

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова

Российской академии наук

На правах рукописи

Казимиров Петр Алексеевич

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

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

1.5.7 – генетика

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Политов Дмитрий Владиславович

Москва – 2026

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	14
1.1 Эволюционная история волка.....	14
1.2 Биология вида <i>Canis lupus</i>	22
1.3 Внутривидовая систематика волка.....	25
1.4 Популяционно-генетические исследования волка России.....	31
1.5 Гибридизация с другими представителями рода <i>Canis</i>	35
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	39
2.1 Характеристика материала.....	39
2.2 Выделение ДНК.....	42
2.3 Анализ микросателлитных маркеров.....	43
2.3.1 Характеристика локусов и постановка полимеразной цепной реакции (ПЦР).....	43
2.3.2 Статистическая обработка матрицы генотипов.....	47
2.3.3 Определение влияния семейной структуры на генетическую структуру популяций и критериев исключения родственных особей.....	48
2.3.4 Анализ популяционной дифференциации.....	49
2.3.5 Анализ популяционной структуры и генетического разнообразия..	49
2.4 Анализ митохондриальной ДНК.....	51
2.4.1 Характеристика амплифицируемого фрагмента и постановка ПЦР	51
2.4.2 Обработка полученных сиквенсов.....	52
2.5 Комбинированный анализ микросателлитных и митохондриальных маркеров.....	53
2.6 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка.....	54
2.7 Выявление гибридов с другими представителями рода <i>Canis</i>	55
2.7.1 Характеристика материала.....	55
2.7.2 Выделение ДНК.....	56
2.7.3 Определение видовой принадлежности по мтДНК.....	56
2.7.4 Определение видовой принадлежности по Y-хромосоме.....	57
2.7.5 Определение видовой принадлежности по аутосомным маркерам..	58

2.7.6 Выявление гибридов методом краниометрического анализа.....	59
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	61
3.1 Анализ микросателлитных локусов	61
3.1.1 Характеристика генотипов.....	61
3.1.2 Оценка влияния близкородственных особей на популяционную структуру.....	61
3.1.3 Анализ популяционно-генетической структуры	65
3.2 Анализ митохондриальных данных	75
3.3 Комбинированный анализ микросателлитных и митохондриальных маркеров	82
3.4 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка	83
3.5 Выявление гибридных особей	85
3.5.1 Анализ материнской линии.....	85
3.5.2 Анализ отцовской линии	85
3.5.3 Анализ аутосомных маркеров.....	87
3.5.4 Анатомический анализ видовой принадлежности	88
3.6 Создание пакета для среды R.....	89
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ	91
4.1 Эффект семейной и пространственной организации на генетическую структуру популяций	91
4.2 Географическая структура популяций и изоляция расстоянием.....	93
4.3 Популяционно-генетическая структура.....	94
4.4 Генетическое разнообразие	98
4.5 Анализ митохондриальных маркеров	100
4.6 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка	104
4.7 Выявление гибридных особей	106
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	110
ВЫВОДЫ	111
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	113
ПРИЛОЖЕНИЕ	142

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 (Бибиков, 1985; Mech, Voitan, 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 (Бибиков, 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 (Бибиков, 1985). Таким образом, они являются показательным примером динамики генетических процессов в восстанавливающихся и реинтродуцированных популяциях, однако не дают возможности судить о том, как выглядит естественная популяция 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 высокий 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 внутривидовое 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, написания 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.

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК для защиты диссертаций («Белый список»):

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 Дзержинского «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

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.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Эволюционная история волка

Палеонтологические данные

Мел-палеогеновое вымирание, произошедшее около 66 млн лет назад, положило конец нептичьим динозаврам, а также множеству других крупных тетрапод. Освобождённые экологические ниши дали простор для распространения и диверсификации новых групп животных. На передовой этого процесса оказались млекопитающие. Представленные ранее преимущественно мелкими формами, они получили возможность увеличиться в размерах и занять доминирующее положение в трофической цепочке. Уже вскорости после мел-палеогенового вымирания (65-50 млн лет назад) появляются первые представители клады Carnivoromorpha — вымершие семейства Viverravidae и Miacidae (Wesley-Hunt, and Flynn, 2005; Polly *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2008). Viverravidae предположительно сформировались в Северной Америке и оттуда распространились вначале в Азию, а затем в Европу. Miacidae, в свою очередь, сформировались в Европе и Северной Америке и после уже заселили Азию. Оба семейства обладали характерными признаками хищных, в частности хищными (карнассальными) зубами, однако всё ещё были представлены относительно небольшими формами, питавшимися, предположительно, мелкими позвоночными (Wang *et al.*, 2008).

Уже значительно позже — 45-40 млн лет назад — на территории Северной Америки происходит расхождение современных групп хищных (отряд Carnivora) — подотрядов кошкообразных (Feliformia) и собакообразных (Caniformia), пошедших далее различными эволюционными путями и давших начало всем ныне живущим представителям Carnivoromorpha (Wang *et al.*, 2008). Несколько позже происходит расхождение надотрядов Arctoidea (включающего медвежьих, ластоногих и куницеобразных) и семейства псовых (Canidae). Наиболее ранние ископаемые останки представителя псовых

(*Prohesperocyon wilsoni* = *Hesperocyon wilsoni*, единственный представитель рода) датируются временем около 36 млн лет назад. Ископаемый череп уже обладает характерными для канид характеристиками — потерей третьего верхнего моляра и увеличенной слуховой буллой (Gustafson, 1986). Далее каниды дифференцировались на три подсемейства — *Hesperocyoninae* (40-15 млн лет назад), занимающее базальное положение, *Vorophaginae* (34-32 млн лет назад) и единственное дожившее до наших дней — *Caninae* (34-30 млн лет назад). *Hesperocyoninae* и *Vorophaginae* прослеживаются в археологической летописи вплоть до 2 млн лет назад, на протяжении всего времени оставаясь эндемичными для Северной Америки. Оба семейства демонстрировали тенденцию к увеличению размеров тела и гиперплотоядной диете. Такая высокая специализация, в конечном итоге, привела к вымиранию *Hesperocyoninae* и *Vorophaginae* в процессе конкуренции с оказавшимися более приспособленными представителями *Carnivoromorpha* (Wang, Damuth, 2004; Miklósi, 2014).

Трактовки ранней дивергенции внутри непосредственно рода *Canis* на основе палеонтологических данных различаются между работами.

По одной из версий история рода начинается с *Canis lepophagus* — небольшого вымершего канида, произошедшего от неустановленного миоценового вида. *C. lepophagus* имел более грацильное сложение и меньшие размеры, чем современные койоты. Вид сформировался в Северной Америке в плиоцене, откуда затем через Берингию перешёл в Евразию, где на территории современного Китая около 3 млн лет назад дал начало *C. etruscus*, который к 1.9-1.8 млн лет назад дошёл до Средиземноморья. Этрусский волк уже имел более крупные размеры, сопоставимые с небольшой особью современного *C. lupus*. От Евразийской популяции *C. etruscus* около 1.4-0.4 млн лет назад происходит следующая ступень на пути к современному волку — *C. mosbachensis*. Ещё более крупный вид продолжает общую тенденцию на увеличение размеров тела, хотя всё ещё остаётся меньшим в сравнении даже с

небольшими современными подвидами *C. lupus* (Mech, Voitani, 2010). С *C. mosbachensis* связана одна из ранних теорий происхождения рыжего волка (*C. rufus*), обитающего на восточном побережье Северной Америки. По этой версии *C. mosbachensis* реколонизировал Северную Америку, после чего совершившие обратный переход через Берингию популяции оказались отрезаны во время оледенения и дали начало *C. rufus* (Mech, Voitani, 2010). Данная теория, однако, не подтверждается современными молекулярными данными. В то же время статус *C. mosbachensis* как прямого предка *C. lupus* широко признаётся научным сообществом (Bartolini Lucenti *et al.*, 2020). Оставшиеся на территории Северной Америки популяции *C. lepophagus* в свою очередь дали начало двум линиям — одна из них ведёт к современному койоту *C. latrans*, другая же, через промежуточные формы *C. priscolatrans* и *C. armbrusteri* дала начало вымершей североамериканской кладе рода *Canis*, включавшей *C. nehringi* и *C. gezi*. Ранее к этой же линии относили ужасного волка (в этом варианте он обычно обозначается как *Canis dirus*), однако генетические исследования показали, что он представляет собой отдельную от *Canis* линию, которая в настоящее время выделяется в отдельный род — *Aenocyon* (а ужасный волк имеет название *Aenocyon dirus*) (Perri *et al.*, 2021). Клада, включающая *C. nehringi* и *C. gezi* в дальнейшем уступила место серому волку *C. lupus* при его повторном заселении Северной Америки через Берингию (Mech, Voitani, 2010).

Альтернативная теория предполагает, что род *Canis* происходит от *Eucyon davisi* — небольшого койотоподобного канида, появившегося около 10 млн лет назад на территории Северной Америки (Wang *et al.*, 2008). Там же он дал начало *C. lepophagus* и далее *C. edwardii* и, в конечном итоге, современному койоту и шакалу. При этом предполагается, что цепочка *E. davisi* -> *C. lepophagus* -> *C. edwardii* -> *C. latrans* представляет собой линейную эволюционную линию, от которой ответвляется *C. aureus* (Tedford *et al.*, 2009). Другой ветвью, происходящей от *E. davisi* является *C. chihliensis*, описанный

по плиоценовым останкам из Китая. В Евразии *C. chihliensis* дал начало *C. lupus*. В то же время популяции, совершившие обратный переход в Северную Америку, положили начало уже упомянутому *C. armbusteri* и группе *A. dirus*, *C. nehringi*, *C. gezi* (Wang et al., 2008; Tedford et al., 2009). Ещё одной евразийской ветвью, отделившейся от *C. chihliensis* стала линия *C. falconeri* -> *Xenocyon*. Некоторые популяции *Xenocyon* мигрировали в Северную Америку незадолго до начала распространения *C. dirus* и не выдержали конкуренции с ним. От оставшихся в Евразии популяций *Xenocyon* предположительно произошли красный волк (*Cuon alpinus*) и другие вымершие представители рода *Cuon* и гиеновидная собака (*Lycaon pictus*) (Wang et al., 2008).

