

# ALTOTERO

Lobo y Chacal

No 3 15 de agosto 2015

Vida Salvaje / Rewilding Spain



*Canis anthus*



*Las fotos que ilustran este artículo fueron captadas en Marruecos con cámaras de autodisparo automático, instaladas por el equipo que ha realizado este trabajo para el seguimiento de la especie.*

**ALTOTERO**

**Revista Ibérica de Ciencias Naturales y Conservación de la Naturaleza**

**Edita: Asociación Muruna**

**Director: Benigno Varillas**

WEB: [www.altotero.com](http://www.altotero.com)

Dirección: c/ La Pedriza, 1 – 28002 Madrid (Spain)

Tel: +34 630438093

E-mail: [direccion@paleovivo.org](mailto:direccion@paleovivo.org)

ISBN Monografía: 84-87610-28-5

ISSN: solicitado

# El análisis del genoma mitocondrial del cánido estudiado en Marruecos manifiesta que no es ni lobo (*Canis lupus*) ni chacal euroasiático (*Canis aureus*).

Vicente Urios<sup>1</sup>, María P. Donat-Torres<sup>2</sup>, Carlos Ramirez<sup>1</sup> Octavio Monroy-Vilchis<sup>3</sup> y Hamid Rgribi Idrissi<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Alicante (Spain), Dto. de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales

<sup>2</sup> Universidad Politécnica de Valencia (Spain), Instituto de Investigación para la Gestión Integrada de Zonas Costeras

<sup>3</sup> Universidad Autónoma de Mexico (Mexico)

<sup>4</sup> Université Chouaib Doukkali (El Jadida, Morocco)

## Resumen

Se ha analizado el genoma mitocondrial de tres cánidos de Marruecos, dos de ellos completos y uno parcial. Las secuencias están incluidas en el GenBank con las accesiones KT378605 (16721 bp), KT378606 (16734 bp) y KT378607 (2789 bp). Se han comparado estos resultados con las secuencias disponibles en el GenBank al día de hoy. En el análisis filogenético de las regiones de Citocromo b y Región control los tres se agrupan con *Canis lupus lupaster* y *Canis aureus* de Senegal, y se distancian del lobo *Canis lupus* y el chacal dorado *Canis aureus* de Eurasia. La comparación de los genomas mitocondriales completos con *Canis lupus* confirman esa distancia entre los dos grupos. Concluimos que pertenecen a una especie distinta al lobo *Canis lupus* y al chacal dorado *Canis aureus* de Eurasia. Proponemos coincidiendo con Koepfli *et al.* (2015) (1) que su nombre científico sea *Canis anthus* por ser el nombre con el que por primera vez se clasificó como especie diferenciada por Cuvier en 1824.

**Palabras clave** *Canis anthus*, *Canis aureus lupaster*, *Canis lupus lupaster*, *Canis lupaster*, genoma mitocondrial completo, chacal norteafricano, Marruecos.

**The analysis of the canid mitochondrial genome studied in Morocco shows that it is neither wolf (*Canis lupus*) or Eurasian jackal (*Canis aureus*).**

**Keywords** *Canis anthus*, *Canis aureus lupaster*, *Canis lupus lupaster*, *Canis lupaster*, complete mitochondrial genome, North African jackal, Morocco.

## **Introducción**

La presencia de cánidos africanos de difícil asignación taxonómica ha sido detectada desde hace tiempo. En los últimos años las tres publicaciones que proponían que el chacal del norte de África *C. aureus lupaster* no era un chacal sino un lobo han centrado el interés sobre el estatus taxonómico de estos cánidos. Según los análisis genéticos de secuencias mitocondriales de Rueness (2011) (2) y Gaubert (2012) (3) junto con la aparición de las fotografías publicadas por Gaubert (2012) (3) y Urios (2012) (4) sugerían que no era un chacal (*Canis aureus*) y su pertenencia subespecífica al linaje de *C. lupus*.

La confirmación gracias a estos primeros estudios genéticos, observaciones y fotografías, de la existencia en el continente africano de un taxon diferente a los chacales y lobos euroasiáticos es de un gran interés y era un primer paso hacia un mejor conocimiento de estos cánidos.

El aislamiento biogeográfico del cánido africano de las especies euroasiáticas y su distinta morfología nos hizo plantear la hipótesis de que el proceso de separación de este linaje fuera más allá del nivel de subespecie.

Para dilucidar esta cuestión se ha llevado a cabo un amplio estudio en Marruecos en el que mediante fototrampeo se fotografiaron más de 50 ejemplares y se analizó el genoma mitocondrial de tres ejemplares, dos de ellos completos, y se compararon con las secuencias del GenBank disponibles de *Canis lupus* y de *Canis aureus* de Eurasia.

## **Material y métodos**

Se recolectaron muestras desde el año 2012, procedentes de ejemplares encontrados atropellos muertos. Se muestran los resultados obtenidos de tres individuos analizados. Dos de los individuos (can 3 y can 6, recolectados en 2012) proceden del Atlas y el tercero (can 13, recolectado en 2013) procede del desierto del Sáhara.

Para la extracción de ADN se ha utilizado tejido epitelial de almohadilla plantar (can 3), tejido muscular (can 6) y pelo (can 13). Tanto las extracciones como las reacciones de PCR se han hecho separadamente para cada individuo.

Para las extracciones se han utilizado dos métodos: extracción empleando un kit con proteinasa K, y extracción utilizando Chelex y proteinasa K. En el primer caso se siguió el protocolo del fabricante (Invisorb) pero dejando la muestra toda la noche con el tampón de lisis y proteinasa K a una temperatura inicial de 56 °C y apagando luego el baño. Al día siguiente se incubó a 56 °C durante 5 horas, siguiendo después las indicaciones del protocolo.

Cuando se utilizó Chelex 100 sodium previamente se realizó una digestión con proteinasa K (5); se añadieron 20 µl de proteinasa K (de concentración 10 µg /µl) a 100 µl de agua conteniendo 2 cm de pelo con folículo (cortado en fragmentos muy pequeños), previamente tratado con PBS (tampón fosfato salino); dejando la muestra toda la noche con proteinasa K a una temperatura inicial de 56 °C y apagando luego el baño. Al día siguiente, bajo una temperatura de 56° C, se añadió 100 µl de Chelex 100 sodium al 10% y se incubó durante dos horas. Se aplicó vortex 10 s, se puso en agua hirviendo 10 min, se aplicó vortex 10 s, se centrifugó 3 min a máximo spin y se extrajo el sobrenadante (6).

