fox-like canids: mitochondrial DNA restriction fragment, site and cytochrome b sequence analyses. *The Zoological Society of London*, 228: 27-39.
- Gese EM, Bekoff M. 2004. Coyote (*Canis latrans*). En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editores. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland y Cambridge (UK): IUCN/SSC Canid Specialist Group. p. 81-87.
- Gittleman JL. 1986a. Carnivore brain size, behavioral ecology, and phylogeny. *Journal of Mammalogy*, 67 (1): 23-36.
- Gittleman JL. 1986b. Carnivore life history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *American Naturalist*, 127 (6): 744-771.
- Gittleman JL. 1991. Carnivore olfactory bulb size: allometry phylogeny and ecology. *Journal of Zoology*, 225: 253-272.
- Kelly BT, Beyer A, Phillips K. 2004. Red wolf (*Canis rufus*). En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editores. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland and Cambridge (UK): IUCN/SSC Canid Specialist Group. p. 87-92.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Cheena R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23: 2947-2948.
- List R, Cypher BL. 2004. Kit fox (*Vulpes macrotis*). En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editores. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland and Cambridge (UK): IUCN/SSC Canid Specialist Group. p. 105-109.
- Lyras GA, Van der Geer A. 2003. External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: Canidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 138 (4): 505-522.

- Maier R. 2001. Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico, Madrid: McGraw Hill Interamericana. p. 582.
- Moehlman PD, Hofer H. 1997. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids. En: Solomon NG, French JA, editores. Cooperative breeding in mammals. Cambridge: Cambridge University Press. p. 76-127.
- Moehrenschrager A, Sovada M. 2004. Swift fox (*Vulpes velox*). En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editores. Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland and Cambridge (UK): IUCN/SSC Canid Specialist Group. p. 109-116.
- Muñoz-Durán J. 2002. Correlates of speciation and extinction rates in the Carnivora. *Evolutionary Ecology Research*, 4: 963-991.
- Muñoz-Durán J. 2010. Sociabilidad en carnívoros: Una paradoja evolutiva. En: Zerda E, editor. Bases biológicas del comportamiento animal y humano. Bogotá (Colombia): Universidad Nacional de Colombia, Dirección Académica, Facultad de Ciencias. p. 307-325.
- Muñoz-Durán J. 2011. Data set incongruence and insights from the fossil record: the canid phylogeny. *Caldasia*, 33 (2): 551-572.
- Page RDM. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences*, 12: 357-358.
- Patterson C. 1982. Morphological characters and homology. En: Joysey KA, Friday AE, editores. Problems of phylogenetic reconstruction. London y New York: Academic Press. p. 21-74.
- de Pinna MCC. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367-394.
- Polly PD. 2010. Tiptoeing through the tropics: geographic variation in carnivoran locomotor ecomorphology in relation to environment. En: Goswami A, Friscia A, editores. Carnivoran evolution: New views on phylogeny, form, and function. Cambridge: Cambridge University Press. p. 374-410.
- Sillero-Zubiri C, Macdonald DW. 2004. Introduction. En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editores. Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland and Cambridge (UK): IUCN/SSC Canid Specialist Group. p. 2-7.
- Swofford DL. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 1596-1599.
- Tedford RH, Taylor BE, Wang X. 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *American Museum Novitates*, 3146: 1-37.
- Tedford RH, Wang X, Taylor BE. 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 574: 1-215.
- Van Valkenburgh B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, 17 (4): 340-362.
- Venkataraman AB, Johnsingh AJT. 2004. Dholes. En: Macdonald DW, Sillero-Zubiri C, editores. The biology and conservation of wild canids. Oxford: Oxford University Press. p. 323-335.
- Wang X. 1993. Transformation from plantigrady to digitigrady: Functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae: Carnivora). *American Museum Novitates*, 3069: 1-23.
- Wang X, Tedford RH. 2007. Evolutionary history of canids. En: Jensen P, editor. The behavioural biology of dogs. Oxford: CABI International. p. 3-20.
- Wang X, Tedford RH, Taylor BE. 1999. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 243: 1-391.
- Wang X, Tedford RH, Van Valkenburgh B, Wayne RK. 2004a. Ancestry: Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. En: Macdonald DW, Sillero-Zubiri C, editores. The biology and conservation of wild canids. Oxford: Oxford University Press. p. 39-54.
- Wang X, Tedford RH, Van Valkenburgh B, Wayne RK. 2004b. Phylogeny, classification, and evolutionary ecology of the Canidae. En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editores. Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland and Cambridge (UK): IUCN/SSC Canid Specialist Group. p. 8-20.
- Wayne RK, Geffen E, Girman DJ, Koepfli KP, Lau LM, Marshall CR. 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology*, 46 (4): 622-653.
- Wayne RK, Nash WG, O'Brien SJ. 1987a. Chromosomal evolution of the Canidae: I. Species with high diploid numbers. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 44: 123-133.
- Wayne RK, Nash WG, O'Brien SJ. 1987b. Chromosomal evolution of the Canidae: II. Divergence from the primitive carnivore karyotype. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 44: 134-141.
- Yu L, Li Q, Ryder OA, Zhang Y. 2004. Phylogeny of the bears (Ursidae) based on nuclear and mitochondrial genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 32 (2): 480-494.
- Zrzavý J, Řičánková V. 2004. Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta*, 33 (4): 311-333.