

На правах рукописи

КАЗИМИРОВ ПЕТР АЛЕКСЕЕВИЧ

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВОЛКА РОССИИ И
ФАКТОРЫ ЕЁ ФОРМИРОВАНИЯ**

1.5.7. Генетика

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2026

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук (ИОГен РАН)

**Научный
руководитель:**

ПОЛИТОВ Дмитрий Владиславович
доктор биологических наук, заведующий лабораторией популяционной генетики им. академика Ю.П. Алтухова Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, г. Москва

**Официальные
оппоненты:**

БАКЛУШИНСКАЯ Ирина Юрьевна
доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории эволюции генома и механизмов видообразования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва

ХОЛОДОВА Марина Владимировна
доктор биологических наук, руководитель кабинета методов молекулярной диагностики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, г. Москва

**Ведущая
организация:**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», г. Москва

Защита состоится «__» _____ 2026 г. в ____ часов на заседании диссертационного совета 24.1.088.01 (Д 002.214.01) в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук по адресу: 119991, Москва, ГСП-1, ул. Губкина, 3. Тел: (499) 135-62-13, факс: (499) 132-89-62, e-mail: dissovvet@vigg.ru. С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института www.vigg.ru.

Автореферат разослан «__» _____ 2026 года.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук

И.И. Горячева

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности проблемы. Волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) является наиболее распространённым крупным хищником Северного полушария. Ранее его ареал охватывал практически всю Палеарктику, однако в последние несколько столетий он значительно сократился в связи с деятельностью человека (Бибииков, 1985; Mech, Voitani, 2010). Тем не менее, стабильные популяции волка всё ещё сохраняются на обширных территориях, а в ряде мест, где он был почти или полностью истреблён, происходит восстановление популяций благодаря естественному расселению, программам реинтродукции, сохранения и восстановления численности. Такое повсеместное распространение обеспечивается высокой экологической пластичностью волка. Вид представлен множеством экологических форм (обычно выделяемых в качестве подвидов), адаптированных к широкому спектру условий – от пустынно-степных ландшафтов до тундры (Бибииков, 1985). Волк также способен адаптироваться к широкому спектру объектов питания – от небольших грызунов до крупных копытных, в зависимости от доступности добычи.

В экосистемах волк играет ключевую роль регулятора численности других видов. Благодаря своей универсальности, волк способен динамично переключаться на наиболее многочисленную в данный момент жертву, позволяя восстановиться более малочисленным видам. Исчезновение волка влечёт за собой стремительный рост численности копытных животных, увеличение пресса на растительное сообщество с их стороны и кардинальное изменение экосистемы (Stolzenburg, 2009). Примечательно, что возвращение волка в такую нарушенную систему достаточно быстро приводит к её восстановлению (Dobson, 2014; Ripple *et al.*, 2014).

Волку посвящено большое количество популяционно-генетических исследований (Hindrikson *et al.*, 2017). Однако, большая их часть охватывает популяции Европы, Северной Америки и, в меньшей степени, Южной и Юго-Восточной Азии, в то время как протяжённые участки ареала на Русской Равнине, Урале, в Сибири и Центральной Азии изучены мало. Как европейские, так и американские популяции волка были подвержены серьёзному антропогенному прессу, приведшему к сокращению и фрагментации ареала (Бибииков, 1985). Таким образом, они являются показательным примером динамики генетических процессов в восстанавливающихся и реинтродуцированных популяциях, однако не дают

возможности судить о генетической структуре естественной популяции волка. Кроме того, в обоих регионах активно идут процессы гибридизации — в Европе в первую очередь с собакой, в Северной Америке — с собакой и койотом (vonHoldt *et al.*, 2013). В то же время, популяции волка на территории России, в особенности в сибирской тайге, гораздо меньше подвержены антропогенному прессу, что в большинстве регионов приводит к тому, что даже при активной охоте численность волка стабильна или имеет тенденцию к росту. По этим же причинам, видимо, меньше распространена гибридизация волка с домашней собакой, и, хотя встречи фенотипически гибридных особей нередки, масштабы процессов интрогрессии ещё не оценены количественно с помощью генетических методов. Таким образом, макропопуляция волка России представляет большой интерес для исследований как наиболее крупная ненарушенная, цельная группировка этого вида в Палеарктике, обитающая в широком спектре экологических условий. Однако описанные преимущества объясняют также и вызовы, связанные с реализацией исследований – огромная территория, во многих регионах практически не освоенная человеком, затрудняет сбор репрезентативного биологического материала. Также отсутствуют федеральные и региональные программы изучения и мониторинга популяционно-генетической структуры волка в России, в результате чего имеющиеся исследования выполнены на отдельных небольших выборках или включены в анализ наряду с зарубежными популяциями (Pilot *et al.*, 2006; Aspi *et al.*, 2009; Pilot *et al.*, 2010).

Цель и задачи исследования. Цель работы — охарактеризовать популяционно-генетическую структуру волка на территории России и выявить факторы её формирования.

Для достижения цели работы были поставлены следующие задачи:

1. Изучить родственные связи в популяциях волка на территории России и их влияние на результаты популяционно-генетического анализа с использованием микросателлитных локусов.
2. Оценить внутрипопуляционное генетическое разнообразие в популяциях волка с помощью двух групп молекулярно-генетических маркеров с разным типом наследования — ядерных микросателлитных локусов и митохондриальной ДНК (мтДНК).
3. Охарактеризовать популяционно-генетическую структуру волка по микросателлитным маркерам.

4. Установить степень межпопуляционной генетической подразделённости волка по мтДНК и сравнить паттерны генетической дифференциации по двум классам ДНК-маркеров.
5. Проанализировать происхождение особей с нетипичным для волка фенотипом по комплексу генетических маркеров и краниологических признаков.
6. Оценить вклад экологических и географических факторов в формирование популяционно-генетической структуры волка.

Научная новизна работы. Впервые изучено генетическое разнообразие популяций волка на территории, охватывающей практически весь ареал в пределах России. Впервые проанализирована популяционно-генетическая структура волка по микросателлитным локусам в европейской и азиатской частях России, а также на прилегающих территориях Казахстана. Впервые изучена структура родственных связей на протяженной географической шкале и проведена оценка их влияния на результаты популяционно-генетического анализа. Впервые исследована внутривидовая генетическая подразделённость волка на основе мтДНК в европейской части России и Сибири. Впервые для данной части ареала проведен анализ возможного антропогенного воздействия на формирование популяционной структуры волка.

Теоретическая и практическая значимость исследования. В исследовании представлены данные о генетической структуре крупнейшей относительно слабо нарушенной популяции волка. Полученные результаты позволяют сделать выводы о формировании популяционной структуры хищника в условиях, не диктуемых жёстким антропогенным прессом, а также в разных эко- и климатических зонах — от степей и полупустынь до тундры. В ситуации, когда большинство масштабных популяционно-генетических исследований волка проводятся на нарушенных, восстанавливающихся или реинтродуцированных популяциях, полученные в данном исследовании данные представляют высокую теоретическую ценность.

С практической точки зрения результаты работы могут быть применены при разработке стратегий регуляции численности волка на региональном, федеральном и международном уровнях. Данные о популяционно-генетической структуре могут позволить принимать решения об установке норм добычи волка, основываясь не только на численности вида в отдельных регионах, но и на количественно оцененных параметрах генетического разнообразия и подразделённости и,

опосредованно — на данных об интенсивности миграций. Такой подход будет способствовать достижению оптимальной численности хищника без угрозы потери генетического разнообразия, в том числе в локальных популяциях. Поскольку популяции волка запада России служат донорскими для восстанавливающихся популяций стран Центральной, Восточной и Северной Европы, данные об их генетической изменчивости могут стать эффективными инструментами в отслеживании миграционных путей и генетических потоков, питающих растущие популяции. Результаты работы также могут быть использованы в образовательном процессе при обучении студентов и аспирантов по специальностям генетических, зоологических, экологических и охотоведческих направленностей, а также в курсах повышения квалификации сотрудников НИИ и вузов по этим специальностям.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Популяции волка на территории России обладают высоким генетическим разнообразием, превышающим показатели для подвергшихся существенному сокращению или реколонизации популяций волка Центральной, Западной и Северной Европы.
2. Использование данных о родственных связях позволяет исключать из анализа популяционной структуры близкородственных особей, добытых на расстояниях меньше 100 км, что повышает однозначность результатов анализа.
3. Высокая миграционная активность волка препятствует формированию чёткой внутривидовой пространственной генетической структуры по мтДНК, однако генетическая кластеризация по микросателлитным локусам соответствует отдельным географическим частям ареала, что является отражением ограниченной территориальности и филопатрии волка.
4. Популяции волка различных экологических зон активно обмениваются мигрантами, что свидетельствует о способности вида не только активно расселяться, но и адаптироваться к широкому спектру экологических условий.