Para las reacciones de PCR se usaron básicamente tres mezclas de productos dependiendo principalmente de las polimerasas que se han utilizado (5Prime, Mobio-lab y Pangea de Canvax), siguiendo las indicaciones de los fabricantes para las cantidades de cada producto de la reacción.

En los tres cánidos se han analizado las regiones del ADN mitocondrial de las que existe más información en el GenBank, a efectos de que los resultados que se obtuvieran pudieran ser comparados: Citocromo b (Cyt b) y Region Control (D-loop). Además el genoma mitocondrial completo fue obtenido de los dos cánidos más próximos geográficamente para comprobar su mutua similitud.

Para la amplificación se usaron dos grupos de cebadores.

Como primer grupo, para la amplificación del genoma mitocondrial completo se utilizaron los cebadores indicados por Bjornerfeldt (7), con los que se obtienen 37 fragmentos. Entre ellos, los cebadores F35a y R35a no funcionaron y fueron sustituidos por los cebadores F35b y R35b (7).

Además se utilizó un segundo grupo de cebadores, habituales en la bibliografía, para determinados fragmentos: para 12S rRNA los cebadores L01091 y H01478 (8); para 16S rRNA los cebadores W16S\_F y W16S\_R; para Cyt b los cebadores cytb-1 (2) cytb-2 (9); y para la región D-loop los cebadores CR1F y CR2R (6).

Los fragmentos amplificados con este segundo grupo de cebadores resultaron de menor longitud que sus equivalentes correspondientes del primer grupo de cebadores.

Las electroforesis se realizaron con gel de agarosa al 1,5%, utilizando como tampón TBE 5X al 1,5%; como revelador se usó RedSafe y siempre se puso un pocillo con Generuler 100 bp plus. Las amplificaciones se han repetido hasta 5 veces cuando ha sido necesario.

Las secuenciaciones fueron realizadas por Macrogen. Las reacciones de secuenciación se realizaron en el Peltier Thermal Cycler DNA Engine tétrada 2 (BIO-RAD) usando el kit de secuenciación de ciclo ABI BigDye® Terminator v3.1 (Applied Biosystems), siguiendo los protocolos suministrados por el fabricante y usando el cebador correspondiente.

La lista de accesiones utilizadas para comparar con las obtenidas en el presente estudio se obtuvieron de The GenBank database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) (10) (11). La nomenclatura con que aparecen los taxones en este documento es la que consta en las accesiones respectivas del Genbank.

Para el estudio filogenético se adquirió una primera información de las secuencias obtenidas y su posible similaridad con las disponibles en el GenBank, usando BLAST (12) (13). El ensamblado de las secuencias se realizó con el programa Sequencher 4.1.4. (Gene Codes Corporation, sequence analysis software, Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Michigan, USA) y con Bioedit 7.2.5. (<http://bioedit.software.informer.com/>) (14). Los alineamientos de las secuencias de nucleótidos se realizaron con Bioedit 7.2.5 y con la versión de Clustal (15) disponible en dicho programa. Se completaron manualmente.

Se usó el programa MEGA6 (16) para calcular las distancias genéticas utilizando el modelo Kimura 2-parameter (17) y el modelo Tamura Nei (18), así como para analizar modelos y filogramas. Se utilizó el programa DnaSP 5.10 (19) para calcular el número de sitios polimórficos (S), la diversidad nucleótida ( $\pi$ ), el número de haplotipos (h) y la diversidad haplotípica (Hd). Se calculó el parámetro  $\theta$  con MEGA6. Se calcularon los modelos evolutivos más idóneos para los genomas mitocondriales completos con jModel Test (20). Los filogramas se realizaron con los programas BEAST 1.7 (21) (22). El tiempo transcurrido al más común reciente antecesor (TMRCA) se calculó con el programa BEAST 1.7 usando Bayesian Markov Chain Monte Carlo (MCMC). El tiempo de divergencia entre lobo y el coyote, que se usó como grupo externo, se computó en 1 MYA (23), (24), (25).

## **Resultados**

Las secuencias se obtuvieron en 2013 y 2014; están incluidas en el GenBank y las accesiones son: can 3: accesión KT378605, de 16721 bp; can 6: accesión KT378606, de 16734 bp; y can 13: accesión KT378607, de 2789 bp. Como se ve por su tamaño, las dos primeras son genomas mitocondriales completos y la última uno parcial.

Antes de realizar el análisis filogenético se han comparado en primer lugar estos tres individuos nuestros entre sí. Para ello se ha usado el fragmento compartido, que es de 2776 bases, correspondientes a la zona parcial continua del ADN mitocondrial que comprende: gene ND5, ND6, tRNA-Glu, Cyt b, tRNA-Pro y D-loop.

La Tabla 1 muestra la matriz de distancias encontradas entre ellos. El número de bases por sitio están bajo la diagonal y las desviaciones estándar sobre ella. Los individuos Can 6 y Can 13 presentan la distancia menor entre sí, a pesar de que los

más cercanos geográficamente son los dos del Atlas, Can 3 y Can 6; mientras que Can 3 y Can 13 son los más distantes genéticamente. Respecto al número de sitios polimórficos (S) es de 72, la diversidad nucleótida ( $\pi$ ) 0,01730 y el valor de Theta ( $\Theta$ ) 0,001095. Los datos muestran claramente la pertenencia al mismo taxon, aun cuando el fragmento comparado incluye la variable región D-loop.

Can 3		0,0029916502	0,0043414981
Can 6	0,0172230232		0,0030475545
Can 13	0,0286723005	0,0161844018	

Tabla 1. Distancias genéticas entre los tres cánidos estudiados. Modelo TN93.

Cuando se ha realizado este estudio, la disponibilidad de datos en el GenBank sobre los cánidos que pueden ser filogenéticamente más próximos a los nuestros es escasa (exceptuando *Canis lupus*, del que hay bastante documentación); hay pocas secuencias de genoma mitocondrial y además son fragmentos parciales; es por eso que además de comparar nuestros genomas mitocondriales completos antes hemos establecido también varias comparaciones de sólo partes de nuestras secuencias con las otras secuencias disponibles en dicha base de datos, más cortas que las nuestras; se trata de las regiones Citocromo b y D-loop.