Говоря о палеонтологических находках непосредственно *C. lupus*, стоит отметить несколько наиболее примечательных. Древнейшие останки представителя вида *C. lupus* датируются 810 тыс. лет назад и обнаружены на Аляске (Tedford et al., 2009). Датировка возможно более древних останков с территории канадской провинции Юкон находится под вопросом (Westgate et al., 2017). Череда находок во Франции, датирующихся временем 400-31 тыс. лет назад, демонстрируют характерное для канид увеличение размеров в процессе эволюции (Brugal, Boudadi-Maligne, 2011). В то же время останки, обнаруженные на территории Италии, свидетельствуют о существенном снижении размеров с средним-позднем плейстоцене под действием комплекса эколого-географических факторов (Sardella et al., 2014). Таким образом, несмотря на общий тренд по увеличению размеров, *C. lupus* на протяжении своей эволюционной истории обладал достаточной пластичностью, чтобы обеспечить уменьшение размеров, когда этого требовали условия обитания.

Приведённые выше данные об эволюции волка основаны на морфологическом анализе ископаемых останков, в первую очередь черепов. Высокая степень изменчивости внутри таксономических групп приводит к обширным перекрытиям диапазонов морфологических параметров, характерных для того или иного вида. Такие перекрытия зачастую затрудняют

даже отнесение конкретных форм к тому или иному виду, не говоря уже о прослеживании конкретных эволюционных линий. По этой причине, взгляды различных учёных на эволюцию рода *Canis* существенно различаются. Тем не менее, если не заострять внимание на конкретной прогрессии от вида к виду, можно выделить нарратив, общий для большинства взглядов. Линия *Canis* сформировалась на территории Северной Америки, её представители проникли через Берингию в Евразию, где эволюционировали в сторону *C. lupus*, которые затем перешли обратно в Северную Америку, а также распространились на запад в сторону Европы и Африки.

Генетические данные

Развитие методов ДНК анализа, включая полногеномное секвенирование и выделение древней ДНК, значительно расширило возможности изучения эволюционной истории видов и комплексов видов. Молекулярные исследования позволяют выявить филогенетические связи, которые невозможно реконструировать с помощью морфологического анализа костных останков. Однако анализ ДНК также не лишён ряда неоднозначностей и неопределённостей.

Первой проблемой, которую необходимо учитывать, является возможное различие в результатах, полученных при помощи разных маркеров. Так, к примеру, несколько исследований, использовавших разные типы маркеров (однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), последовательности ядерных и митохондриальных генов) получили различное разрешение связей между койотами, волками и собаками — сближение собак с койотами и удаление их от волков (Cronin *et al.*, 2014); сближение волков с койотами и их удаление от собак (Gray *et al.*, 2010); или же сближение собак с волками и удаление этой группы от койотов (Wayne, vonHoldt, 2012). Подобные расхождения результатов при анализе одних и тех же групп могут происходить по ряду причин — различиях в путях наследования, темпах мутирования и уровнях консервативности разных участков генома. Проблема выбора маркеров в

большой степени решается применением полногеномных методов. Однако, несмотря на значительное удешевление в XXI веке, они всё ещё остаются значительно дороже, чем использование более классических маркеров — SNP и сиквенсов небольших фрагментов. По этой причине полногеномные исследования обычно включают в себя значительно меньшее число образцов, чем исследования, использующие другие типы маркеров.

Второй проблемой является вопрос датировки эволюционных событий. Метод молекулярных часов позволяет определять время расхождения двух эволюционных линий (возраст последнего общего предка) на основе скорости мутирования исследуемого фрагмента (выражаемой в мутациях на сайт на поколение) и продолжительности поколения вида. Даже небольшие изменения в значениях одной из этих переменных могут привести к значительным расхождениям в датировках событий на эволюционной шкале. При этом вопросы и разночтения возникают относительно обоих параметров (см. напр. Frantz *et al.*, 2016) к вопросу о продолжительности поколения и (Lindblad-Toh *et al.*, 2005; Skoglund *et al.*, 2015) для примера расхождения в оценке скорости мутирования).

Молекулярные исследования ископаемых и современных канид показали, что эволюционная история клады гораздо сложнее, чем предполагалось по морфологическим данным — большую роль в ней сыграла гибридизация. Так, полногеномное исследование на 48 геномах восьми видов выявило девять крупных событий гибридизации между линиями (Gopalakrishnan *et al.*, 2018). Непосредственно для волко-собачьей линии были идентифицированы обмены генами с койотом (для североамериканской линии волка) и обыкновенным шакалом (для евроазиатской линии). Также авторы идентифицировали древнее событие гибридизации предковой линии волка и койота с «призрачной» популяцией неизвестного канида. Интересны также данные, полученные для *C. lupaster*, указывающие на его предположительно гибридное происхождение от скрещивания обыкновенного волка и эфиопского

шакала (*C. simensis*) (Gopalakrishnan *et al.*, 2018). Стоит отметить, что *C. lupaster* это не единственный случай гибридного видообразования в роде *Canis*. Полногеномные исследования североамериканских канид показали, что рыжий (*C. rufus*) и восточный (*C. lycaon*) волки являются продуктом древней гибридизации линий серого волка и койота (Sinding *et al.*, 2018). Также геномные исследования выявили удалённую гибридизацию в популяции восточно-азиатских волков на юге Китая с удалённой линией канид, предположительно отделившейся от линии волка до его дивергенции с шакалом (в таком случае это наиболее вероятно линия красного волка *Cuon alpinus*) или же даже раньше дивергенции линии волка с красным волком (Wang *et al.*, 2019).

Исследование митохондриальных геномов современных и ископаемых волков позволило определить возраст последнего общего предка для современных волков ~40 тыс. лет, при включении ископаемых образцов ~90 тыс. лет. В полученном филогенетическом дереве (Рисунок 1) выделяются две монофилетические клады — первая, включающая только ископаемые образцы; и вторая, включающая как ископаемые, так и все современные образцы. Наличие целой клады, не вносящей вклада в современное разнообразие митохондриальных геномов, а также множества линий внутри второй клады, также не представленных современными образцами, позволяет заключить о резком снижении численности и разнообразия популяций волка около 25 тыс. лет назад — во время максимума последнего оледенения. Это предположение подкрепляется также и байесовским анализом демографической истории (Loog *et al.*, 2020). Моделирование пространственно-временной структуры популяций волка Северного полушария выявило как наиболее вероятный сценарий резкое сокращение численности между 15 и 40 тыс. лет назад с последующим быстрым распространением волков с территории Берингии. Около 24 тыс. лет назад берингийские волки современного типа заселили Восточную Азию и север

Палеарктики; около 23.5 тыс. лет назад Европу и Ближний Восток; и, наконец, около 15 тыс. лет назад Северную Америку (Loog *et al.*, 2020).

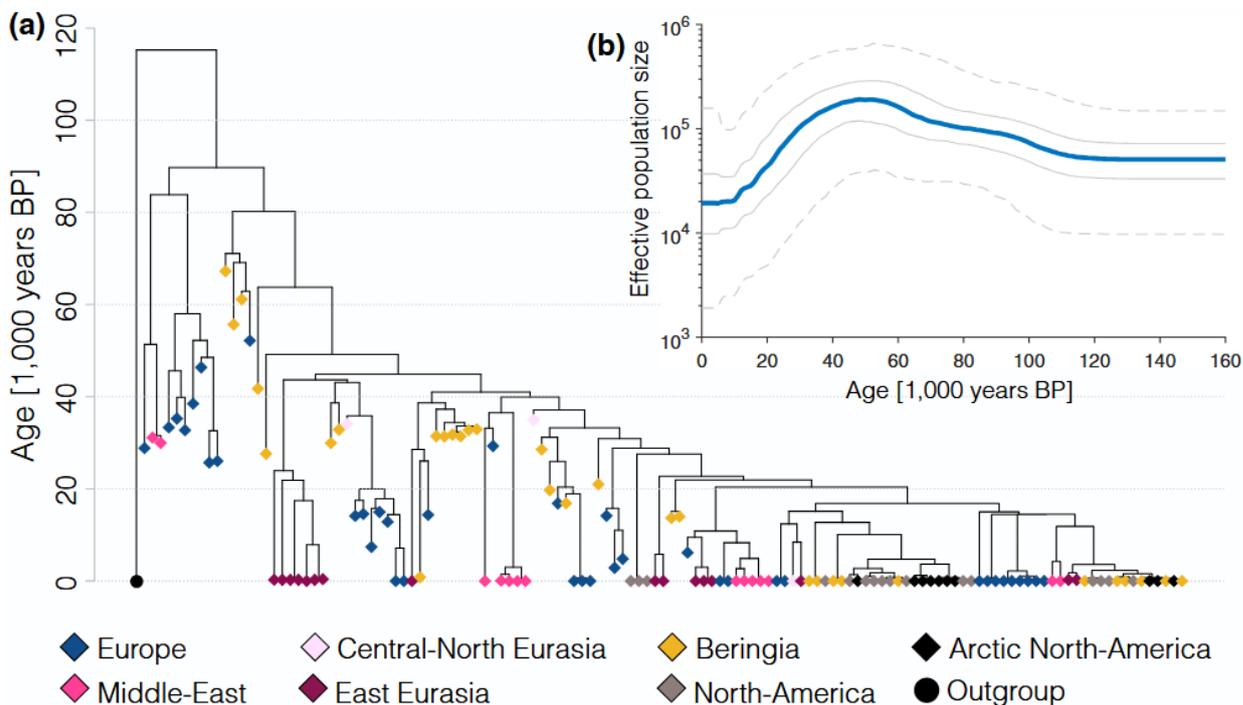


Рисунок 1 — Филогенетическое дерево (а) проанализированных в исследовании образцов, цветами обозначены регионы происхождения образцов, кругом — аутгруппа (индийский волк); расчётный эффективный размер популяции (b) во времени (синяя линия — медиана, серые — межквартильный размах, серые пунктирные — 95% доверительный интервал). По (Loog *et al.*, 2020).