Личный вклад автора. Автор диссертации принимал непосредственное участие в планировании диссертационной работы, формулировании цели и задач исследования, рабочих гипотез, выбора методов, написании текста диссертации. Использованные в работе экспериментальные данные получены и обработаны лично автором или совместно с сотрудниками лаборатории, в которой выполнялась работа.

Основные положения и выводы диссертационной работы сформулированы автором.

Апробация работы. Материалы работы были представлены в виде докладов на Научной конференции «Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии» (17–19 апреля 2019 г., Ростов-на-Дону); II Всероссийской конференции и школе для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных» (6–9 октября 2022 г., Звенигородская биологическая станция МГУ); Научной конференции с международным участием «Генетические процессы в популяциях», посвященной 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН и 85-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (11–14 октября 2022 г., Москва); IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея «Современные проблемы биологической эволюции» (17–20 октября 2022 г., Москва); Международном конгрессе «VIII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 300-летию российской науки и высшей школы» (14–19 июня 2024 г., Саратов); Всероссийской научной конференции с международным участием «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды севера: исследования, инновации, перспективы» (9–13 сентября 2024 г., Петрозаводск); Научно-практической конференции с международным участием «Генетика – 2025» (5–7 ноября 2025 г., Москва); XII Съезде Териологического общества им. академика В.Е. Соколова при РАН «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (2–6 февраля 2026 г., г. Москва).

Публикации. Результаты работы представлены в пяти научных публикациях в журналах, индексируемых в базах данных Web of Science и Scopus и рекомендованных ВАК для защиты диссертаций, а также в восьми тезисах и статьях в сборниках научных конференций.

Объем и структура диссертации. Текст диссертации изложен на 147 страницах, содержит 16 рисунков, 7 таблиц и Приложение. Работа включает разделы Введение, Обзор литературы, Материалы и методы, Результаты, Обсуждение, Заключение, Выводы, Список литературы и Приложение. Список цитированной литературы содержит 204 ссылки, из них 31 — на русском языке.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю Д.В. Политову за наставления и поддержку при выполнении работы; А.Я. Бондареву, А.В. Давыдову, Е.С. Захарову, С.В. Леонтьеву, А.С.

Мишину, В.В. Стахееву, Ю.А. Яровенко, А.Ю. Яровенко — за предоставление образцов тканей для молекулярно-генетических исследований; А.Б. Савинецкому, С.В. Крускопу, В.С. Лебедеву и Д.Ю. Милосердову — за предоставление доступа к черепам из личных и музейных коллекций для проведения сканирования; М.М. Белоконь и М.С. Талала за помощь в освоении методов лабораторной работы; М.М. Белоконь, А.В. Нечаевой, О.М. Рябининой — за помощь в проведении лабораторных экспериментов; Ю.С. Белоконю за помощь в освоении методов обработки данных и помощь в обработке результатов экспериментов; А.А. Банниковой за консультации при написании работы.

Исследование выполнено в рамках тем госзадания ИОГен РАН и частично поддержано грантом РФФИ № 23-24-00635.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы описана эволюционная история вида *Canis lupus* на основе палеонтологических и генетических данных. Приведён краткий обзор биологии и экологии вида. Проанализирована литература по вопросам внутривидовой систематики вида и популяционно-генетическим исследованиям на территории России. Также затронут аспект гибридизации с другими представителями рода.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Характеристика материала. В качестве материала для исследования использовано 878 образцов от животных, добытых в 48 регионах России и Республики Казахстан, представленные преимущественно высушенными или фиксированными в этаноле фрагментами шкур или мышечных тканей. Список и географическое расположение выборок приведены в таблице 1 и на рисунке 1. Образцы из большинства регионов РФ были собраны в рамках договора с ФГБУ «Федеральный научно-исследовательский центр развития охотничьего хозяйства» (П.М. Павлов, А.Я. Бондарев и А.В. Давыдов), сборы из Республики Саха (Якутия) осуществлены Е.С. Захаровым, с территории Республики Казахстан – С.В. Леонтьевым. Биоматериал от особей промежуточного фенотипа (предполагаемые гибриды волка) с территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника предоставлен А.В. Мишиным и с территории Республики Дагестан Ю.А. Яровенко. Все особи добыты легально по официально выданным

разрешениям. В анализ не включались особи, для которых была очевидна близкородственная связь (напр., волчица, добытая с выводком — в анализ включалась только волчица, но не помёт).

Таблица 1 — Изученные выборки, их географическое положение, число образцов и полученных ядерных (N SSR) и митохондриальных (N Mit) генотипов

Код	Регион	Всего образцов	N SSR	N Mit
Eur	Центр и север европейской части РФ	242	183	124
Cau	Юг европейской части РФ и запад Казахстана	107	95	36
KZ	Остальная территория Казахстана	74	74	5
TrUr	Зауралье и Западная Сибирь	165	149	52
ZB	Забайкалье	30	30	20
Sib	Средняя и Восточная Сибирь	78	74	28
Chuk	Чукотка и север Камчатского края	87	84	27
ВСЕГО		783	689	292

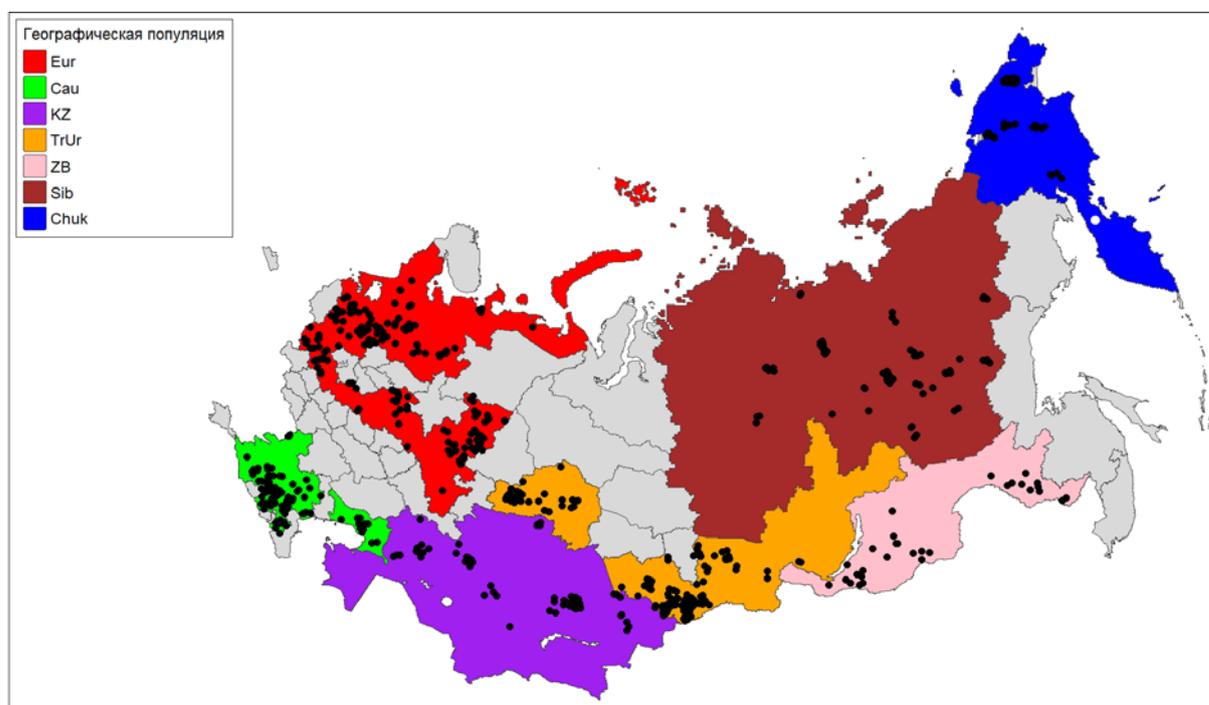


Рис 1 — Выделенные географические популяции. Точками отмечены места сбора материала (в координаты точек внесены небольшие случайные искажения для облегчения восприятия).