### **Análisis de las regiones del citocromo b (Cytb) y de la región control (D-loop) del grupo *C. lupus lupaster/aureus* africano**

A continuación se detallan los resultados de comparar secuencias Cytb + Control Region (680 pb) de nuestros tres individuos con accesiones que se encuentran en el GenBank como *C. lupus lupaster*, utilizadas por Rueness (2) y Gaubert (3); y accesiones de *C. aureus* de Senegal (3) ya que no constan las accesiones más recientes de Vasco (26), Rueness *et al.* (27) y Koepfli *et al.* (1). El conjunto de los 13 ejemplares tiene un número de sitios polimórficos (S) de 33, la diversidad nucleótida ( $\pi$ ) es de 0,012898 y el valor de Theta ( $\Theta$ ) 0,016064.

Las distancias genéticas son muy pequeñas variando entre 0 y 0,029. La menor distancia se da entre nuestro can 6 y uno de Argelia, siendo cero; los dos senegales también tienen entre sí distancia cero. La mayor distancia se da entre los *Canis aureus* de Senegal y el individuo de Egipto (2), siendo en general este individuo el más distante del resto. La distancia genética media entre todos es baja, de 0,013. En conjunto los valores manifiestan que los cánidos analizados por nosotros se encuadran bien dentro del grupo.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Can3		0,00 2	0,00 4	0,00 2	0,00 3	0,00 4	0,00 2	0,00 4	0,00 3	0,00 4	0,00 6	0,00 6	0,00 6
2	Can6	0,003		0,00 3	0,00 3	0,00 2	0,00 4	0,00 0	0,00 3	0,00 3	0,00 3	0,00 6	0,00 6	0,00 6
3	Can13	0,009	0,006		0,00 4	0,00 3	0,00 4	0,00 3	0,00 4	0,00 3	0,00 4	0,00 6	0,00 6	0,00 7
4	JQ088664.1  _C_lupus_lupaster	0,005	0,005	0,001		0,00 3	0,00 3	0,00 3	0,00 4	0,00 3	0,00 4	0,00 5	0,00 5	0,00 6
5	JQ088659.1  _C_lupus_lupaster	0,008	0,005	0,005	0,009		0,00 3	0,00 2	0,00 3	0,00 2	0,00 3	0,00 5	0,00 5	0,00 6
6	JQ088660.1  _C_lupus_lupaster	0,009	0,009	0,009	0,008	0,008		0,00 4	0,00 4	0,00 3	0,00 3	0,00 6	0,00 6	0,00 6
7	JQ088661.1  _C_lupus_lupaster	0,003	0,000	0,006	0,005	0,005	0,009		0,00 3	0,00 3	0,00 3	0,00 6	0,00 6	0,00 6
8	JQ088662.1  _C_lupus_lupaster	0,009	0,009	0,009	0,001	0,008	0,009	0,009		0,00 2	0,00 4	0,00 5	0,00 5	0,00 6
9	JQ088663.1  _C_lupus_lupaster	0,006	0,006	0,006	0,008	0,005	0,006	0,006	0,003		0,00 4	0,00 6	0,00 6	0,00 6
10	JQ088665.1  _C_lupus_lupaster	0,011	0,008	0,008	0,009	0,006	0,008	0,008	0,001	0,008		0,00 5	0,00 5	0,00 6
11	JQ088656.1  _C_aureus_Senegal	0,023	0,020	0,020	0,018	0,018	0,020	0,020	0,020	0,020	0,021		0,00 0	0,00 7
12	JQ088657.1  _C_aureus_Senegal	0,023	0,020	0,020	0,018	0,018	0,020	0,020	0,020	0,020	0,021	0,020		0,00 7
13	HQ845258.1  _C_lupus_lupaster	0,022	0,025	0,028	0,023	0,026	0,025	0,025	0,025	0,025	0,026	0,029	0,029	

Tabla 2. Distancias genéticas entre los tres cánidos estudiados y el grupo *C. lupus lupaster/aureus* africano. Modelo Kimura 2. Las desviaciones estándar se muestran arriba de la diagonal.



## **Análisis de las regiones del citocromo b (Cytb) y de la región control (D-loop) del grupo *C. lupus lupaster/aureus* africano comparadas con el género *Canis***

Para comparar las distancias entre los diferentes taxones del clade *lupus* se han utilizado también los fragmentos del citocromo b (28) y de la región control (610 pb). Las accesiones se enumeran en la Tabla S3 del anexo. El árbol filogenético se ha inferido usando el método de Máxima verosimilitud y con el modelo Kimura 2 en el programa MEGA6. El grupo africano *lupus lupaster/aureus* junto con los de este estudio queda discriminado del resto de lobos por una parte y de *Canis aureus* euroasiático por otra, que parece como más primitivo. Aunque el cánido africano está más relacionado con *Canis lupus* que con *Canis aureus*. Sin embargo hay que señalar que en filogramas realizados sólo con citocromo b hemos obtenido una mayor antigüedad para *Canis aureus* euroasiático que para *Canis latrans*.

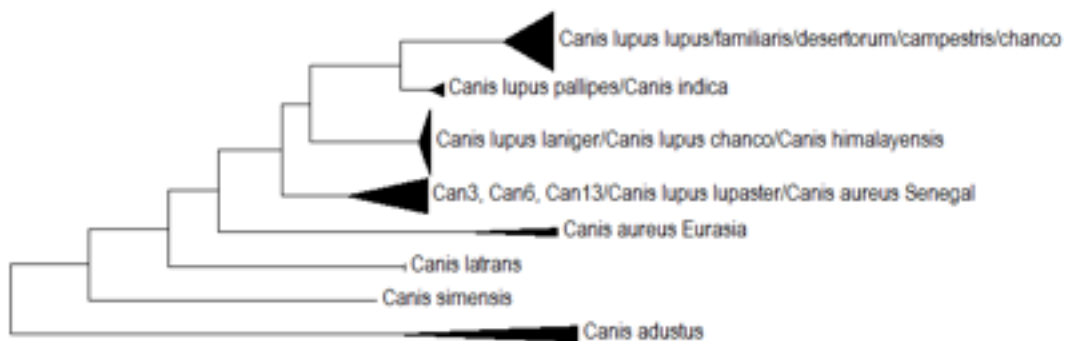


Figura 1. Árbol filogenético obtenido con el método de Máxima verosimilitud. Modelo Kimura2. Los números indican el valor de bootstrap.