В контексте расселения волка из Берингии особый интерес представляют популяции Индии и Гималаев. По данным митохондриальной ДНК, а также по локусам на X и Y хромосоме, эти популяции представляют собой линии, отделившиеся от линии евразийских и североамериканских волков около 0.5-1.5 млн лет назад, т.е. задолго до предполагаемого расселения волков из Берингийского рефугиума. Таким образом, данные популяции могут представлять собой отдельные ячейки, пережившие сокращение численности во время последнего оледенения и не замещённые в дальнейшем волками, расселяющимися из Берингии. Высокая степень дивергенции этих линий, а также давний возраст расхождения их с серым волком позволяет ряду учёных

заявлять о целесообразности выделения их в отдельные виды — *C. himalayensis* для гималайского волка и *C. indica* для индийского волка соответственно (Aggarwal *et al.*, 2007).

1.2 Биология вида *Canis lupus*

Морфологические и анатомические особенности

Волк является наиболее крупным современным представителем семейства собачьих. Размеры тела подвержены значительной географической и экологической изменчивости: длина тела составляет 105-160 см, высота 80-85 см, вес (для средней полосы России) 32-50 кг для самцов. Самки обычно легче самцов на 15-20%. (Гептнер и др., 1967; Бибиков, 1985) При этом с территории России описаны отдельные особи весом до 70-80 кг, которые, однако, встречаются крайне редко (Огнёв, 1931; Зворыкин, 1936).

В окраске для средней полосы преобладают охристые и серые тона, с чёрными участками. У волков южных регионов более выражены коричневые и песочные тона, на севере — серые. В зимний период окраска обычно светлеет за счёт большего развития подшёрстка. Для ювенильных особей в первый год жизни характерен более мягкий мех темно- или серо-бурого цвета. К концу первого лета окрас приобретает более охристые цвета, а к зиме принимает вид взрослой окраски с меньшей долей чёрных участков. Особи второго года жизни по цвету неотличимы от животных старшего возраста (Гептнер и др., 1967).

Из анатомических особенностей особенное внимание стоит уделить черепу, как для любого хищника, дающего для волка наибольшую долю ключевых дифференцирующих признаков. Череп массивный — длиной 205-262 мм у самцов и 202-247 мм у самок. Также размером отличаются зубы, в частности клыки и хищнические зубы, которые крупнее, чем у других видов семейства (Аристов, Барышников, 2001). Череп, как главный «инструмент» волка в охоте, в большой степени подвержен изменчивости под влиянием факторов среды. Исследования размеров черепа волка в Центральной России

показали наличие тренда на увеличение размеров в период с 1983 по 2016 года (Кораблев и др., 2021), в то же время для Северного Причерноморья показана обратная зависимость (Лобков, 2023). При этом в первом случае авторы связывают увеличение размеров, в том числе, с преобладанием в рационе волка в этом регионе крупных животных — лося и кабана, в то время как для Причерноморья автор связывает временное увеличение размеров в 1950–1984 гг. с явлением гетерозиса, связанного со снижением численности волков — по мнению автора на исследуемой территории имела место сначала инбредная депрессия, вызванная снижением численности и фрагментацией ареала, после чего дальнейшее сокращение популяции привело к спариванию оставшихся от этих инбредных группировок особей друг с другом и проявлению гетерозиса. Сравнение морфологии зубов волка популяций Аляски и Швеции, значительно различающихся по доступным объектам питания, также выявило различия в строении и паттернах износа зубов (Schulz-Kornas *et al.*, 2024). Таким образом, строение и размеры черепа являются одним из основных путей «выражения» изменчивости волка, в частности в связи с экологическими и трофическими условиями, что нашло отражение, в том числе, в классической морфологической внутривидовой систематике вида (см. раздел 1.3.).

Поведенческие и социальные особенности

Волк является территориальным и социальным животным. Взрослая размножающаяся пара с потомками занимает участок обитания размерами от нескольких десятков-сотен (в горных и лесных ландшафтах), до более 1000 км² (в открытых тундряных ландшафтах) (Бибиков, 1985). В то же время недавние исследования с использованием GPS-телеметрии для трёх волков разных экологических зон показало, что размер участка в лесотундре сопоставим с размером участка в лесной зоне (2358 и 2958 км², соответственно) и

значительно больше участка обитания в степи — 1067 км² (Чистополова и др., 2024; Эрнандес-Бланко и др., 2024). Для степной зоны Центральной Азии показаны средние размеры участков в 256-832 км² (Кириллук и др., 2019). При этом размеры участков могут различаться и на одной территории в зависимости от плотности популяции и доступности пищи вплоть до нескольких раз. Кроме непосредственно размножающейся пары и её потомства (прибылых) на участке также обычно обитают потомки прошлого года (переварки), которые летом держатся по краям участка, а зимой вместе с основной парой, формируя таким образом стаю (Огнёв, 1931; Гептнер и др., 1967; Бибиков, 1985; Бондарев и др., 2013b).

В контексте популяционно генетических исследований необходимо рассмотреть возможные виды миграционной активности волка и степень их выраженности.

Первым источником мобильности является перемещение по участку обитания. В местах с более «плотной» территориальной структурой данный аспект будет играть меньшую роль. В то же время в северных ландшафтах волки могут преодолевать многие километры, не покидая своего участка. Так, для севера Анадырской низменности описана стая, контролировавшая участок около 7500 км², включающий в себя шесть стад оленей, которые волки посещали по очереди с циклом 12-15 дней (Бибиков, 1985).

Вторым, в большинстве случаев основным, источником мобильности являются нетерриториальные особи (не занимающие постоянный участок обитания), в первую очередь переварки, покидающие свои домашние участки. Доля таких особей в популяции может достигать 40% и зависит в первую очередь от плотности популяции и доступности участков. Они часто объединяются в группы до пяти особей, формируя временные стаи (Бибиков, 1985). Именно этот класс особей является наиболее мобильным. Для территории России описаны миграции расселяющихся особей вплоть до 300 км (Бибиков, 1985), однако эта оценка вероятно занижена. В зарубежных

исследованиях с использованием GPS-телеметрии описаны неонатальные (осуществляемые молодыми особями) миграции на 800 (Andersen *et al.*, 2015), 1200 (<https://www.theguardian.com/science/animal-magic/2014/aug/08/slavic-wolf-migration-europe>) и почти 2000 км (<https://www.kora.ch/en/news/longest-known-dispersal-of-wolf-in-europe--551>), при этом волки демонстрируют способность пересекать густонаселённые зоны, включая активные автомагистрали (Ciucci *et al.*, 2009).

Наконец, в ряде регионов присутствует третий источник мобильности волка — сезонные миграции вслед за мигрирующими стадами копытных. В рамках таких миграций для полярных волков России описаны перемещения на вплоть до 180 км (Суворов, Кириенко, 2008; Суворов, 2009). При этом нетерриториальные особи в данном случае оказываются более мобильными, однако часть волков с устоявшимися участками также покидала свои территории вслед за перемещением оленей.

1.3 Внутривидовая систематика волка

Ещё до начала использования молекулярных методов анализа таксономическая структура рода *Canis* в целом и внутривидовая структура *C. lupus* в частности была предметом дискуссий, где разные авторы в своих работах выделяли только для территории Евразии вплоть до 15 подвидов *C. lupus*. Морфо-экологический подход к внутривидовой классификации основывается в первую очередь на привязке подвидов к экологическим и климатическим зонам и связанным с ними морфологическими адаптациями — изменению размеров тела, характеристики волосяного покрова, а также краниологической анатомией, тесно связанной с основной добычей волка в регионе. При этом доказательств наследственной природы данной изменчивости не приводилось, возможность модификационного или эпигенетического характера этой вариабельности, как правило, не рассматривалась. Применение молекулярных методов позволило более объективно подходить к вопросу выделения таксономических единиц. Тем не

менее, разногласия в интерпретации результатов всё ещё присутствуют, что, вкупе с общей инертностью таксономической системы приводит к тому, что устоявшейся молекулярной систематики рода всё ещё не выработано. Далее следует краткий обзор группировок волка на территории Евразии, выделяющихся различными учёными в качестве таксонов видового или подвидового статуса.

Евразийский волк *C. lupus lupus* (Linnaeus, 1758) — номинативный подвид, приуроченный к умеренной лесной зоне Европы и Азии, наиболее распространённый из евразийских подвидов. Среднекрупных размеров (32-50 кг в среднем), питается преимущественно копытными, но рацион сильно варьирует от региона к региону — от зайцев до зубров.

Русский волк *C. l. communis* (Dwigubski, 1804) — выделялся рядом учёных (преимущественно западных; Бибиков приводит его как синоним к *C. l. lupus*) на основании морфологии черепа на территории центральной Сибири (Бибиков, 1985). В настоящее время признаётся синонимом *C. l. lupus*.

Тундряной волк *C. l. albus* (Kerr, 1792) — северный подвид, населяющий тундряные и лесо-тундряные ландшафты Евразии от Фенноскандии до Камчатки и Чукотки. Наиболее крупный из евразийских подвидов, отличающийся густой светлой шерстью. Питается копытными и грызунами. Подвид описан по морфологии (краниологические признаки и характеристика шкуры) образца из низовьев Енисея. Таксон не охвачен молекулярными исследованиями.