2.2 Выделение ДНК. Выделение тотальной геномной ДНК проводили наборами «ДНК-Экстран 2» (НПК «Синтол», Россия) в соответствии с протоколом производителя с предварительным обезжириванием лизата методом жидкостно-жидкостной экстракции четырёххлористым углеродом.

2.3 Анализ микросателлитных маркеров. Для изучения изменчивости ядерной ДНК тестировали 31 микросателлитный локус, из которых для анализа были отобраны 20 (выделены в списке полужирным шрифтом): **2010, 2137, АНТ002, АНТ121, vWf, СХХ.253, 2079, MS41B, PEZ03, PEZ06, СХХ.225, 2096, 2201, СХХ.250, 2006, 2140, АНТ119, 2054, 2088, 2168, АНТ004, СХХ.20, 2159, СХХ.123, СХХ.204, АНТ103, АНТ138, 2001, АНТ101, АНТ106, АНТ126.** Локусы были разделены на 8 ПЦР-смесей, которые затем попарно объединялись для капиллярного электрофореза. Состав мультиплексных панелей и программы ПЦР по (Åkesson *et al.*, 2016). ПЦР проводили с использованием коммерческих наборов GenPack PCR MasterMix (ООО «Лаборатория Изоген», Россия). Фрагментный анализ проводился с использованием коммерческого сервиса в НПК «Синтол», а также на генетическом анализаторе Нанофор-5 (НПК «Синтол») в ИОГен РАН.

На основе микросателлитных генотипов при помощи пакета *Related* (Pew *et al.*, 2015) для среды R (R Core Team, 2022) были рассчитаны индексы родства между особями. Далее были построены линейные и ступенчатые регрессии для зависимости индексов родства от расстояния между местами добычи особей при помощи пакетов *rstatix* и *chngpt*. Также были рассчитаны индексы пространственной автокорреляции и проведён тест Мантеля (оба в программе GenAlEx), выбрана отсечка географической дистанции между близкородственными особями, при которой одна из них исключалась из анализа. Для проверки влияния исключения особей из анализа подобным образом был проведён анализ популяционной структуры на уменьшенной выборке, состоящей только из особей, добытых на территории РФ.

Для выделенных географических популяций при помощи пакета *tmod* (Winter, 2012) для среды R были рассчитаны показатели популяционной дифференциации. Также при помощи пакета *pegas* (Paradis, 2010) был проведён анализ молекулярной дисперсии (AMOVA). Анализ популяционной структуры методами Байесовского анализа осуществляли в программе Structure v2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003; Hubisz *et al.*, 2009) с дальнейшей обработкой результатов в веб-сервисе CLUMPAK (Kopelman *et al.*, 2015) и с помощью пакета *pophelper* (Francis, 2017) для среды R. Расчёт оптимального числа генетических кластеров выполняли по методам Эванно (Evanno *et al.*, 2005) и Puechmaille (2016). Для выделенных

генетических кластеров были проведены те же анализы, что для географических популяций. Географическая экстраполяция вероятности отнесения особей к тому или иному кластеру проводилась в среде R с использованием пакета *fields* (Nychka *et al.*, 2021). Для выделенных популяций в программе GenAIEх были рассчитаны основные популяционно-генетические параметры. Недавние события сокращения численности выявляли путём расчёта индекса Гарзы – Вильямсона (M-ratio) (Garza, Williamson, 2001).

2.4 Анализ митохондриальной ДНК. Анализ изменчивости наследуемой по материнской линии мтДНК осуществляли секвенированием фрагмента контрольного региона (D-петли) длиной 458 п.н. с использованием праймеров MITF (5'-GCTCTTGCTCCACCATCAGC-3') и MITR (5'-ATCGAGATGTCCCATTTGCG-3'). ПЦР проводили с использованием коммерческих наборов GenPack PCR MasterMix (ООО «Лаборатория Изоген»). Секвенирование по Сэнгеру в двух направлениях с применением тех же праймеров проводили с использованием коммерческого сервиса в ЗАО «Евроген» (Россия).

Для полученных митохондриальных генотипов производился расчёт показателей гаплотипического и нуклеотидного разнообразия и оценка значимости их различия между популяциями при помощи скрипта *genetic_diversity_diffs* (Alexander *et al.*, 2016). Оценка значений популяционной дифференциации и индекса Таджимы (Tajima's D) проводилась в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Сети гаплотипов методом Median Joining Network строили в программе PopART (Bandelt *et al.*, 1999). Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) проводили с использованием пакетов *ade4* (Chessel *et al.*, 2004; Dray *et al.*, 2007; Dray, Dufour, 2007; Bougeard, Dray, 2018; Thioulouse *et al.*, 2018) и *pegas* для среды R. Филогенетические деревья методом Байесовского анализа строили при помощи пакета *babbette* (Bilderbeek, Etienne, 2008) для среды R, являющимся имплементацией алгоритмов BEAST2.

2.5 Комбинированный анализ микросателлитных и митохондриальных маркеров был проведён для 198 особей, для которых были получены как ядерные генотипы, так и митохондриальные гаплотипы.

2.6 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка. Корреляции затратности перемещения между локалями по методу *least cost path* и генетических дистанций рассчитывали при помощи пакетов PopGenReport и *dartR* (Gruber *et al.*, 2018; Mijangos *et al.*, 2022). Затратность перемещения рассчитывалась с учётом антропогенного воздействия и водных преград.

2.7 Выявление гибридов с другими представителями рода *Canis*.

Материалом для идентификации предполагаемых гибридных особей, имевших необычную для волка морфологию, послужили десять образцов от особей из Воронежского заповедника, а также один образец с территории Дахадаевского района Республики Дагестан. В качестве референтных образцов *C. lupus* использовали ДНК особей, включённых в другие разделы данного исследования; *C. lupus familiaris* — образцы из коллекции лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН; *C. aureus* — четыре особи обыкновенного шакала, добытые в Азовском районе Ростовской области, предоставленные В.В. Стахеевым (ЮНЦ РАН). Секвенирование фрагмента гена цитохрома *b* (*cyt b*) проводили с использованием праймеров MVZ04 (5'-GCAGCCCCTCAGAATGATATTTGTCCTC-3') и MVZ05 (5'-CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG-3') (Smith, Patton, 1991) по протоколу, описанному в (Хейдорова *et al.*, 2018). Для установки видового диагноза по отцовской линии использовался анализ присутствия инсерции в гене *ZfY* с помощью праймеров dZFY1F (5'-CAA GTG CCC TCT TGC ACA TA-3') и dZFY2R (5'-TTC CAC AAA TCA TGC AAG GA-3') (Boonyaprakob *et al.*, 2017); и YintF2 (5'-GCACTGCTAAATCAACCAC-3'), YintR (5'-CAAGTTCTGCTTTGGTTCT-3') и Yint2-335 (5'-GTCCATTGGATAATTCTTTCC-3') по протоколу, описанному в (Galov *et al.*, 2014). Для определения видовой принадлежности по микросателлитным генотипам использовалась программа NewHybrids 1.1 (Anderson, Thompson, 2002). Также проводился рестриктазный анализ двух однонуклеотидных полиморфизмов в генах *ADCY8* и *RYR3*. Для амплификации локуса *ADCY8* использовали праймеры ADCYF (5'-GGG TTT GAA TAC TTC TCC CCA AC-3') и ADCYR (5'-AAT GAC ATA ACC ACA TCC CCC AAT-3'); для локуса *RYR3* — RYRF (5'-TGA TGA GGT GAC ACG GAT CTC-3') и RYRR (5'-CAG GCC TTC CCT TAG AAG TTA C-3'). Для рестриктазного анализа использовали ферменты *Tail* (*ADCY8*) и *TaqI* (*RYR3*) (протокол по (Кипень и др. 2023). Наконец, при помощи пакета Geomorph (Collyer, Adams, 2018; Baken *et al.*, 2021; Adams *et al.*, 2024; Collyer, Adams, 2024) для среды R проводился морфометрический анализ 3D-моделей 10 черепов предполагаемых гибридов из коллекции Воронежского государственного заповедника. В качестве референтных образцов были использованы 3D-модели черепов волков из коллекции Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (ЗММГУ) и Государственного Дарвиновского музея (ГДМ), а также череп бродячей домашней собаки и череп шакала из коллекции