## **Análisis de los genomas mitocondriales completos**

A continuación se muestran los resultados de comparar los datos de los genomas mitocondriales completos de Can 3 y can 6 con los datos de los linajes *Canis lupus* disponibles en el GenBank, usando como grupo externo *Canis latrans*. *Canis lupus lupus* y *Canis lupus familiaris* se han anotado con el epígrafe común de *Canis lupus lupus/familiaris*. En la Tabla S1 del anexo aparecen las distancias genéticas entre ellos medidas por las diferencias en los pares de bases. En la Tabla S2 del anexo están anotadas las accesiones. La distancia entre los individuos del grupo de Can 6 y Can 3 y el resto de lobos varía entre 0,042 y 0,05; siendo como grupo el más distante del resto de grupos de lobos.

Esto se refleja con mayor claridad en los árboles filogenéticos. En el obtenido con el método de Máxima verosimilitud (Figura 2) el grupo de Can 3 y Can 6 es un linaje separado de *Canis lupus* y más primitivo. Dentro de *Canis lupus* el grupo de *C. lupus laniger* y *C. lupus chanco* se separa del resto, excepto para un individuo de *C. lupus chanco* que tiene un comportamiento distinto y se agrupa con el resto de *C. lupus*.

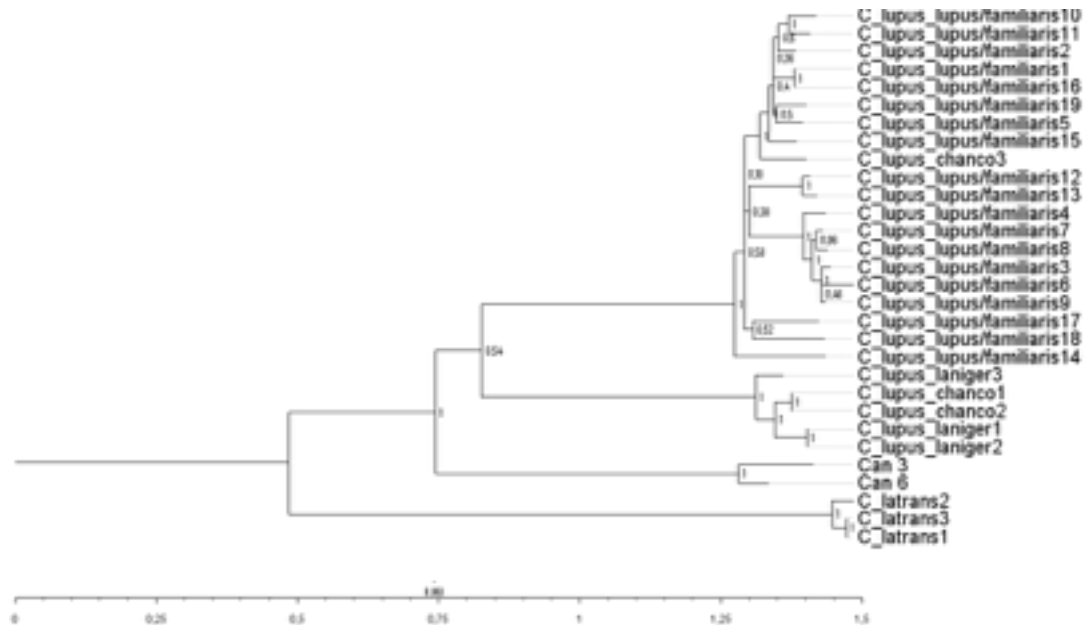


Figura 2. Árbol filogenético obtenido con el método de Máxima verosimilitud y el modelo TrN+I+G. Los nodos muestran el valor de bootstrap y la escala el tiempo (MYA).

Para realizar el árbol filogenético por inferencia bayesiana, primeramente se ha obtenido cuál es el modelo más idóneo usando para ello el programa jModeltest; resultando que tanto con el criterio BIC como con el criterio AIC es el modelo TrN+I+G. En la Figura 3 se muestra el resultado logrado con BEAST para dicho modelo con  $p\text{-inv } 0,7320$  y  $\text{gamma shape } 1,0350$ . Igualmente que con el filograma anterior se observa una mayor antigüedad para can3 y can 6 que para *C. lupus*. El linaje de *laniger* y *chanco* está totalmente agrupado, lo que puede dar una idea de la fiabilidad del ajuste del árbol.