Кавказский (прикаспийский) волк *C. l. cubanensis* (Ognev, 1923) — ещё один спорный таксон, выделяемый рядом исследователей на территории Кавказа, Закавказья, северных регионов Ирана и Турции. Исследование на 65 образцах с использованием фрагмента контрольного региона мтДНК и 14 микросателлитах, которое также включало полногеномный анализ для четырёх образцов, показало, что кавказские волки интегрированы в другие

популяции Евразии — они демонстрируют схожие параметры генетического разнообразия и демографические тренды и несут общие митохондриальные гаплотипы как с европейскими, так и с евразийскими волками (Pilot *et al.*, 2014).

Итальянский волк *C. l. italicus* (Altobello, 1921) — населяет Апеннинский полуостров и западные Альпы. Изначально выделен на основании морфологии черепа. Рядом исследователей и организаций считается синонимичным *C. l. lupus*. Молекулярная поддержка выделения подвида строится на наличии у итальянской популяции двух уникальных митохондриальных гаплотипов (Ersmark *et al.*, 2016; Montana *et al.*, 2017), а также на данных об изоляции популяции от других европейских волков (Lucchini *et al.*, 2004), хотя дальнейшие исследования показали распространение «итальянских» генотипов в другие европейские популяции, что указывает на неполную изоляцию (Pilot *et al.*, 2010).

Иберийский волк *C. l. signatus* (Cabrera, 1907) — в настоящее время занимает местообитания на территории главным образом северной части Испании и Португалии, хотя раньше был распространён по всему Пиренейскому полуострову. Как и итальянский волк, рядом исследователей относится к *C. l. lupus*, при этом молекулярные данные показали существенную степень дивергенции от других европейских популяций (Ramirez *et al.*, 2006; Ersmark *et al.*, 2016).

При рассмотрении итальянской и иберийской популяций стоит отметить, что полногеномное исследование, проведённое в 2020 году, показало, что три южноевропейские популяции — иберийская, итальянская и динаро-балканская — разошлись около 10.5 тыс. лет назад, и с тех пор поток генов между ними был крайне мал (Silva *et al.*, 2020).

Японский *C. l. hattai* (Kishida, 1931) и хондосский *C. l. hodophilax* (Temminck, 1839) волки — два вымерших подвида, населявшие территорию

Японских островов — о. Хоккайдо и южные острова Японского архипелага, соответственно. Молекулярными методами выделяются в отдельную линию (Werhahn *et al.*, 2022 и ссылки там же).

Степной волк *C. l. campestris* (Dwigubski, 1804) — обитает в степях Казахстана и юга России, включая Предкавказье. Более мелкий в сравнении с *C. l. lupus* со светлой окраской шерсти. Молекулярного подтверждения подвид не имеет. Потенциальный ареал перекрывается с *C. l. cubanensis* в кавказском регионе. Соответственно, часть популяций, потенциально относимых к *C. l. campestris* была изучена в вышеупомянутом исследовании кавказских волков (Pilot *et al.*, 2014).

Монгольский волк — популяции, населяющие степи Монголии и Забайкалья исторически имеют ещё более неопределённый таксономический статус, чем другие подвиды. Ряд публикаций выносит монгольского волка в отдельный подвид под наименованием *C. l. chanco* (см. (Werhahn *et al.*, 2022) и ссылки там же), однако в настоящее время складывается мнение, что *C. l. chanco* должен быть использован исключительно по отношению к тибетскому волку, формирующему отдельную кладу. Бибиков относит монгольские популяции к *C. l. communis* на основе морфологического сходства (Бибиков, 1985). Молекулярные данные также не дают достаточных оснований для выделения монгольских популяций в отдельный подвид — они образуют полифилетическую кладу, слабо отделяющуюся от других евроазиатских волков (Zhang *et al.*, 2014; Werhahn *et al.*, 2017).

Пустынный волк *C. l. desertorum* (Bogdanov, 1882) — выделенный по морфологии подвид, населяющий пустыни юга Казахстана, Средней Азии, Афганистана и Ирана. Бибиков описывает пустынного волка, как «хорошо выраженную форму» (Бибиков, 1985), в то же время, западными учёными подвид выделялся только в ранних работах, в то время как более поздние синонимизировали его к *C. l. lupus* или *C. l. campestris* (Nowak, 1985). Молекулярного подтверждения подвид не имеет.

Индийский волк *C. l. pallipes* (Sykes, 1831) — описан изначально по морфологическим данным. В такой форме включает в себя мелких волков Индии, Пакистана, южного Афганистана и передней Азии. Как уже упоминалось выше, молекулярные исследования митохондриальной ДНК показали, что индийский волк представляет собой базальную по отношению к голоарктической линии волка ветвь, с датами расхождения около 200-359 тыс. лет назад. Примечательно, что относимые к *C. l. pallipes* по морфологии популяции, обитающие к западу от Пакистана, по молекулярным данным относятся к голарктической ветви, а не к двум индийским группам. Таким образом, существуют основания для признания индийского волка отдельным видом (*C. indica*).

Аравийский волк *C. l. arabs* (Россок, 1934) — подвид, предлагаемый для популяций Аравийского полуострова. По морфологическим данным рядом учёных выносятся в отдельный подвид, в то время как другие объединяют его с *C. l. pallipes*. Однако, как уже упоминалось, молекулярный анализ митохондриальной ДНК показал, что популяции Аравийского полуострова относятся к голарктической линии, и не могут быть объединены с *C. l. pallipes*. При этом молекулярные данные поддерживают выделение *C. l. arabs* в отдельный подвид на основе того, что степень его дифференциации находится на уровне с другими признанными подвидами (Bray *et al.*, 2014).

Тибетский (гималайский) волк *C. l. chanco* (Matschie, 1907) — населяет высокогорья тибетского региона. Так же, как и индийский волк, по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК является базальной по отношению к линии голарктического волка ветвью, с датами расхождения около 496-715 тыс. лет назад (т.е. до отделения индийской линии). Среди прочего тибетский волк несёт множество генетических адаптаций к обитанию в условиях высокогорья, в первую очередь обеспечивающие устойчивость к гипоксии. Молекулярные данные поддерживают вынесение тибетского волка в отдельный вид (*C. himalayensis*) (Aggarwal *et al.*, 2007).

Домашняя собака *C. l. familiaris* (Linnaeus, 1758) — или *C. familiaris* — ранее часто рассматривалась как одомашненная форма *C. lupus* и традиционно считалась отдельным подвидом, иногда видом. В то же время, молекулярные данные указывают на то, что современные собаки отделились от линии волка до плейстоценового сокращения численности и являются не потомками современных волков, а сестринской к ним линией, беря своё начало от популяций, вымерших во время максимума последнего оледенения. Продолжительное действие искусственного отбора со стороны человека привело к крайне широкому морфологическому и поведенческому разнообразию внутри собак, намного превышающему разнообразие внутри диких форм рода *Canis*.

Таким образом, видно, что статус большинства подвидов так или иначе оспаривается. Часть из них, такие как тундряной волк, практически не охвачены молекулярными исследованиями, направленными на установление таксономической принадлежности и в основном «кочуют» из работы в работу на основании морфологической и экологической дифференциации. Молекулярные методы также не уменьшают, а возможно даже увеличивают количество вопросов, основным из которых является порог генетического различия популяций, на котором их уже можно считать подвидами. Так, в случае волка выделение подвидов в основном опирается на три аспекта:

- Преобладание в популяции уникальных для неё гаплотипов
- Генетические дистанции (удаление на уровень, схожий с уже признанными подвидами)
- Существенное ограничение потока генов

Однако в определении пороговых значений молекулярной дифференциации необходимо учитывать особенности волка как вида — крайне широкий, но при этом местами высоко фрагментированный ареал, высокую мобильность и экологическую пластичность. На широком ареале с ростом расстояния неизбежно будет накапливаться генетическая изменчивость

и популяции, обитающие на значительном удалении друг от друга, могут демонстрировать значения генетических дистанций на уровне, рядом учёных считаемом достаточным для подвида. В случае же с фрагментированными участками ареала более высокая степень дифференциации скорее всего связана с нарушением миграционных потоков и дрейфом генов. В такой ситуации встаёт вопрос, произойдёт ли снижение генетической дифференциации в случае потенциального восстановления непрерывности ареала (учитывая его расширение в результате программ по восстановлению). И в случае такого снижения будет ли оправдано закрытие подвида (и оправдано ли его выделение изначально в таком случае). С другой стороны, исследование центральноевропейской и динаро-балканской популяций волка показало, что соприкосновение расширяющихся ареалов ранее изолированных популяций не влечёт за собой быстрого их смешения (Szewczyk *et al.*, 2021).

Из всего вышесказанного можно сделать вывод, что внутривидовая таксономическая структура вида *Canis lupus* и отчасти рода *Canis* в целом нуждается в масштабном пересмотре, который бы учёл все опубликованные к настоящему времени данные. В текущих же условиях, в данной работе мы склоняемся к использованию терминов «популяция» и «генетический кластер» для обозначения географически, экологически и генетически дифференцированных групп волка на евроазиатском ареале обитания вида.

1.4 Популяционно-генетические исследования волка России

Хотя существует явный недостаток исследований популяционно-генетической структуры волка России на макромасштабе, ряд отдельных популяций изучен довольно хорошо. В частности, это касается западных регионов, исследованных в связке с европейскими популяциями, для которых они функционируют как доноры. Так, (Pilot *et al.*, 2006) проанализировали значительную выборку из центральных регионов европейской части России. Анализ по фрагменту контрольного региона мтДНК показал присутствие пяти групп на исследованной территории — популяции севера европейской части

России (севернее Орловской области), которые оказываются интегрированы с прибалтийскими популяциями; более южные популяции (Орловская, Курская, Воронежская области) оказываются связанными с популяциями юго-востока Европы вплоть до востока Польши; в отдельную группу выделяются образцы из приграничных с Белоруссией территорий — Смоленской и запада Тверской областей, а также Среднего и Южного Урала. Схожие результаты с делением на северную и южную группу наблюдались по результатам анализа микросателлитных локусов. Последующее исследование тех же авторов также показало дифференциацию на северную и южную группы, с несколько большей степенью смешения (Pilot *et al.*, 2010).