лаборатории исторической экологии ИПЭЭ РАН, предоставленные д.б.н. А.Б. Савинецким.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Анализ микросателлитных локусов. Выявлены три зоны влияния семейной структуры — на расстояниях менее 150 км наблюдается наиболее высокий уровень пространственной автокорреляции ($r = 0.131-0.047$); на расстояниях 150-500 км влияние снижается, но остаётся заметным (на уровне ~ 0.04); на расстояниях более 500 км сила влияния продолжает снижаться и теряет достоверность около 1600 км. Предположительно эти классы могут соответствовать ближним, средним и дальним классам миграций. Удаление из анализа близкородственных (индекс родства ≥ 0.5) особей, добытых на расстоянии ближе 100 км, повышало консенсус между итерациями при анализе в программе STRUCTURE. Такой подход помогает снизить эффект от наличия близкородственных особей в выборке без потери информации о миграциях в случаях, когда одна из родственных особей была добыта на большом расстоянии от другой.

В итоговый анализ вошли 688 особей и 19 локусов. Уровень дифференциации между географическими популяциями составил 5.48% по AMOVA при коэффициенте дифференциации Джоста 0.132. В литературе описаны значения межпопуляционной компоненты AMOVA для высокоструктурированной Динаро-Балканской популяции — 9% (Šnjegota *et al.*, 2021); для значительно изолированных пограничными структурами популяций Карелии и Финляндии — более 15% (Aspi *et al.*, 2009). Таким образом можно сделать заключение о низкой степени популяционной дифференциации. В отдельных исследованиях доля межпопуляционной компоненты достигала более 20% (Loog *et al.*, 2020). Они, однако, включали в себя североамериканские популяции, которые, во-первых, жёстко изолированы от евроазиатских (по крайней мере в данный момент), а во-вторых, подвержены интенсивному потоку генов со стороны койота (Adams *et al.*, 2003; Fredrickson, Hedrick, 2006).

Оптимальным числом генетических кластеров (K) были определены 4-5 (Рисунок 2). При $K = 5$ в отдельные кластеры выделяются популяции европейской части России; Урала; Казахстана и Южной Сибири; Средне-Сибирского плоскогорья; и Чукотки и севера Камчатского края. При DAPC-анализе для пяти кластеров происходило отделение популяции Чукотки в отдельную группу, в то время как для других популяций наблюдалась высокая степень перекрытия.

Полученные в настоящей работе данные по популяционно-генетической структуре соотносятся с ранее опубликованными данными по европейской части РФ, в частности деление на южный и северный кластер (Pilot *et al.*, 2006; Pilot *et al.*, 2010). Подтверждаются также и данные о гомогенности популяции волка на территории российского Кавказа и Предкавказья (Šnjegota *et al.*, 2023). В то же время, в наших данных не наблюдается описанной ранее дифференциации популяций Алтая и Южной Сибири (Бондарев и др., 2013а; Талала и др., 2020). Не исключено, что такие разногласия в результатах объясняются значительной разницей в числе проанализированных локусов — шесть и семь в вышеупомянутых статьях против 19 в данной работе. При этом как в данной работе, так и в (Талала и др., 2020) наблюдается генетическая дифференциация южносибирских популяций от более северных популяций, в частности на территории Якутии.

На наших данных не наблюдается также и выделения хорошо дифференцированных групп, которые бы соответствовали традиционно выделяемым на исследуемой территории подвидам. Так, при оптимальных К волки степной зоны Казахстана оказываются в одной группе с популяциями горно-лесных территорий Алтая. Кроме прочего, такая кластеризация поддерживает предположение, что популяции Алтая могли служить донорскими для пострадавших при освоении целины популяций Казахстана (Слудский, Федосенко, 1981; Федосенко, 1986). Не наблюдается уверенного выделения в отдельный кластер и популяции Кавказа, в ряде работ рассматривавшейся в качестве отдельного подвида, что подтверждает результаты предыдущих исследований, затрагивающих эту популяцию (Pilot *et al.*, 2014).

Для всех кластеров наблюдались высокие значения параметров генетического разнообразия, находящиеся на уровне максимальных, наблюдаемых для популяций Палеарктики (Таблица 1). Среди зарубежных популяций сходные значения показателей генетического разнообразия наблюдаются для популяций Балтии и Фенноскандии (Jan *et al.*, 2023), а также Ирана (Khosravi *et al.*, 2013).

Таблица 1 — Показатели генетического разнообразия для генетических кластеров при K = 4, 5, 7

K	Кластер		N	Na	Ne	I	Ho	He	Uhe	F	Ar
4	C11	Сред.	237.579	11.211	5.779	1.892	0.682	0.807	0.808	0.152	9.704
		Ст. ош.	1.683	0.913	0.441	0.078	0.016	0.016	0.016	0.019	0.726
	C12	Сред.	220.316	11.263	5.292	1.818	0.679	0.789	0.790	0.135	9.507
		Ст. ош.	2.878	0.820	0.426	0.077	0.019	0.017	0.017	0.024	0.600
	C13	Сред.	75.211	8.526	4.474	1.655	0.686	0.755	0.760	0.094	8.046
		Ст. ош.	0.782	0.609	0.320	0.070	0.023	0.018	0.018	0.015	0.558
	C14	Сред.	126.474	9.737	5.209	1.772	0.685	0.785	0.788	0.125	8.839
		Ст. ош.	0.632	0.764	0.409	0.077	0.021	0.017	0.017	0.025	0.595
5	Кластер		N	Na	Ne	I	Ho	He	Uhe	F	Ar
	C11	Сред.	154.737	10.316	5.428	1.841	0.676	0.799	0.802	0.152	9.187
		Ст. ош.	1.410	0.746	0.360	0.069	0.018	0.014	0.014	0.023	0.609
	C12	Сред.	193.158	10.947	5.192	1.800	0.686	0.784	0.786	0.122	9.371
		Ст. ош.	2.616	0.829	0.420	0.077	0.019	0.017	0.017	0.023	0.572
	C13	Сред.	76.316	8.474	4.449	1.651	0.680	0.754	0.759	0.101	7.990
		Ст. ош.	0.838	0.604	0.320	0.070	0.023	0.018	0.018	0.018	0.562
	C14	Сред.	114.632	9.632	5.159	1.766	0.682	0.784	0.787	0.125	8.824
		Ст. ош.	0.676	0.726	0.403	0.076	0.021	0.017	0.017	0.026	0.587
	C15	Сред.	120.737	10.474	5.686	1.856	0.684	0.799	0.802	0.139	9.450
		Ст. ош.	0.801	0.796	0.503	0.083	0.016	0.017	0.017	0.021	0.672