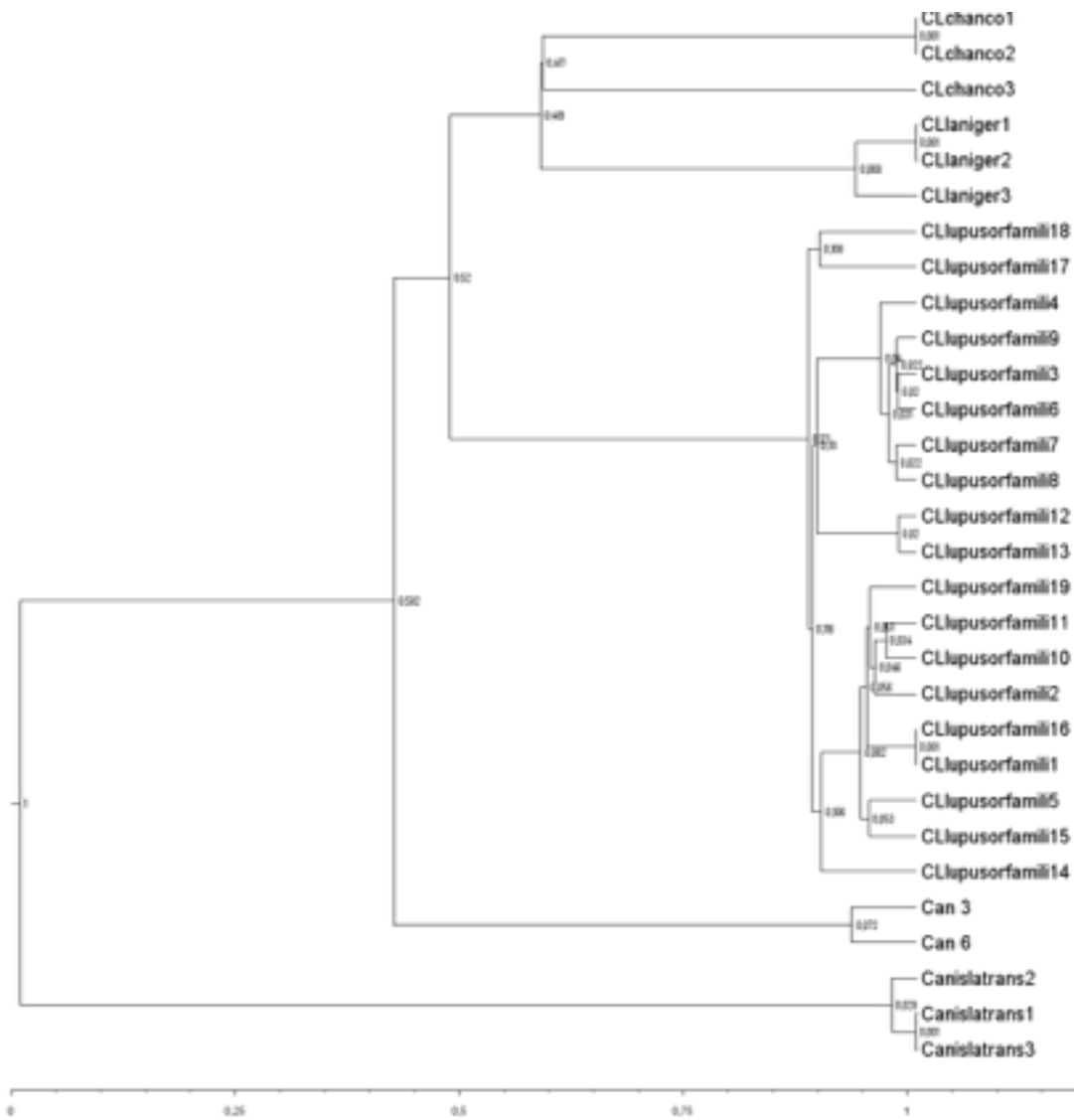


Figura 3. Árbol filogenético obtenido por análisis bayesiano con el programa BEAST y el modelo TrN+I+G. Los números de los nodos y la escala muestran el tiempo (MYA).

## Discusión

Los datos de estos genomas completos que aportamos en este trabajo manifiestan que estos cánidos marroquíes sí merecen ser categorizados como una especie diferente del chacal dorado *C. aureus* y del lobo *C. lupus*. Como veremos a continuación esto ya se decía desde el siglo XIX basándose en estudios morfológicos. Sobre los estudios moleculares más actuales publicados en internet, no aparecen las se-

cuencias de bases en el GenBank por lo que no hemos podido incluirlos en este estudio a efectos de comparación. Rueness *et al.* (2015) (27) dice que no es un híbrido y es distinto del chacal dorado *C aureus* y del lobo *C lupus* siendo un taxon único, nombrándolo como *Canis aureus lupaster* sin asignarle categoría específica. Y Koepfli *et al.* (2015). (1) en un amplísimo estudio en el que se incluyen también ejemplares de marruecos llega a nuestras mismas conclusiones de que es una especie distinta de *Canis lupus* y *Canis aureus*.

La percepción de que los llamados chacales africanos y lobos africanos eran algo genuino de ese continente y distinto a lo euroasiático ha sido tenida por varios científicos y naturalistas desde hace tres siglos, considerándolos o bien chacales *Canis aureus* o bien lobo *Canis lupus* o bien especies distintas. Actualmente los estudios genéticos han proporcionado una nueva herramienta para corroborar lo que diversos estudiosos consideraron y ante lo que dieron diferentes respuestas que se plasmaron en la utilización de variada nomenclatura, como se verá en la relación siguiente.

### **Consideración como chacal dorado *C. aureus lupaster***

Desde el principio de su descripción ha sido considerado una subespecie del chacal dorado *Canis aureus*; así ya es citado *C. aureus lupaster* Hemprich & Ehrenberg 1833 (29) cuando estos autores lo describieron inicialmente como *Canis lupaster*.

Cabrera siguiendo a Oken (1815-1816) (30) usa el nombre genérico de *Thos* para referirse a los chacales describiendo varias subespecies, entre ellas *Thos lupaster marocannus* que sería sinónimo de *C. aureus marocannus*.

Schwarz en 1926 (31) se refiere al gran cánido del norte de África y Sinaí como *C. aureus lupaster*, lo mismo que Ellerman y Morrison-Scott en 1951 (32) dan como bueno el nombre el nombre de *C. aureus lupaster* Hemprich & Ehrenberg 1933 y como sinónimos *C. lupaster* Hemprich & Ehrenberg 1933 y *C. sacer* Hemprich & Ehrenberg.

Corbet en 1978 (33), y Osborn y Helmy en 1980 (34) también lo nombran como *C. aureus lupaster*.

En 1982 en la Check list de mamíferos del mundo sigue apareciendo como subespecie del chacal dorado (*Canis aureus*) (Hocnaki *et al.* 1982) (35).

Y Wozencraft 2005 (36) también habla de *C. aureus lupaster*.

### **Consideración como lobo africano *C. lupus lupaster***

El primer biólogo que clasifica al cánido *lupaster* como una subespecie de *C. lupus* es Huxley en 1880 (Huxley, 1880) (37) al notar las similitudes entre los cráneos de *lupaster* y lobos indios. Y no es hasta 1981 cuando el zoólogo Walter Ferguson (38) de la Universidad de Tal-Aviv consideró a *lupaster* como una subespecie de *C. lupus* en base a las mediciones craneales diciendo que clasificar este animal como un chacal se debe exclusivamente a su pequeño tamaño. Y dice que en el Sinaí al noroeste de Egipto *C. aureus lupaster* debe ser considerado como *C. lupus lupaster*.

Posteriormente Rueness en 2011 (2) dice que *C. aureus lupaster* de Etiopía y Egipto debe ser considerado una subespecie de lobo, en base a las distancias genéticas, pues sus resultados lo colocan más distanciado del chacal dorado euroasiático *Canis aureus*.

Y en 2012 Gaubert (3) en base al análisis genético del Citocromo b y la Región Control también lo clasifica en Mali, Senegal, Argelia y Túnez.

### **Consideración como especie distinta**

En un continente con presencia de otros cánidos muy primitivos existentes actualmente y otros extintos (39) la primera vez que aparece la especie *C. lupaster* es en 1832, clasificado como especie distinta por Hemprich & Ehrenberg siendo la localidad tipo El Fayum (Egipto) (29). Posteriormente Anderson en 1902 reconoció la especie egipcia *C. lupaster* como una especie válida y señaló la presencia de la especie en Argelia y Túnez (40). Identificó a *C. sacer* como *lupaster*, negó la presencia de *C. aureus* en África del norte y afirmó que *C. lupaster* es la única especie salvaje que habita en la región. Hilzheimer en 1908 (41) reconoce tres especies: *C. sacer*, *C. doederleini* en Egipto y *C. lupaster*.