В другом исследовании (Aspi *et al.*, 2009) изучили неохваченную Pilot с соавторами северо-западную популяцию, включая образцы из республики Карелия и Архангельской области, в контексте взаимоотношений с популяцией Финляндии. Авторы показали значительную степень межпопуляционной дифференциации — ~15% по результатам AMOVA — и низкий уровень потока генов, который, предположительно, по крайней мере частично объясняется бывшими и существующими пограничными барьерами между странами, а также отстрелом волков в местах выпаса оленей. В работе также отмечается высокий уровень инбридинга в российской популяции ($F = 0.094$).

Еще одно исследование популяции Республики Карелия (Тирронен и др., 2023) также показало относительно небольшое генетическое разнообразие на территории региона — авторы идентифицировали в популяции всего два митохондриальных гаплотипа, что связывают с резкими сокращениями численности под прессом охоты.

В исследовании (Sastre *et al.*, 2011) проведено сравнение популяций центральноевропейской части России с изолированной иберийской популяцией. Уровень генетического разнообразия для российской популяции был значительно выше, и она не несла следов снижения численности, хотя наблюдалось некоторое снижение индекса Гарзы – Вильямсона (0.715).

Авторы не выявили какой-либо популяционной структуры в российской популяции, ни по ядерным, ни по митохондриальным маркерам, но стоит отметить, что изучена была относительно небольшая (в масштабах России) территория — Вологодская, Тверская, Смоленская и Калужская области.

Полногеномное исследование (Fan *et al.*, 2016) включило в себя три образца из России — из европейской, центральной (Алтай) и северо-восточной (Чукотка) частей, при этом два последних были исключены из большей части анализов в связи с низким качеством секвенирования. Образец из европейской части кластеризовался с образцами из стран Европы, в то время как два других образца попадали в кладу с волками Китая и Монголии. Примечательно, что авторы обнаружили высокую (>20%) степень гибридизации с собакой для волка из европейской части России.

Отдельное внимание в научном сообществе уделялось популяциям Кавказского региона, представляющего интерес как находящегося на «стыке» Европы и Азии и обладающего специфическими географическими особенностями. Исследование (Pilot *et al.*, 2014), охватывающее, правда, популяцию за границей России, показало высокий уровень генетического разнообразия в кавказской популяции, в частности, уровень наблюдаемой гетерозиготности был выше, чем в популяции Болгарии. Авторы также описали девять митохондриальных гаплотипов на территории Кавказа. Популяционной структуры выявлено не было. Авторы также показали, что популяция Кавказа обменивается мигрантами с популяцией Болгарии. Ещё одно исследование популяции Грузии (Shakarashvili *et al.*, 2020) также показало высокие уровни генетического разнообразия, включая 12 митохондриальных гаплотипов. При этом авторы выявили различия между популяциями запада и востока страны. Непосредственно популяция российского Кавказа была охвачена масштабным исследованием молекулярной изменчивости (Šnjegota *et al.*, 2023). Работа показала высокий, в сравнении с европейскими популяциями, уровень гаплотипического

разнообразия на Кавказе. В регионе было выделено два генетических кластера — один, охватывающий территорию российского Кавказа и Предкавказья и Грузию, и второй, охватывающий территорию Армении.

Генетическое исследование лесо-степных и горно-таёжных популяций Алтая по микросателлитным локусам показало высокий уровень генетического разнообразия и не выявило популяционной дифференциации между экотопами (Воробьевская, Балдина, 2011). Более позднее исследование тех же авторов (Бондарев и др., 2013а), также по микросателлитным маркерам, охватило территорию Западной и Средней Сибири (Алтайский, Красноярский, Забайкальский края, Республики Алтай, Тыва, Бурятия, Хакасия). В этой работе авторам уже удалось выявить дифференциацию между ландшафтно-экологическими популяциями с уровнем F_{ST} 0.012-0.036.

Другое исследование по этим же территориям (Талала и др., 2020) с использованием микросателлитных маркеров показало присутствие четырёх генетических кластеров: 1) западный Алтай; 2) центральный и восточный Алтай и Республика Тыва; 3) Республика Бурятия и Забайкальский край; 4) восточная и северная Якутия. Таким образом, кластеры примерно соответствовали географическим границам Западной, Средней и Восточной Сибири, а также в определённой степени с описанными ранее экотипами волка. При этом между генетическими кластерами наблюдается высокая степень смешения. Как и в других исследованиях на российской территории наблюдается высокий уровень генетического разнообразия.

Исследование волков с территории Тверской и Псковской областей (Korablev *et al.*, 2021) с использованием образцов, собранных в пределах разных временных промежутков (1993-2000; 2001-2008; 2011-2019 гг.) выявило тенденцию к увеличению уровня гетерозиготности в популяции, хотя различия и не достигали статистической значимости. Выраженной пространственной популяционной структуры на исследуемой территории выявлено не было. Авторы также провели анализ уровня гибридизации с

собаками, который показал низкий (около 3%) уровень смещения, однако, учитывая размер использованной выборки (в т.ч. собак), результаты стоит интерпретировать с осторожностью.

Таким образом, можно говорить о том, что в целом популяции России обладают высоким уровнем генетического разнообразия (с уровнями гетерозиготности 0.61-0.91), соответствующими стабильной популяции. Исключение составляют отдельные регионы, видимо сильнее подверженные антропогенному прессу в прошлом, в частности Республика Карелия (Тирронен и др., 2023). Стоит отметить, что карельская популяция более изолирована, чем другие исследованные популяции, как с географической точки зрения — за счёт побережья Белого моря и крупных озёр, формирующих «коридоры», связывающие Карелию с остальной частью РФ — так и антропогенным путём из-за приграничной инфраструктуры и зон активной охоты.

Популяционно-генетическая структура была выявлена преимущественно в исследованиях, охватывающих крупные территории, что ожидаемо, учитывая высокую мобильность волка. При этом границы кластеров часто соотносятся с экологическими зонами. Стоит отметить, что наблюдается высокая степень потока генов между кластерами, т.е. генетические популяции не являются изолированными.

1.5 Гибридизация с другими представителями рода *Canis*

Гибридизация — скрещивание между представителями разных таксонов — является одной из важнейших эволюционных сил, участвующих в формировании новых видов. Потоки генов между разными видами способны повысить адаптивный потенциал и обеспечить освоение новых экологических ниш. В то же время, с природоохранной точки зрения процессы гибридизации часто рассматриваются в негативном ключе, особенно применительно к редким и высокоспециализированным видам — при гибридизации может происходить нарушение адаптивных комбинаций генов и, в конечном итоге,

полная потеря родительских генотипов — так называемые «гибридное заболачивание» (hybrid swamping) и «вымирание через гибридизацию» (extinction by hybridization) (Rhymer, Simberloff, 1996; Tensen, Fischer, 2024). Эти авторы отмечают, что особенно остро природоохранный аспект гибридизации встаёт в случаях смешения «коренных» видов с инвазивными, появившимися на территории в результате изменения местообитаний или прямого внедрения человеком, включая популяции домашних животных.

Как уже упоминалось ранее, процессы гибридизации сыграли существенную роль в истории эволюции рода *Canis* (Gopalakrishnan et al., 2018). Не уменьшается их роль и в современности. Наиболее сильно она выражена в североамериканских популяциях, где группа видов из обыкновенного (*C. lupus*), восточного (*C. lycaon*) и красного (*C. rufus*) волков, койота (*C. latrans*) и домашней собаки (*C. lupus familiaris*) продолжает активно смешиваться между собой (Caragiulo et al., 2022; vonHoldt et al., 2022; Vilaça et al., 2023), более подробный анализ этих процессов выходит за рамки данной работы. В свою очередь, в Евразии волк гибридизуется в первую очередь с домашней собакой.

В историческом контексте интрогрессия генов от домашних собак может нести адаптивный потенциал. Так, на итальянских волках показано внесение от собак генов, связанных с нейропластичностью, развитием фоторецепторов и иммунным ответом, предположительно в результате нескольких событий интрогрессии ок. 4500 и ок. 1000 лет назад (Battilani et al., 2025). В то же время варианты главного комплекса гистосовместимости (МНС), характерные для собак, в итальянской популяции встречаются только у недавних гибридов и не закреплены в популяции (Galaverni et al., 2013). Следы давнего (6100-3000 лет назад) смешения с собаками обнаружены и в иберийской популяции, также в генах, ассоциированных с развитием нервной системы (Lobo et al., 2025). Анализ полногеномной изменчивости волков и свободноживущих собак на территории Евразии показал, что в популяции волков лишь небольшая часть

(6%) присутствующих в геноме «собачьих» аллелей находится под воздействием позитивного отбора и они связаны преимущественно с функцией мозга и поведением (Pilot et al., 2021). Закрепление в волчьей популяции привнесённых от собак ассоциированных с поведением аллелей может быть связано с их адаптивным преимуществом в условиях активной антропогенезации местообитаний. Это предположение поддерживают и этологические исследования, показавшие, что волко-собачьи гибриды отличаются большей смелостью как в целом, так и в частности в рамках взаимодействия с новыми раздражителями, которые могут часто возникать вследствие деятельности человека (Amici et al., 2024; Tebelmann, Ganslosser, 2024).

Не стоит недооценивать и обратный процесс — привнесение «волчьих» аллелей в популяцию бродячих и диких собак. Поток генов в этом направлении происходит даже более активно, чем от собак к волку, предположительно компенсируя связанное с одомашниванием снижение генетического разнообразия (Pilot et al., 2021). Кроме того, возможна передача от волка к собакам генетических адаптаций к конкретным местообитаниям. Так, зафиксирована передача вариантов, связанных с устойчивостью к гипоксии, от волков к собакам в тибетских высокогорных популяциях (vonHoldt et al., 2017). Эти процессы могут способствовать повышению адаптивного потенциала свободноживущих и одичавших собак, повышая их воздействие на экосистемы и усиливая конкуренцию с популяциями диких животных.