7	Кластер		N	Na	Ne	I	Ho	He	Uhe	F	Ar
	C11	Сред.	96.947	9.789	5.302	1.809	0.685	0.791	0.795	0.131	9.087
		Ст. ош.	1.151	0.775	0.388	0.073	0.020	0.017	0.017	0.023	0.671
	C12	Сред.	118.842	10.211	5.064	1.758	0.681	0.777	0.780	0.120	9.036
		Ст. ош.	1.698	0.674	0.421	0.081	0.021	0.019	0.019	0.024	0.555
	C13	Сред.	74.211	8.263	4.480	1.653	0.686	0.756	0.762	0.095	7.853
		Ст. ош.	0.836	0.545	0.311	0.068	0.025	0.018	0.018	0.019	0.516
	C14	Сред.	106.632	9.579	5.097	1.755	0.684	0.780	0.784	0.120	8.792
		Ст. ош.	0.547	0.694	0.407	0.077	0.022	0.018	0.018	0.028	0.570
	C15	Сред.	83.053	9.632	5.481	1.800	0.669	0.789	0.793	0.147	8.954
		Ст. ош.	0.538	0.730	0.496	0.085	0.021	0.019	0.020	0.025	0.666
	C16	Сред.	92.895	9.737	5.078	1.783	0.670	0.786	0.790	0.145	9.010
		Ст. ош.	0.783	0.592	0.326	0.067	0.020	0.016	0.016	0.023	0.530
	C17	Сред.	87.000	9.632	5.010	1.765	0.698	0.781	0.786	0.102	8.942
		Ст. ош.	1.270	0.758	0.364	0.071	0.019	0.015	0.015	0.026	0.617

Примечание: N_a — среднее число аллелей на локус; N_e — эффективное число аллелей; I — индекс Шеннона; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; uH_e — несмещённая оценка ожидаемой гетерозиготности; F внутривидовой индекс фиксации; Ar — аллельное богатство

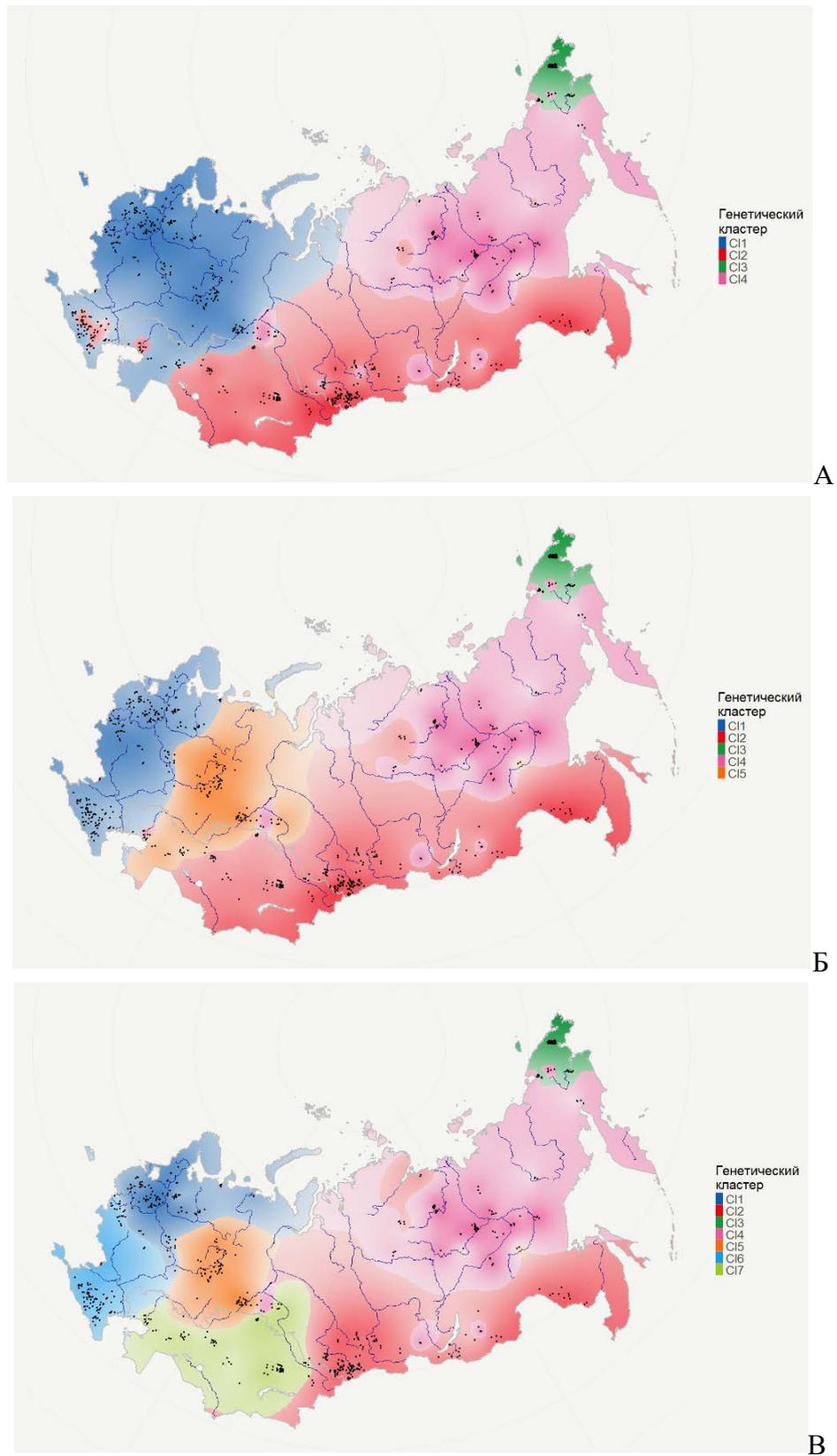


Рисунок 2 — Экстраполяция вероятностей отнесения особей к тому или иному кластеру на исследуемой территории: А) для $K = 4$; Б) $K=5$; В) $K=7$. Цветом обозначен доминирующий на территории кластер, интенсивностью цвета вероятность отнесения к нему.

3.2 Анализ митохондриальных данных. По результатам секвенирования было получено выравнивание длиной 314 п.н. для 293 образцов. Выявленные в рамках исследования гаплотипы депонированы в NCBI GenBank под номерами PZ099934-PZ100016. Результаты AMOVA показали значимую ($p < 0.01$) дифференциацию между географическими популяциями, на которую, однако, приходилась лишь малая часть генетической изменчивости (3.68%). Параметры нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, а также значение индекса Таджимы (D) приведены в Таблице 2. Для европейской популяции волка наблюдалось значимо меньшее гаплотипическое разнообразие в сравнении с другими популяциями ($p = 0.002-0.02$), кроме казахстанской. По уровню нуклеотидного разнообразия значимых различий не выявлено не было. Положительные значения индекса Таджимы (свидетельствующие о недавнем снижении численности популяции) были получены для европейской и казахстанской популяций (стоит отметить малый размер выборки для Казахстана). Для остальных популяций наблюдались отрицательные значения, указывающие на рост численности. При этом ни для одной из популяций отклонение индекса от нуля не достигало статистической значимости (наиболее приближены к значимости показатели для популяции Забайкалья – $p = 0.07$).