Flower en 1932 (42) se refiere también a dos especies diferentes de chacal en Egipto y a la primera se refiere como *C. lupaster*. Y Kurten en 1968 (43) atribuye a la especie de *C. lupaster* su presencia en sitios del pleistoceno tardío en Palestina y el norte de África. En 1989 Nicolai Spassov (44) declaró que la forma *lupaster* tiene características morfológicas para mantener a *lupaster* como especie diferente. En 1991 Kowalski y Rzebik-Kowalska (45) apoyan el trabajo de Hein de Balzac (46) en que nombra a *C. lupaster* para el norte de Argelia junto con otras especies, *C. riparius* y *C. variegatus* más al sur.

El nombre de *C. anthus* fue asignado por Cuvier (47) para clasificar el chacal o lobo senegalés en 1820, al que describió detalladamente en su *Histoire naturelle des mammifères* y ha sido retomado por Koepfli *et al.* (1).

Aunque filogenéticamente nuestros resultados muestran que está más próximo a *C. lupus* que a *C. aureus*, teniendo en cuenta el criterio de la antigüedad proponemos el de *Canis anthus*, coincidiendo con Koepfli *et al.* acuñado por Cuvier (47) antes que el más tardío *Canis lupaster*, acuñado por Hemprich y Ehrenberg (29). A la espera además de que continúen los diversos avances que se van realizando, de que un futuro mayor conocimiento genético de los cánidos africanos pudiera establecer la existencia de más táxones y de que para las formas más lupoides se utilice el de *lupaster*.

### **Agradecimientos**

Nuestro agradecimiento a Maela León, del Instituto Agroforestal Mediterráneo (Universidad Politécnica de Valencia) por sus orientaciones en laboratorio y análisis de los datos.

### **Referencias**

1. Koepfli, K.-P., Pollinger, J., Godinho, R., Robinson, J., Lea, A., Hendricks, S., Schweizer, R. M., Thalmann, O., Silva, P., Fan, Z., Yurchenko, A. A., Dobrynin, P., Makunin, A., Cahill, J. A., Shapiro, B., Álvares, F., Brito, J. C., Geffen, E., Leonard, J. A., Helgen, K. M., Johnson, W. E., O'Brien, S. J., Van Valkenburgh, B., Wayne, R. K. (2015). Genome-wide Evidence Reveals that African and Eurasian Golden Jackals Are Distinct Species. *Current Biology* 25. doi:10.1016/j.cub.2015.06.060.
2. Rueness, E. K., Asmyhr, M.G., Sillero-Zubiri, C., Macdonald, D. W., Bekele, A., (2011). The Cryptic African Wolf: *Canis aureus lupaster* Is Not a Golden Jackal and Is Not Endemic to Egypt. *PLoS ONE* 6(1): e16385. doi:10.1371/journal.pone.0016385. 2011.
3. Gaubert, P., Bloch, C., Benyacoub, S., Abdelhamid, A., Pagani, P., *et al.* (2012) Reviving the African Wolf *Canis lupus lupaster* in North and West Africa: A Mitochondrial Lineage Ranging More than 6,000 km Wide. *PLoS ONE* 7(8): e42740. doi: 10.1371/journal.pone.00427. 2012.
4. Urios, V., Ramírez, C., Gallardo, M. and Rguibi Idrissi, H. (2012). Detectan al lobo en Marruecos gracias al uso del foto-trampeo. *Quercus* (319): 14-15). 2012.

5. Gagneux, P., Boesch, C., Woodruff, D.S. (1997) Microsatellite scoring errors associated with noninvasive genotyping based on nuclear DNA amplified from shed hair. *Molecular Ecology*, 6, 861–868.
6. Palomares, F., Godoy, J.A., Piriz, A., O'Brien, S.J., Johnson, W.E. (2002). Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian lynx. *Molecular Ecology* 11: 2171–2182.
7. Björnerfeldt, S., Webster, M.T., Vilà, C. (2006). Relaxation of selective constraint on dog mitochondrial DNA following domestication. *Genome Res.* 16:990–994.
8. Kocher, T.D., Thomas, W.K., Meyer, A., Edwards, S.V., Paabo, S., *et al.* (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc Natl Acad Sci U S A* 86: 6196–6200.
9. Janczewski, D.N., Modi, W.S., Stephens, J.C., O'Brien, S.J. (1995). Molecular evolution of mitochondrial 12S RNA and cytochrome b sequences in the pantherine lineage of Felidae. *Mol Biol Evol* 12: 690–707.
10. National Center for Biotechnology Information (NCBI). 2015. The GenBank database. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>
11. Benson, D. A., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell J., and Wheeler, D. L. (2006). GenBank. *Nucleic Acids Res.* 34:D16-D20.
12. BLAST. (2015). (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>).
13. Altschul, S. F., Gish, W. Miller, E. W. Myers, and D. J. Lipman. (1990). Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 215:403-410.
14. Hall, T.A. (1999). Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Series* 41:95–98. Available at: <http://www.mbio.ncsu.edu/Bioedit/bioed>.  
<http://www.mbio.ncsu.edu/Bioedit/bioedit.html>.
15. Thompson, J. D., D. G. Higgins, and T. J. Gibson. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.* 22:4673-4680..
16. Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., and Kumar, S. (2013). MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725-2729.
17. Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111-120.
18. Tamura, K., Nei, M. (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10 (3): 512–526. PMID 8336541.
19. Librado, P. and Rozas, J. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
20. Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics.

21. Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D. and Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 *Molecular Biology And Evolution* 29: 1969-1973.
22. Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D. and Drummond, A.J. (2014) Tracer v1.6, Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
23. Wayne, R.K., Geffen, E., Girman, D.J., Koepfli, K.P., Lau, L.M., *et al.* (1997) Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology* 46: 622–653.
24. Vilà, C., Amorim, I.R., Leonard, J.A. , Posada, D., Castroviejo, J., Petrucci-Fonseca, F., Crandall, K.A., Ellegren, H., Wayne, R.K. (1999) Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular Ecology* 8, 2089-2103.
25. Lindblad-Toh, K., Wade, C., Mikkelsen, T.S., Karlsson, E.K., Jaffe, D.B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J.L., Kulbokas, E.J., Zody, M.C., *et al.* (2005). Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* 438: 803–819.
26. Vasco, J. (2012). Evolution and Biogeography of Canids (*Canis* and *Vulpes*) in North-West Africa. Faculdade de Ciências Universidade Do Porto. Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos.
27. Rueness, E. K., Trosvik, P., Atickem, A., Sillero-Zubiri, C., and Trucchi, E. (2015). The African wolf is a missing link in the wolf-like canid phylogeny. *bioRxiv* doi: <http://dx.doi.org/10.1101/017996>.
28. Bradley, R.D., Bake, R.J. (2001) A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy* 82: 960–973.
29. Hemprich, F. W. and C. G. Ehrenberg (1828-1833). *Symbolae physicae seu icones et descriptiones mammalium*. Decas 1. 1828 (plates published y Sherborn., part of text not until 1833). Decas 2. although dated 1830 fide C. D.
30. Oken, L. (1815-1816). *Lehrbuch der Naturgeschichte*. Vol 3: Zoologie. Jena: August Schmidt und Comp.
31. Schwarz, V.E. (1926). *ber typenexemplare von schakalen*. *Senckenbergiana* 8: 39-47.
32. Ellerman, J.R. and Morrison-Scott, T.C.S. (1951). *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758-1946*.
33. Corbet, G.B. (1978). *The Mammals of the Palaearctic Region: a Taxonomic Review*. London and Ithaca: Cornell University Press.
34. Osborn Dale, J. and Helmy, I. (1980). *The Contemporary Land Mammals from Egypt (Including Sinai)*. *Fieldiana Zoology, New Series* 5. 579 p. 164 illustr. 58 tables.
35. Hoenig, J. H., Inman, K.E. and Koepfli, J.W. (Eds). (1982). *Mammal Species of the World: a taxonomy and geographic reference*. Lawrence, Kansas, Allen Press, Inc. and The Association of Systematics Collections.
36. Wozencraft, W.C. (2005). *Carnivora: Caniformia: Canidae*. In (Wilson D.E. and D.M. Reeder Eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic. and Geographic Reference*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.



37. Huxley, T.H. (1880). On the cranial and dental characters of the Canidae. Proceedings of the Zoological Society of London 125: 238–288
38. Ferguson, W.W. (1981). The systematic of *Canis aureus lupaster* (Carnivora: Canidae) and the occurrence of *Canis lupus* in North Africa, Egypt and Sinai. Mammalia 45 (4): 459–465.
39. Geraads, D. (2011). A revision of the fossil Canidae (Mammalia) of north-western Africa. Palaeontology, 54 (2), 429-446.
40. Anderson, J. (1902). Zoology of Egypt: Mammalia. London: Hugh. Rees.
41. Hilzheimer, M. (1908) Beitrag zur Kenntnis der Nordafrikanischen Schakale nebst Bemerkungen über deren Verhältnis zu den Haushunden insbesondere Nordafrikanischen und Altägyptischen Hunderassen. Zoologica. H53.
42. Flower, S. S. (1932): Notes on the recent mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that Kingdom. Proc. Zool. Soc., London, 1932:368-450.
43. Kurten, B. (1965). The Carnivora of the Palestine Caves. — Acta Zool. Fennica, 107, 1-74.
44. Spassov N, (1989) The position of jackals in the *Canis* Genus and life-history of the golden jackal (*Canis aureus* L.) in Bulgaria and on the Balkans. Historia naturalis bulgarica. 44-56. Sofia :Bulgarska akademiia na naukite, c1989-  
<http://www.biodiversit>.
45. Kowalski, K. and Rzebik-Kowalska, B. (1991). Mammals of Algeria. Krakow: Polish Academy of Sciences.
46. Heim de Balsac, H. (1936). Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. A. 1622:1-446.
47. Cuvier, F. Histoire naturelle des mammifères, tome 2, A Paris : Chez A. Belin. 1824.



## Anexos

**Tabla S1. Distancias genéticas entre los genomas mitocondriales completos. Modelo Tamura Nei. Las desviaciones estándar se muestran arriba de la diagonal**