Традиционно считалось, что на частоту гибридизации с собаками, кроме, очевидно, достаточного количества свободноживущих собак, влияет плотность популяции волка (Mech, Voitan, 2010; Lorenzini et al., 2014). Однако в недавних геномных исследованиях европейских волков были получены интересные данные — как на иберийской, так и на итальянской популяциях было показано, что резкое снижение численности волка не было ассоциировано с повышенной частотой гибридизации с собаками (Lobo et al.,

2023; Battilani *et al.*, 2025), в то время как в итальянской популяции наибольшее число выявленных недавних гибридов было отнесено к периоду наиболее активного восстановления популяции в конце XX века (Battilani *et al.*, 2025). Активная гибридизация с собакой наблюдается и в современной иберийской популяции, в особенности на периферии ареала и недавно освоенных волком территориях (Godinho *et al.*, 2011). Таким образом, есть основания полагать, что популяции волка способны сохранять свою целостность даже перед лицом существенного снижения численности, в то время как активное расширение ареала связано с повышенным риском гибридизации с собаками, предположительно за счёт расселяющихся особей. В то же время, исследования недавно исчезнувшей популяции, населявшей юг Иберийского полуострова, показали, что в условиях критически низкой численности смешение с собаками приводит к быстрому исчезновению целых фрагментов исконно волчьего генома из популяции (Gómez-Sánchez *et al.*, 2018).

В последние годы, в связи с активным расширением ареала шакала, всё более актуальным становится вопрос возможности его гибридизации с волком. В ряде случаев описаны особи нетипичного фенотипа, предположительно гибридного происхождения, однако в рамках генетических исследований проблема всё ещё остаётся слабоизученной. Так, несколько предположительных гибридов волка/собаки с шакалом были добыты на территории Израиля, однако генетические исследования не подтвердили факта гибридизации, при этом по митохондриальным маркерам были обнаружены следы интрогрессии африканского волчьего шакала («золотого волка») (*Canis lupaster* Hemprich & Ehrenberg, 1833) (Barash *et al.*, 2023). В 2015 г. в Хорватии был зафиксирован первый случай гибридизации шакала с домашней собакой, подтвержденный молекулярными методами (Galov *et al.*, 2015). Анализ изменчивости 15 микросателлитных локусов, трех локусов главного комплекса гистосовместимости (МНС), контрольного региона мтДНК и интрона гена *ZfY*, локализованного на Y-хромосоме, выявил две гибридные особи, одна из

которых была классифицирована как беккросс на шакала, а вторая являлась бэккроссом на волка. Это свидетельствует, среди прочего, о том, что гибриды между представителями *C. lupus* и *C. aureus* фертильны (Galov *et al.*, 2015). В то же время идентификация особей, имеющих фенотип, который на первый взгляд выглядит промежуточным между волком и шакалом, может маркировать и результат гибридизации волка с домашними собаками (Хейдорова и др., 2018).

Таким образом, обзор литературы показал, что, несмотря на достаточно полную изученность волка различных частей ареала, ядро наиболее многочисленной палеарктической популяции волка, обитающее на территории России, продолжает оставаться слабо охваченным комплексными исследованиями, и параметры популяционно-генетической структуры остаются по-прежнему неизвестными. Всё это обуславливает новизну и актуальность данного исследования. При этом сложность взаимодействия факторов, являющихся драйверами формирования и динамики этой структуры, лежит в основе её теоретической значимости. Очевидная необходимость применения для реконструкции филогеографических паттернов молекулярно-генетических методов служит методическим базисом. Важная роль волка в природных экосистемах и его активное взаимодействие с человеком в охотничьих ландшафтах, зонах традиционного сельского хозяйства и агропромышленных ландшафтах, а также высокий потенциал для гибридизации с дикими видами рода *Canis* и домашней собакой делают практические аспекты данной работы также крайне актуальными.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Характеристика материала

В качестве материала для исследования выступили 878 образцов от животных, добытых в 48 регионах России и Республики Казахстан, представленные преимущественно высушенными фрагментами шкур, реже — фрагментами шкур или мышечных тканей, фиксированными 70% спиртом.

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. Сборы особей промежуточного фенотипа (предполагаемые гибриды волка) с территории Воронежского государственного заповедника осуществлены А.В. Мишиным по специальным разрешениям уполномоченных органов. Все особи на территории Российской Федерации добыты в рамках программ регулирования численности волка по официально выданным разрешениям и получены по запросам Министерства природных ресурсов и экологии РФ от региональных уполномоченных органов в области охоты и сохранения охотничьих ресурсов. На территории Казахстана исследуемые особи были добыты легально, по специальным разрешениям на изъятие видов животных, численность которых подлежит регулированию, выданным уполномоченным государственным органом. В анализ не включались особи, для которых была очевидна близкородственная связь (например волчица, добытая с выводком — в анализ включалась только волчица, но не помёт). Для целей первичного анализа, а также для оценки влияния географической подразделённости на генетическую структуру волка на исследуемой территории, образцы были разделены на семь географических популяций, на основе наиболее крупных географических барьеров и границ экологических зон (схематичное отображение популяций приведено на Рисунке 2, подробная численность выборок приведена в Таблице 1 Приложения):

1. Центр и север Европейской части РФ (код: EUR) — до западного макросклона Уральских гор на востоке и степных районов на юге (Рязанская, Ленинградская, Нижегородская, Новгородская, Вологодская, Тверская, Архангельская, Калужская, Смоленская, Тульская области, Республики Башкортостан, Удмуртия, Карелия,

- Чувашия, Марий Эл, Мордовия, Татарстан, Ненецкий АО, Пермский край)
2. Юг европейской части России (код: CAU) — степная зона, Кавказ, западное и северное побережье Каспия (Республики Кабардино-Балкария, Адыгея, Калмыкия, Чеченская Республика, Ставропольский и Краснодарский края, Ростовская область РФ; Атырауская и запад Актюбинской области Казахстана)
 3. Территория Казахстана за исключением северного побережья Каспия (код: KZ) (Актюбинская (центр и восток), Костанайская, Улытауская, Карагандинская, Северо-Казахстанская, Жамбылская, Абайская области Казахстана)
 4. Зауралье и Западная Сибирь (код: TRUR) — по южной границе РФ от восточного макросклона Уральских гор до западного берега Байкала (Алтайский, Красноярский (юг) края, Курганская, Омская, Тюменская, Иркутская области, Республики Алтай, Тыва, Хакасия)
 5. Забайкалье (код: ZB) — по южной границе РФ от восточного берега Байкала до побережья Охотского и Японского морей (Республика Бурятия, Забайкальский край, Амурская область, Еврейская автономная область)
 6. Средняя и Восточная Сибирь (код: SIB) — территория Республики Саха (Якутия) севернее Алданского нагорья и север Красноярского края (Туруханский и Эвенкийский районы)
 7. Чукотский автономный округ и север Камчатского края (Корякия) (код: CHUK)

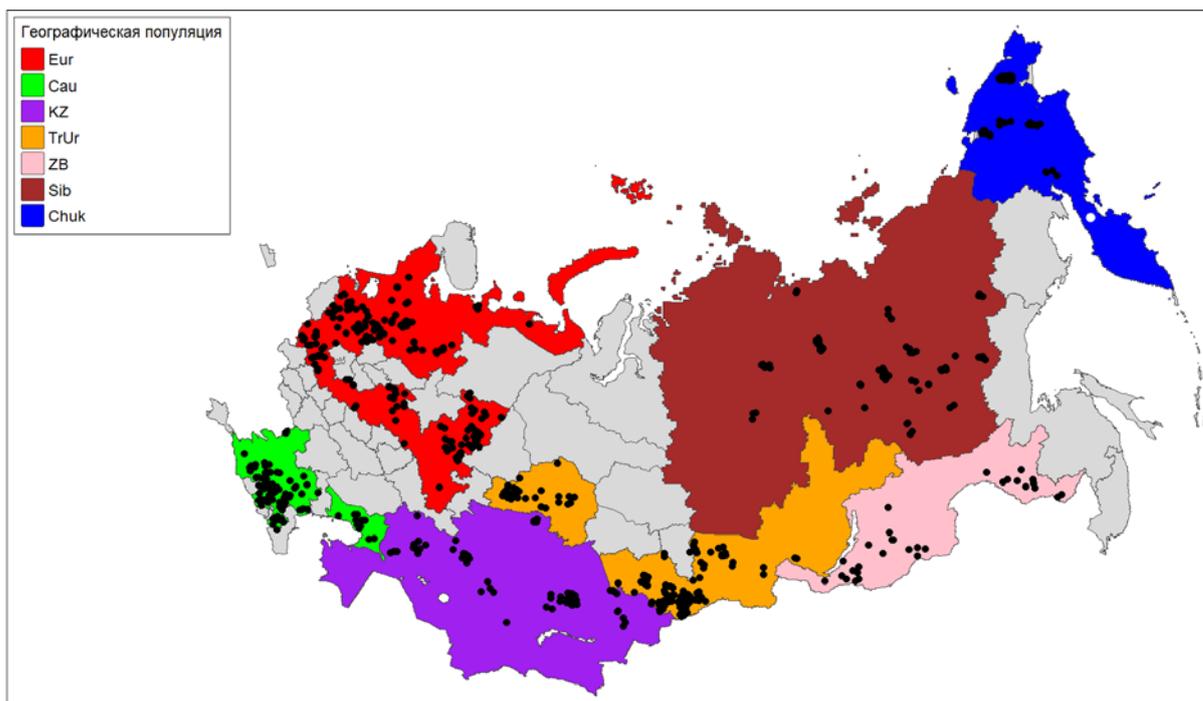


Рисунок 2 — Выделенные географические популяции. Точками отмечены места сбора материала (в координаты точек внесены небольшие случайные искажения для облегчения восприятия).