Таблица 2 — Показатели нуклеотидного и гаплотипического разнообразия и индекс Таджимы для географических популяций

Популяция (n)	Eur (124)	Cau (37)	Kz (5)	TrUr (52)	ZB (20)	Sib (28)	Chuk (27)
Нуклеотидное разнообразие (+/-)	0.019 (0.010)	0.018 (0.009)	0.018 (0.012)	0.017 (0.009)	0.019 (0.010)	0.021 (0.011)	0.018 (0.009)
Гаплотипическое разнообразие	0.875	0.928	0.900	0.936	0.958	0.971	0.966
Индекс Таджимы D (p значение)	0.25 (0.67)	-0.91 (0.19)	1.19 (0.86)	-0.34 (0.42)	-1.28 (0.07)	-0.88 (0.18)	-0.59 (0.32)

При построении дерева байесовским методом с использованием только североамериканского восточного волка *C. lycaon* в качестве аутгрупп удалось получить поддержанное на уровне 100% разделение на две ветви представителей *C. lupus* (одна из ветвей также включает в себя представителей вымерших японских волков *C. hodophilax* и *C. hattai*) (Рисунок 3). Также для целей филогеографического анализа в отдельные группы (S1-S5) был выделен ряд гаплотипов, формирующих на сети

терминальные структуры (Рисунки 4, 5). При этом при включении в построение дерева последовательностей от эфиопского *C. simensis*, гималайского *C. himalayensis* и индийского *C. indica* волков поддержка разделения *C. lupus* на две ветви падала до уровня ниже 60%.

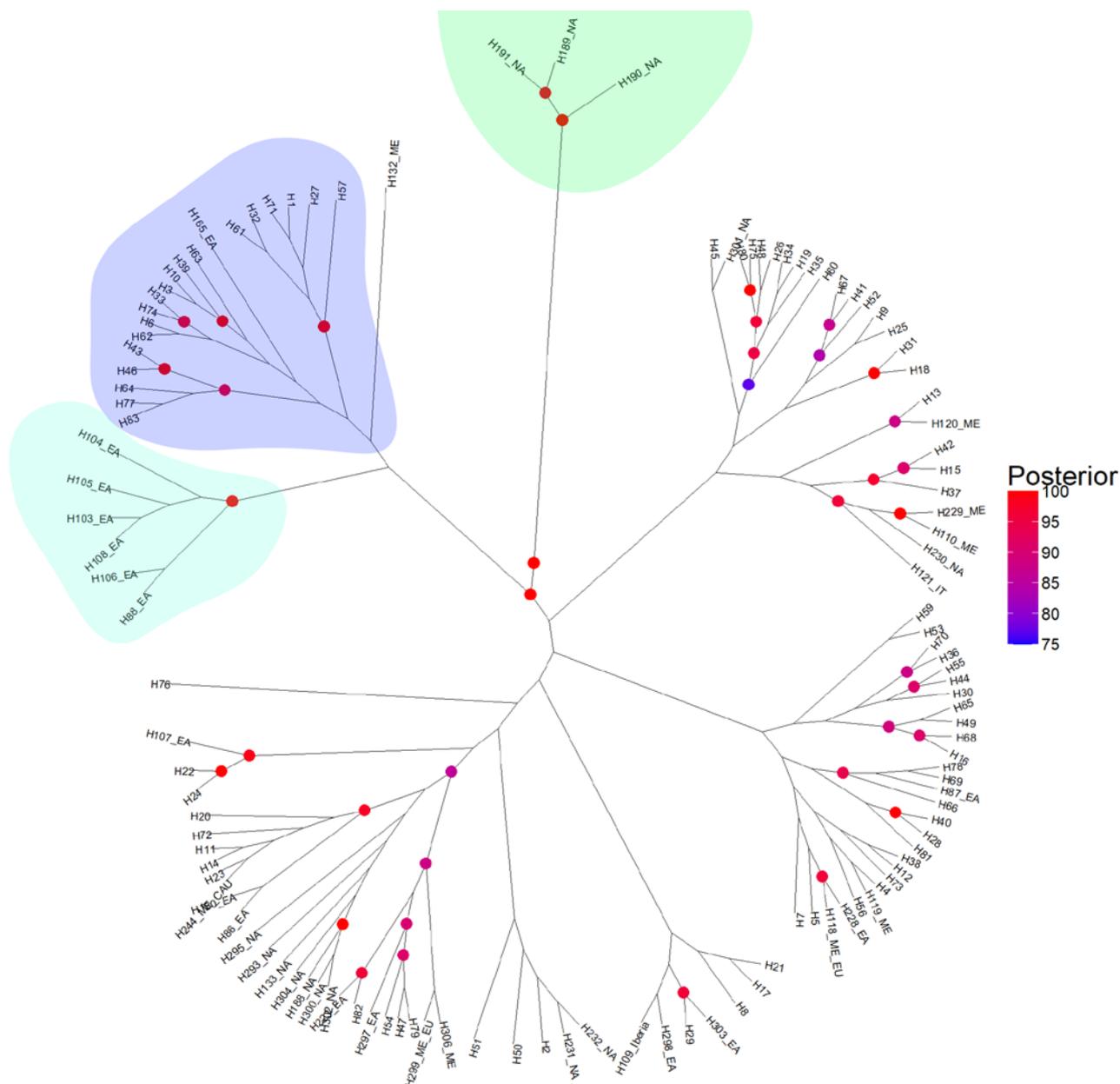


Рисунок 3 — Филогенетическое дерево, построенное методом Байесовского анализа. Светло-зелёным цветом выделены последовательности, принадлежащие *C. lycaon*; бирюзовым — японским волкам; синим — дивергировавшая линия *C. lupus*. Цветом на узлах дерева показана степень поддержки (Posterior probability).

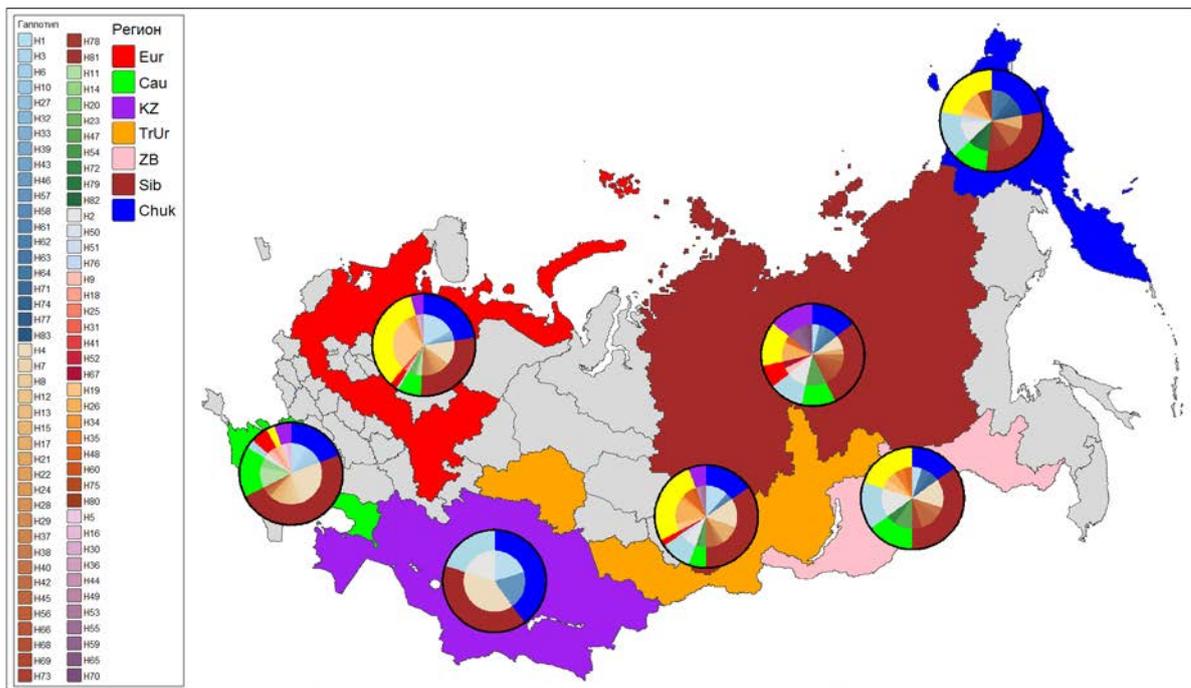


Рисунок 5 — Распределение гаплотипов и гаплогрупп по географическим популяциям. Цветом на карте выделены популяции. Внешнее кольцо на графике отражает долю гаплогрупп в популяции, внутренняя часть графиков — долю отдельных гаплотипов.