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
1 Can 3		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
2 Can 6	0,005		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
3 <i>CLcha nco1</i>	0,046	0,043		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
4 <i>CLcha nco2</i>	0,046	0,043	0,040		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
5 <i>CLcha nco3</i>	0,047	0,044	0,040	0,040		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
6 <i>CLlani ger1</i>	0,047	0,044	0,042	0,040	0,040		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
7 <i>CLlani ger2</i>	0,047	0,044	0,042	0,040	0,040	0,000		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
8 <i>CLlani ger3</i>	0,045	0,042	0,043	0,043	0,049	0,044	0,000		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
9 <i>CLlup us/familia ris1</i>	0,045	0,043	0,047	0,047	0,044	0,048	0,048	0,037		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
10 <i>CLlup us/familia ris10</i>	0,046	0,044	0,049	0,049	0,045	0,040	0,040	0,038	0,003		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
11 <i>CLlup us/familia ris11</i>	0,046	0,043	0,048	0,048	0,045	0,040	0,040	0,038	0,022	0,000		0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
12	<i>CLlup us/ familia ris12</i>	0,047	0,045	0,040	0,040	0,006	0,041	0,041	0,039	0,005	0,006	0,006		0,000	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,006	0,006	0,006	
13	<i>CLlup us/ familia ris13</i>	0,047	0,045	0,040	0,040	0,006	0,041	0,041	0,039	0,005	0,007	0,006	0,001		0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,006	0,006	0,006
14	<i>CLlup us/ familia ris14</i>	0,049	0,046	0,041	0,041	0,008	0,042	0,042	0,041	0,006	0,008	0,008	0,008		0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,006	0,006	0,006	
15	<i>CLlup us/ familia ris15</i>	0,045	0,043	0,038	0,038	0,004	0,039	0,039	0,037	0,003	0,003	0,003	0,006		0,000	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006
16	<i>CLlup us/ familia ris16</i>	0,045	0,043	0,037	0,037	0,004	0,038	0,038	0,037	0,000	0,003	0,002	0,005		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006
17	<i>CLlup us/ familia ris17</i>	0,046	0,043	0,039	0,039	0,006	0,040	0,040	0,038	0,006	0,007	0,006	0,007		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,006	0,006	0,006
18	<i>CLlup us/ familia ris18</i>	0,046	0,044	0,040	0,040	0,007	0,041	0,041	0,039	0,006	0,007	0,007	0,007		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006
19	<i>CLlup us/ familia ris19</i>	0,046	0,043	0,038	0,038	0,004	0,039	0,039	0,037	0,003	0,004	0,003	0,006		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006
20	<i>CLlup us/ familia ris2</i>	0,046	0,043	0,038	0,038	0,004	0,039	0,039	0,037	0,003	0,002	0,002	0,006		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006
21	<i>CLlup us/ familia ris3</i>	0,047	0,045	0,040	0,040	0,007	0,041	0,041	0,040	0,006	0,007	0,007	0,007		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006
22	<i>CLlup us/ familia ris4</i>	0,048	0,045	0,040	0,040	0,007	0,041	0,041	0,039	0,006	0,007	0,007	0,007		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
23	<i>CLlup us/ familia ris5</i>	0,045	0,042	0,038	0,038	0,004	0,038	0,038	0,037	0,002	0,003	0,003	0,006	0,006	0,007	0,003	0,002	0,006	0,006	0,003	0,002	0,006	0,006		0,001	0,001	0,001	0,001	0,006	0,006	0,006		
24	<i>CLlup us/ familia ris6</i>	0,050	0,047	0,042	0,042	0,009	0,043	0,043	0,041	0,007	0,008	0,008	0,008	0,009	0,000	0,008	0,007	0,009	0,009	0,008	0,008	0,002	0,004	0,008		0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006	
25	<i>CLlup us/ familia ris7</i>	0,047	0,045	0,040	0,040	0,007	0,041	0,041	0,039	0,006	0,007	0,007	0,007	0,007	0,008	0,006	0,006	0,007	0,007	0,007	0,006	0,001	0,002	0,006	0,002		0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,006	
26	<i>CLlup us/ familia ris8</i>	0,048	0,046	0,041	0,041	0,007	0,041	0,041	0,040	0,006	0,007	0,007	0,007	0,007	0,009	0,007	0,006	0,008	0,008	0,007	0,007	0,001	0,002	0,006	0,003	0,001		0,000	0,007	0,006	0,007		
27	<i>CLlup us/ familia ris9</i>	0,047	0,045	0,040	0,040	0,007	0,041	0,041	0,039	0,006	0,007	0,007	0,007	0,007	0,009	0,007	0,006	0,007	0,007	0,007	0,006	0,001	0,002	0,006	0,002	0,001	0,001		0,006	0,006	0,006		
28	<i>Canisl atrans 3</i>	0,085	0,082	0,079	0,079	0,007	0,082	0,082	0,079	0,006	0,009	0,008	0,009	0,009	0,006	0,006	0,008	0,008	0,008	0,007	0,007	0,009	0,007	0,006	0,008	0,007	0,007	0,007	0,008	0,009	0,008	0,000	0,000
29	<i>Canisl atrans 2</i>	0,086	0,083	0,080	0,080	0,009	0,082	0,082	0,080	0,006	0,009	0,009	0,009	0,009	0,007	0,006	0,009	0,008	0,007	0,008	0,008	0,000	0,008	0,007	0,008	0,007	0,008	0,007	0,009	0,009	0,002	0,000	0,000
30	<i>Canisl atrans 1</i>	0,085	0,082	0,079	0,079	0,007	0,082	0,082	0,079	0,006	0,009	0,008	0,009	0,009	0,006	0,006	0,008	0,008	0,008	0,007	0,007	0,009	0,007	0,006	0,008	0,007	0,007	0,007	0,008	0,009	0,008	0,000	0,000

**Tabla S2. Acciones de genomas mitocondriales completos utilizadas en este estudio**

<b>Nombre en el estudio</b>	<b>Accesión</b>	<b>Nombre de la accesión</b>
<i>Canis latrans</i> 1	NC_008093.1	<i>Canis latrans</i>
<i>Canis latrans</i> 2	DQ480511.1	<i>Canis latrans</i>
<i>Canis latrans</i> 3	DQ480509.1	<i>Canis latrans</i>
<i>Canis lupus chanco</i> 1	EU442884.2	<i>Canis lupus chanco</i>
<i>Canis lupus chanco</i> 2	NC_010340.2	<i>Canis lupus chanco</i>
<i>Canis lupus chanco</i> 3	GQ374438.1	<i>Canis lupus chanco</i>
<i>Canis lupus laniger</i> 1	FJ032363.2	<i>Canis lupus laniger</i>
<i>Canis lupus laniger</i> 2	NC_011218.2	<i>Canis lupus laniger</i>
<i>Canis lupus laniger</i> 3	KF573616.1	<i>Canis lupus laniger</i>
Can 3	KT378605	<i>Canis anthus</i>
Can 6	KT378606	<i>Canis anthus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 1	NC_008092.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 2	NC_009686.1	<i>Canis lupus lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 3	AB499817.1	<i>Canis lupus familiaris</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 4	AB499818.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 5	AB499820.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 6	AB499822.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 7	AB499823.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 8	AB499824.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 9	AB499825.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 10	KC461238.1	<i>Canis lupus desertorum</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 11	KC896375.1	<i>Canis lupus campestris</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 12	KF857179.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 13	U96639.2 CFU96639	<i>Canis familiaris</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 14	DQ480503.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 15	DQ480504.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 16	DQ480505.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 17	DQ480506.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 18	DQ480507.1	<i>Canis lupus</i>
<i>Canis lupus/familiaris</i> 19	DQ480508.1	<i>Canis lupus</i>

**Tabla S3. Acciones de secuencias mitocondriales parciales utilizadas en este estudio**

AY289976	AY289995	AY291425	JQ088663
AY289977	AY289996	AY291426	JQ088664
AY289978	AY289997	AY291427	JQ088665
AY289979	AY291408	AY333743	JQ088669
AY289980	AY291409	AY333748	JQ088670
AY289981	AY291410	AY333749	JQ088671
AY289982	AY291411	HQ845258	JQ088672
AY289983	AY291412	HQ845259	JQ088673
AY289984	AY291413	JQ088650	JQ088674
AY289985	AY291414	JQ088651	JQ088675
AY289986	AY291415	JQ088652	JQ088676
AY289987	AY291416	JQ088653	JQ088677
AY289988	AY291417	JQ088654	JQ088678
AY289989	AY291418	JQ088655	JQ088678.
AY289990	AY291419	JQ088656	JQ088679
AY289991	AY291420	JQ088657	JQ088680
AY289992	AY291421	JQ088658	JQ088681
AY289993	AY291422	JQ088659	JQ088682
AY289994	AY291423	JQ088660	JQ088683
AY291406	AY291428	JQ088661	JQ088684
AY291407	AY333738	JQ088662	

*Fotos: Canis anthus captados en Marruecos con cámaras de autodisparo automático, instaladas por el equipo que realizó este trabajo para el seguimiento de la especie.*