2.2 Выделение ДНК

Выделение тотальной геномной ДНК проводили наборами «ДНК-Экстран-2» производства компании Синтол (Москва, Россия) в соответствии с протоколом производителя. В связи с присутствием большого количества жира у ряда образцов, протокол был модифицирован шагом предварительного удаления неполярных липидов после лизиса методом жидкостно-жидкостной экстракции — равный объём четырёххлористого углерода (CCl_4) добавляли к лизату, встряхивали на вортексе 5-10 секунд, центрифугировали при 15000 об/мин 3 минуты, после чего отбирали верхнюю водную фазу, содержащую лизат, в чистые пробирки.

2.3 Анализ микросателлитных маркеров

2.3.1 Характеристика локусов и постановка полимеразной цепной реакции (ПЦР)

Изменчивость ядерной ДНК была проанализирована по 31 микросателлитному локусу (Таблица 1), разделённым на 8 ПЦР смесей, которые затем попарно объединялись для капиллярного электрофореза (состав мультиплексных панелей по (Åkesson *et al.*, 2016)). Постановку ПЦР проводили с использованием коммерческих наборов GenPack PCR MasterMix (ООО Лаборатория Изоген, Москва, Россия) с соблюдением рекомендованных производителем объёмов реакции. Для амплификации целевых участков использовали следующую программу термоциклера:

1. Первичная денатурация 95°C 10 минут.
2. 35 циклов:
 - a. Денатурация 95°C 30 секунд.
 - b. Отжиг 30 секунд (температура по Таблице 1).
 - c. Элонгация 72°C 30 секунд.
3. Финальная элонгация 72°C 10 минут.

Таблица 1 — Характеристика использованных микросателлитных локусов

Смесь праймеров	Температура отжига (°C)	Локус	Мотив	Хромосома	Флуоресцентная метка	Источник
1a	58	2010	(ATGA)	24	FAM	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
1a	58	2137	(GAAA)	3	FAM	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
1a	58	АНТ002	(CA)	27	FAM	(Holmes <i>et al.</i> , 1993)
1a	58	АНТ121	(CA)	13	FAM	(Holmes <i>et al.</i> , 1995)
1a	58	vWf	(AGGAAT)	27	HEX	(Shibuya <i>et al.</i> , 1994)
1b	55	CXX.253	(CA)	20	HEX	(Ostrander <i>et al.</i> , 1993)
1b	55	2079	(GGAT)	24	HEX	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
1b	55	MS41B	(CA)	Y	HEX	(Sundqvist <i>et al.</i> , 2001)
1b	55	PEZ03	(AAG)(CAG)	19	NED	(Neff <i>et al.</i> , 1999)
1b	55	PEZ06	(TTTC)	27	NED	(Neff <i>et al.</i> , 1999)
2a	58	CXX.225	(CA)	10	HEX	(Ostrander <i>et al.</i> , 1993)
2a	58	2096	(GAAT)	11	HEX	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
2a	58	2201	(GAAA)	7	FAM	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
2b	58	CXX.250	(CA)	9	HEX	(Ostrander <i>et al.</i> , 1993)

Смесь праймеров	Температура отжига (°C)	Локус	Мотив	Хромосома	Флуоресцентная метка	Источник
2b	58	2006	(GAAT)	25	NED	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
2b	58	2140	(GAAA)	5	NED	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
2b	58	AHT119	(AC)	35	FAM	(Holmes <i>et al.</i> , 1995)
3a	58	2054	(GATA)	12	FAM	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
3a	58	2088	(TTTA)(TTCA)	15	HEX	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
3a	58	2168	(GAAA)	24	HEX	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
3a	58	AHT004	(CA)CT(CA)	37	FAM	(Holmes <i>et al.</i> , 1993)
3b	55	CXX.20	(CA)	11	NED	(Ostrander <i>et al.</i> , 1993)
3b	55	2159	(GAAA)	24	NED	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
4a	58	CXX.123	(CA)	23	FAM	(Ostrander <i>et al.</i> , 1993)
4a	58	CXX.204	(CA)	30	FAM	(Ostrander <i>et al.</i> , 1993)
4a	58	AHT103	(TG)	4	HEX	(Holmes <i>et al.</i> , 1995)
4a	58	AHT138	(GT)AC(GT)TT(GT)	1	FAM	(Holmes <i>et al.</i> , 1995)
4b	58	2001	(GATA)	23	NED	(Francisco <i>et al.</i> , 1996)
4b	58	AHT101	(GT)	10	HEX	(Holmes <i>et al.</i> , 1993)

Смесь праймеров	Температура отжига (°C)	Локус	Мотив	Хромосома	Флуоресцентная метка	Источник
4b	58	АНТ106	(AC)	16	NED	(Holmes <i>et al.</i> , 1993)
4b	58	АНТ126	(AC)	17	HEX	(Holmes <i>et al.</i> , 1994)

Примечание. В разделе 3.1 результатов приводится окончательный список локусов, по которым проводилось массовое генотипирование материала.

Фрагментный анализ проводился с использованием коммерческого сервиса в компании Синтол (Москва, Россия), а также на генетическом анализаторе Нанофор-5 производства компании Синтол, установленном в ИОГен РАН. Расшифровку генотипов проводили при помощи программы STRand v2.4.110 (Toonen, Hughes, 2001) (<http://www.vgl.ucdavis.edu/STRand>).

Из первичной матрицы генотипов были удалены локусы и особи с большой долей отсутствующих данных (15% и 10% соответственно), а также локусы, для которых наблюдалась большая погрешность инструментальных измерений (изменчивость между запусками прибора превышала изменчивость между какими-либо группами).

2.3.2 Статистическая обработка матрицы генотипов

Оценка минимального количества локусов, необходимых для дифференциации генотипов, производилась в пакете *poppr* (Kamvar *et al.*, 2014; Kamvar *et al.*, 2015) для среды R (R Core Team, 2022) с числом итераций для каждого количества локусов 50000. Оценка полиморфности локусов (Polymorphism Information Content; PIC) производилась в пакете *polysat* (Clark, Jasieniuk, 2011; Clark, Drauch Schreier, 2017), отклонение от равновесия Харди-Вайнберга в пакете *pegas* (Paradis, 2010) с использованием 100000 итераций МСМС (Монте-Карло с марковскими цепями). Оценка частоты присутствия нуль-аллеля для каждой пары популяция–локус производилась в пакете *PopGenReport* (Adamack, Gruber, 2014, 2015). Оценка значимости отклонения внутривидового индекса фиксации от нуля рассчитывали через χ^2 при помощи программы GenAlEx, функционирующей как надстройка для табличного редактора MS Excel (Peakall, Smouse, 2006, 2012), а также базовых функций среды R.

Локусы, для которых наблюдалось одновременное значимое отклонение частот аллелей от равновесия Харди-Вайнберга и индекса фиксации от нуля и высокая (>0.15) частота нуль-аллеля более, чем в половине географических популяций, исключались из анализа.

2.3.3 Определение влияния семейной структуры на генетическую структуру популяций и критериев исключения родственных особей

Так как исключение всех близкородственных особей из анализа может привести к потере информации о дальних мигрантах, нами был рассчитан географический критерий исключения близкородственных особей из анализа (подробнее см. в работе (Казимиров и др., 2024)). Для этих целей при помощи пакета *Related* (Pew *et al.*, 2015) для среды R были рассчитаны индексы родства между особями. Для выбора оптимального для полученных данных метода расчёта с помощью функции “compareestimators” пакета *Related* было проведено сравнение наиболее часто используемых индексов родства: Wang (Wang, 2002), Li (Li *et al.*, 1993), Queller-Goodnight (Queller, Goodnight, 1989) и Lynch-Ritland (Lynch, Ritland, 1999). Функция симулирует заданное количество пар (в данном случае — 1000) на основе частот аллелей, рассчитанных по таблице генотипов, после чего определяет корреляцию между индексом родства, полученным различными методами оценки, с ожидаемыми значениями индексов для каждой из выбранных степеней родства (0; 0.25; 0.5). Дальнейшую оценку индексов родства методом, выбранным на основе предыдущего шага, проводили функцией “coancestry” пакета *Related*.

Далее были построены линейные и ступенчатые регрессии для зависимости индексов родства от расстояния между местами добычи особей (расстояния рассчитывались по координатам с внесённым случайным шумом при помощи пакета *geosphere*) с использованием пакетов *rstatix* и *chngpt*. Также были рассчитаны индексы пространственной автокорреляции и проведён тест Мантеля (оба в программе GenAlEx). На основе полученных данных была выбрана отсечка географической дистанции между близкородственными особями, при которой одна из них исключалась из анализа. Для проверки влияния исключения особей из анализа подобным образом проанализировали популяционную структуру на уменьшенной выборке, состоявшей только из особей, добытых на территории РФ.

2.3.4 Анализ популяционной дифференциации

Для выделенных географических популяций при помощи пакета *tmod* (Winter, 2012) для среды R были рассчитаны показатели популяционной дифференциации — гетерозиготность с (H_s) и без (H_t) популяционной структуры; коэффициенты генной дифференциации Нея (G_{ST}), Хендрика (G''_{ST}) и Джоста (D_{EST}). Для последнего также был рассчитан бутстрэп с 1000 итераций. Также при помощи пакета *pegas* (Paradis, 2010) был проведён анализ молекулярной дисперсии (AMOVA).

2.3.5 Анализ популяционной структуры и генетического разнообразия

Анализ популяционной структуры Байесовскими методами по матрице многолокусных гаплотипов микросателлитных локусов проводили в программе Structure v2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003; Hubisz *et al.*, 2009). Для анализа сокращённой выборки были использованы следующие параметры: длина периода «разогрева» (“burn-in”) – 25000; количество МСМС (Markov chain Monte Carlo) повторов после «разогрева» – 250000; модель наследования – “admixture”; число кластеров K – 1-8, число повторов для каждого K – 10, флаг UsePopInfo=0.