Как сеть, так и дерево гаплотипов отличаются слабо дифференцированной структурой, при этом использование разных аутгрупп значительно изменяет топологию дерева, а на сети гаплотипов они не формируют единой ветви. Такие наблюдения могут объясняться несколькими причинами:

а) высокими темпами мутирования в исследуемом участке ДНК, что способствует, в том числе, возникновению обратных мутаций (мутационное насыщение);

б) большим числом событий гибридизации в эволюционной истории рода, из-за чего степень дивергенции с родственными таксонами может отличаться в зависимости от анализируемого участка генома.

Значения индекса Таджимы, позволяющие оценить динамику численности, не достигали уровня значимости ни в одной из выборок, что свидетельствует о в целом стабильном состоянии популяции. Однако, наблюдаются некоторые тенденции. Индекс имеет положительные значения в Европейской части России, наиболее подверженной антропогенному прессу. Так, например, к 2020 году волк почти полностью исчез из Республики Татарстан (Ярмиев и др., 2024), в то же время, в Костромской области численность по данным учётов медленно растёт (Козлов, Видманов, 2023; Кулямин, Кистерный, 2023), т.е. динамика

численности имеет крайне непостоянный характер. Хотя полученные данные не позволяют говорить об острой угрозе генетическому разнообразию волка в Европейской части России, очевидно, что популяция в данном регионе является наиболее уязвимой из всех популяций на территории РФ. Полученные данные также подчёркивают необходимость более детального подхода к программам регуляции численности — установка квот добычи волка исходя лишь из общей высокой численности вида по стране, вкупе с неравномерностью охотничьего пресса, может привести к тому, что популяции в одних регионах будут сокращаться вплоть до полного исчезновения, в других же, наоборот, расти, при этом оценки общероссийской численности волка будет сохраняться на прежнем уровне.

Отдельного рассмотрения заслуживает ситуация с волком на территории Казахстана, для которого также наблюдается незначительно положительное значение индекса. Организованные учёты хищника в стране не проводятся с конца 1980-х годов. Это не позволяет произвести обоснованный расчёт размеров квот добычи, необходимых для стабилизации численности. В рамках общей политики, направленной скорее на локальное уничтожение волка, чем на его контроль, это приводит к фактически неконтролируемой добыче (Леонтьев, 2018). Хотя полученные данные не выявили значительного снижения генетического разнообразия на территории страны, есть основания опасаться, что пока ещё относительно стабильная популяция может двигаться в сторону некоторой критической точки, за которой последует спад, так как естественный прирост численности и миграционные потоки уже не смогут компенсировать изъятых особей.

Наименьшие значения индекса наблюдаются для Сибири, Забайкалья и Приамурья. В соответствии с этим существуют данные о, к примеру, активном росте численности волка в Иркутской области (Черемных и др., 2023), который не способен сдерживать охотничьи усилия.

3.3 Комбинированный анализ микросателлитных и митохондриальных маркеров. Результаты AMOVA по 198 особям с генотипами по обоим типам маркёров показали более высокий процент дифференциации, приходящейся на популяционную структуру, для микросателлитных маркеров — 6.38% против 2.55% по митохондриальным генотипам (для $K=5$, выделенных в рамках микросателлитного анализа). Такое соотношение является ожидаемым с учётом разницы в числе аллелей между двумя типами маркеров. При рассмотрении распределения митохондриальных гаплотипов по генетическим кластерам, выделенным по микросателлитным маркерам, наблюдалась схожая с географическими

популяциями картина — более-менее равномерное распределение гаплогрупп с клинальной динамикой гаплотипов.

3.4 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка. Генетические дистанции демонстрировали достоверную корреляцию с затратностью перемещения ($p = 0.001$). При этом достоверная корреляция наблюдалась и для евклидовых дистанций между субпопуляциями ($p=0.007$). Результаты анализа по функции “lgrMMRR” были нестабильными — и евклидовые, и расчётные дистанции балансировали на грани значимости. После увеличения количества итераций функции до 99999 значимая зависимость осталась только для евклидовых дистанций ($p = 0.039$ против 0.051 для дистанций по матрице сопротивления), при этом даже для них не наблюдалось значимости по результатам F-теста ($p = 0.062$). Таким образом, хотя степень антропогенного воздействия и характеристики рельефа, судя по всему, оказывают определённую степень влияния на динамику популяционной структуры волка на исследуемой территории, их влияние, по крайней мере в первом приближении, не является основной движущей силой, формирующей популяционную структуру.

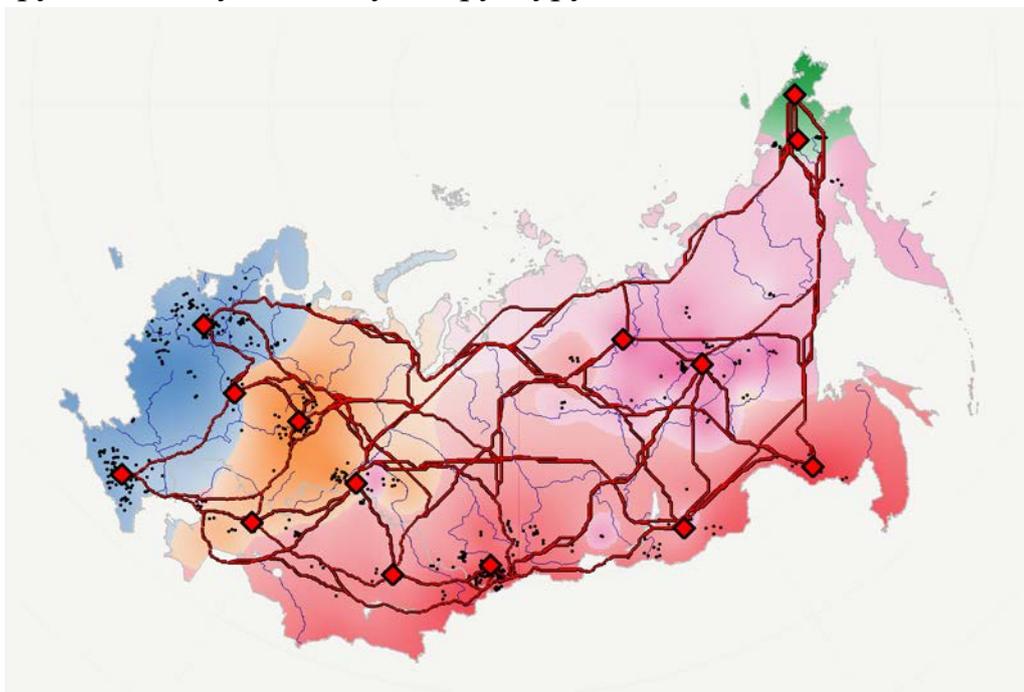


Рисунок 6 — Рассчитанные методом least cost пути между центроидами географических группировок (обозначены ромбами), наложенные на карту генетических кластеров.

3.5 Выявление гибридных особей. По результатам анализа унипарентальных маркеров (мтДНК и Y-хромосомных) не было выявлено гибридов первого поколения. По результатам анализа ядерных микросателлитных маркеров был предположительно идентифицирован

один гибрид волка с шакалом второго поколения с шакалом (79% F2). При краниологическом анализе методом PCA наблюдалось значительное обособление проекции черепа собаки и одного из черепов предполагаемых гибридов от остальных образцов по третьей компоненте (10.6% изменчивости). Таким образом, есть некоторые основания предполагать наличие потока генов между популяциями шакала и волка в южных регионах европейской части России. Однако четких указаний на интрогрессию волка и шакала в рассматриваемых случаях не обнаружено. В то же время результаты как генетического, так и краниологического исследований, позволяют предполагать гибридизацию волков с собаками на тех же территориях.

При анализе SNP для 28 из 31 (90.32%) особей волка наблюдалось соответствие генетического диагноза фенотипическому; среди собак для одной из 32 (3.12%) наблюдался характерный для волка генотип. Таким образом метод представляется адекватным для первичного скрининга с целью выявления гибридных особей.

3.6 Создание пакета для среды R. В рамках работы над диссертацией ряд отсутствующих в удобном формате функций и алгоритмов, использованных при анализе данных, были собраны автором в пакет для среды R для дальнейшего использования научными коллективами. Пакет доступен к установке по адресу <https://github.com/EIPtiz/VIGGPopGen>

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе анализа микросателлитных и митохондриальных маркеров проведён анализ генетической изменчивости волка на территории России и Казахстана. Изучена популяционная структура, оценена степень популяционной дифференциации.

Волк на исследованной территории обладает высоким уровнем генетического разнообразия, ожидаемым для устойчивой популяции, что поддерживается отсутствием признаков недавних резких снижений численности. Между географическими популяциями наблюдается низкий уровень дифференциации, что ожидаемо с учётом высокой мобильности волка и отсутствия существенных барьеров к его передвижению. Присутствует вклад экологических ниш в формирование популяционно-генетической структуры, который, однако, не является первостепенным.

В популяции не выявлено гибридов шакала и волка первого поколения. В то же время есть свидетельства возможного потока генов между двумя видами, а также следы гибридизации волка с собакой.

ВЫВОДЫ

1. Популяции волка России характеризуются высоким уровнем генетического разнообразия по ядерным (уровень наблюдаемой гетерозиготности ~ 0.68) и митохондриальным (нуклеотидное разнообразие 0.017-0.019, гаплотипическое 0.875-0.971) ДНК-маркерам без следов недавнего резкого сокращения численности как в целом, так и для локальных популяций, кроме европейской части России.
2. Пространственная генетическая дифференциация популяций волка по данным микросателлитного анализа выражена слабо (AMOVA 5.9%). Выделенные 4-5 генетических кластеров многолокусных генотипов в целом соответствуют географической локализации выборок, однако демонстрируют высокую степень перекрывания, что свидетельствует об отсутствии существенных барьеров для миграционной активности волка.
3. Генетическая подразделённость популяций волка по фрагменту D-петли мтДНК низкая (AMOVA 2.15%) и характеризуется слабо выраженными клинальными трендами частот гаплотипов в меридиональном и широтном направлениях.
4. Корреляция генетических дистанций и затратности перемещений особей между локальностями показала, что деятельность человека и водные преграды являются значимыми факторами, модулирующими популяционную структуру волка, но не относятся к основным факторам её формирования.
5. При анализе особей с необычным для волка фенотипом по комплексу генетических маркеров на территории Воронежского заповедника не обнаружено гибридов первых поколений, однако у одной особи можно предполагать следы давней гибридизации волка с шакалом.
6. Основными факторами динамики популяционно-генетической структуры волка являются его ограниченная территориальность и филопатрия при высокой миграционной подвижности, способности преодолевать различные преграды и эврибионтности.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях из списка, рекомендованного ВАК

1. Казимиров П.А., Политов Д.В. Внутривидовая генетическая структура волка, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – современное состояние изученности // Успехи современной биологии. 2022. Т. 142. № 5. С. 451-462. DOI: 10.31857/S0042132422050076
2. Казимиров П.А., Леонтьев С.В., Нечаева А.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Бондарев А.Я., Давыдов А.В., Политов Д.В. Популяционно-генетическая структура степного волка России и Казахстана по микросателлитным локусам // Генетика. 2022. Т. 58. № 11. С. 1261-1272. DOI: 10.31857/S0016675822110042
3. Казимиров П.А., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Бондарев А.Я., Давыдов А.В., Захаров Е.С., Леонтьев С.В., Политов Д.В. Генетическая структура популяций волка северной Евразии: оценка влияния исключения из анализа родственных особей // Генетика. 2024. Т. 60. № 7. С. 31-44. DOI: 10.31857/S0016675824070034
4. Казимиров П.А., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Мишин А.С., Стахеев В.В., Яровенко Ю.А., Яровенко А.Ю., Политов Д.В. Генетическая диагностика предполагаемых гибридов волка и обыкновенного шакала // Генетика. 2024. Т. 60. № 6. С. 72-80. DOI: 10.31857/S0016675822110042
5. Политов Д.В., Рябинина О.М., Давыдов А.В., Моргунов Н.А., Казимиров П.А. Свидетельства экспансии южного хищника на север: генетическая идентификация обыкновенного шакала, *Canis aureus* L. из Центрального Нечерноземья и обзор динамики его ареала в исторический период // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2025. № 4. С. 385-396. DOI: 10.31857/S1026347025040035

Тезисы и статьи в сборниках конференций

1. Политов Д.В., Талала М.С., Нечаева А.В., Казимиров П.А., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Бондарев А.Я., Павлов П.М., Захаров Е.С., Кузнецова А.С., Тирронен К.Ф., Межнев А.П. Популяционно-генетическая структура волка *Canis lupus* L. России: результаты и перспективы ДНК-анализа // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. М.: ООО Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 229-232.

2. Казимиров П.А., Белоконь Ю.С., Нечаева А.В., Политов Д.В., Применение оптического 3D-сканирования при морфологических исследованиях черепа волка // *Материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Держинского «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных»*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. С. 119-123.
3. Казимиров П.А., Леонтьев С.В., Нечаева А.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Бондарев А.Я., Давыдов А.В., Политов Д.В. Популяционно-генетическая структура степного волка России и Казахстана по микросателлитным локусам // *Материалы Научной конференции с международным участием «Генетические процессы в популяциях»*, посвященной 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН и 85-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова. М.: Ваш формат, 2022. С. 28.
4. Нечаева А.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Казимиров П.А., Бондарев А.Я., Давыдов А.В., Политов Д.В. Генетическое разнообразие *Canis lupus* L. в восточной Европе на основе митохондриальных данных // *Материалы Научной конференции с международным участием «Генетические процессы в популяциях»*, посвященной 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН и 85-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова. М.: Ваш формат, 2022. С. 44.
5. Политов Д.В., Нечаева А.В., Казимиров П.А., Талала М.С., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Захаров Е.С., Леонтьев С.В., Давыдов А.В., Бондарев А.Я. Внутривидовая структура волка Палеарктики в свете данных молекулярно-генетических маркеров // *Материалы IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея «Современные проблемы биологической эволюции»*. М.: ГДМ, 2022. С. 82-84.
6. Политов Д.В., Белоконь Ю.С., Казимиров П.А., Рябинина О.М., Талала М.С., Белоконь М.М. Процессы дифференциации и интеграции генофондов псовых рода *Canis* по данным ДНК-анализа // *Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям*

- окружающей среды севера: исследования, инновации, перспективы» Петрозаводск: ФИЦ КарНЦ РАН, 2024. С. 46.
7. Казимиров П.А., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Бондарев А.Я., Давыдов А.В., Захаров Е.С., Леонтьев С.В., Политов Д.В. Генетическая структура популяций волка, *Canis lupus* L. 1758, Северной Евразии: выявление родственных особей и как их исключение влияет на результаты микросателлитного анализа // Сборник тезисов Международного конгресса «VIII съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. посвященный 300-летию российской науки и высшей школы». Санкт-Петербург: ООО Издательский дом «Петрополис», 2024. С. 319.
 8. Казимиров П.А., Нечаева А.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Бондарев А.Я., Давыдов А.В., Леонтьев С.В., Политов Д.В. Популяционная структура волка России и Казахстана по митохондриальным маркерам // Сборник тезисов Научно-практической конференции с международным участием «Генетика – 2025». Москва: ИОГен РАН, 2025. С. 73-76. DOI: 10.48612/GENETICS/2025_03-6
 9. Казимиров П.А., Нечаева А.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С., Бондарев А.Я., Давыдов А.В., Леонтьев С.В.5, Политов Д.В. Филогеографическая структура волка *Canis lupus* L. на территории России и Казахстана // Материалы XII Съезда Териологического общества им. академика В.Е. Соколова при РАН «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии». Москва: ИПЭЭ РАН, 2026. С. 520