Для анализа полной выборки (включая особей с территории Казахстана) использовали следующие параметры: длина периода «разогрева» – 50000; количество МСМС повторов после «разогрева» – 500000; модель наследования – “admixture”; число кластеров K – 1-10, число повторов для каждого K – 10, флаг UsePopInfo=0.

Для выявления возможной тонкой популяционной структуры для полученных в рамках анализа полной выборки генетических кластеров (для $K=7$) проводили дополнительный индивидуальный анализ для каждого кластера с параметрами: длина периода «разогрева» – 25000; количество МСМС повторов после «разогрева» – 250000; модель наследования –

“admixture”; число кластеров $K = 1-5$, число повторов для каждого $K = 10$, флаг UsePopInfo=0.

Для целей воспроизводимости и сравнения двух результатов на сокращённой выборке во всех анализах, проведённых в программе STRUCTURE, использовалась функция “use sequential seed” со стартовым «зерном» — 1758.

Результаты, полученные в программе STRUCTURE, обрабатывали при помощи пакета *pophelper* (Francis, 2017) для среды R. На основе анализа генетической структуры проводилось определение наиболее вероятного числа исходных кластеров (K) при помощи метода Эванно (Evanno *et al.*, 2005), и по методу Puechmaille (Puechmaille, 2016) с использованием веб сервиса StructureSelector (Li, Liu, 2018). Также использовали веб сервис CLUMPAK (Kopelman *et al.*, 2015) (для обобщения результатов отдельных итераций и выявления минорных кластеров).

Географическая экстраполяция вероятности отнесения особей к тому или иному кластеру и визуализация результатов экстраполяции проводились в среде R с использованием пакетов *fields* (Nychka *et al.*, 2021) (функции “spatialProcess”, “predict” и “as.surface”), *sf* (Pebesma, 2018; Pebesma, Bivand, 2023), *ggplot2* (Wickham, 2016), *raster* (Hijmans, 2025) и *paletteer* (Hvitfeldt, 2021). Также был проведён аналогичный анализ с использованием плотности лесного покрова в качестве ковариационной величины. Данные о плотности были загружены при помощи пакета *geodata* (Hijmans *et al.*, 2024) в нормализованном формате (значения от 0 до 1). Для анализируемых точек были взяты средние значения плотности в радиусе 50 км. GIS файлы для границ России и Казахстана и русел крупных рек были загружены при помощи пакета *rnaturalearth* (Massicotte, South, 2023).

Для выделенных популяций в программе GenAlEx были рассчитаны основные популяционно-генетические параметры: среднее число аллелей на локус — N_a ; число эффективных аллелей — N_e ; индекс Шеннона — I ; средняя наблюдаемая гетерозиготность — H_o ; средняя ожидаемая гетерозиготность —

H_E ; внутрипопуляционный индекс фиксации — F ; несмещённая оценка ожидаемой гетерозиготности — uH_E ; показатель межпопуляционной дифференциации — F_{ST} ; теоретическое число мигрантов между популяциями на поколение при наблюдаемом значении F_{ST} — Nm ; среднее число частных (специфичных для популяции) аллелей — N_p . Также с помощью функции `allel.rich` пакета `PopGenReport` было рассчитано аллельное богатство по методу (El Mousadik, Petit, 1996). Стандартная ошибка для средних значений аллельного богатства была рассчитана с помощью функции `“std.error”` пакета `plotrix`.

Выявление событий сокращения численности проводилась путём расчёта индекса Гарзы – Вильямсона (M-ratio) (Garza, Williamson, 2001) с использованием базовых функций среды R по формуле $M=k/(r+1)$, где k — наблюдаемое число аллелей по локусу, r — разница между минимальным и максимальным аллелем в числе повторов (диапазон аллелей).

2.4 Анализ митохондриальной ДНК

2.4.1 Характеристика амплифицируемого фрагмента и постановка ПЦР

Анализ изменчивости наследуемой по материнской линии митохондриальной ДНК (мтДНК) проводили секвенированием фрагмента D-петли с использованием праймеров MITF (5'-GCTCTTGCTCCACCATCAGC-3') и MITR (5'-ATCGAGATGTCCCATTTGCG-3'). Данные праймеры амплифицируют фрагмент контрольного региона (D-петли) длиной 458 п.н., соответствующий позициям 15411-1586 референсного митохондриального генома собаки (CanFam6, номер последовательности в NCBI GenBank SM023446.1) Постановку ПЦР проводили с использованием коммерческих наборов GenPack PCR MasterMix (Лаборатория Изоген, Москва, Россия) с соблюдением рекомендуемых производителем объёмов реакции. ПЦР проводили по следующей программе:

1. Первичная денатурация 95°C 10 минут.

2. 35 циклов:
 - а. Денатурация 95°C 30 секунд.
 - б. Отжиг 52°C 30 секунд.
 - с. Элонгация 72°C 30 секунд.
3. Финальная элонгация 72°C 10 минут.

Секвенирование по Сэнгеру в двух направлениях с использованием тех же праймеров проводили на капиллярном секвенаторе с использованием коммерческого сервиса в компании «Евроген» (Москва, Россия).

2.4.2 Обработка полученных сиквенсов

Выравнивание и вычитку полученных последовательностей проводили в пакете Geneious v10 (www.geneious.com). Определение гаплотипов проводилось при помощи программы DnaSP6 (Rozas *et al.*, 2017). Характеристика числа замен разных типов (транзиций и трансверсий) проводилась с использованием базовых функций среды R.

Расчёт показателей гаплотипического и нуклеотидного разнообразия и оценка значимости их различия между популяциями проводилась при помощи скрипта `genetic_diversity_diffs` (Alexander *et al.*, 2016) (https://github.com/laninsky/genetic_diversity_diffs) для среды R. Оценка значений популяционной дифференциации и индекса Таджимы (Tajima's D) проводилась в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Построение сети гаплотипов методом Median-Joining Network проводилось в программе PopART (Bandelt *et al.*, 1999). Визуализация результатов (за исключением сети гаплотипов) проводилась в среде R с использованием пакетов *tmap* (Tennekes, 2018), *ggplot2* (Wickham, 2016), *paletteer* (Hvitfeldt, 2021).

Для анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) особи были разделены на те же географические популяции, что и при анализе ядерных маркеров. Непосредственно AMOVA рассчитывали с использованием пакета *ade4* (Chessel *et al.*, 2004; Dray *et al.*, 2007; Dray, Dufour, 2007; Bougeard, Dray, 2018; Thioulouse *et al.*, 2018) для среды R.

Построение филогенетического дерева методом максимального правдоподобия проводилось при помощи веб сервиса IQ-TREE (Trifinopoulos *et al.*, 2016) с выбором оптимальной модели нуклеотидных замен при помощи Байесовского информационного критерия (Bayesian Information Criterion, BIC). Построение филогенетических деревьев методом Байесовского анализа проводилось при помощи пакета *babette* для среды R (Bilderbeek, Etienne, 2008), являющимся имплементацией алгоритмов BEAST2. В качестве аутгрупп использовались различные комбинации последовательностей исследуемого участка *Canis simensis* (номер последовательности в базе NCBI GenBank MT793779.1), *C. indica* (AY289975.1 и AY289973.1), и *C. himalayensis* (AY289988.1).

Для анализа изменчивости представителей рода *Canis* на территориях, с которых не имелось образцов, был произведён анализ ранее опубликованных последовательностей исследуемого участка. Сиквенсы из базы NCBI GenBank были загружены при помощи пакета *rentrez* для среды R (Winter, 2017) по запросам “db="nucleotide", term = "Canis lupus[ORGN] AND D-loop[FKEY]” (последовательности, обозначенные как принадлежащие представителям *Canis lupus* и содержащие в аннотации D-петлю). Отобранные последовательности были выравнены на полученное ранее выравнивание и использованы для построения филогенетического дерева. Список использованных последовательностей представлен в Приложении, Таблица 2.

2.5 Комбинированный анализ микросателлитных и митохондриальных маркеров

На основе данных о 198 особях с имеющимися генотипами и по митохондриальным, и по микросателлитным маркерам было описано распределение частот митохондриальных гаплотипов по выделенным на основе микросателлитных данных генетическим кластерам. Также был проведён анализ AMOVA для данной выборки по обоим типам маркеров с помощью функций пакета *pegas* для среды R (для стандартизации метода расчётов).

2.6 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка

Для анализа эффекта факторов среды на популяционную структуру волка были применены функции “genleastcoast” (для микросателлитных данных) и “gl.genleastcoast” (для митохондриальных данных) из пакетов *PopGenReport* и *dartR* (Gruber *et al.*, 2018; Mijangos *et al.*, 2022) соответственно. Функции имеют одинаковый принцип работы — для анализируемых популяций рассчитываются генетические дистанции (Jost’s D), евклидовы географические дистанции (расстояние между центроидами) между локальностями и «затратности» перемещения между ними (least cost path). Для последней операции используется так называемая «матрица сопротивления» (friction matrix) — растровый слой, содержащий информацию о «стоимости» перемещения животного через ячейку. На основе матрицы алгоритм находит оптимальный путь между центроидами популяций, перемещение по которому требует наименьших затрат. Значимость корреляции между полученными типами дистанций проверялась с помощью функций пакета *PopGenReport*: “wasserman” (partial Mantel test — тест Мантеля с коррекцией на дополнительную матрицу расстояний (Wasserman *et al.*, 2010)) и “lgrMMRR” (регрессионный анализ (Wang, 2013)).

Для данного анализа исследованные особи с помощью функции “dbscan” одноимённого пакета (Hahsler *et al.*, 2019; Hahsler, Piekenbrock, 2025) были разделены на географические кластеры так, чтобы особи внутри одного кластера располагались на расстояниях 100-150 км друг от друга. Обособленные от выделенных кластеров одиночные точки и небольшие (<5-15 в разных анализах) группы точек удалялись из анализа.

Матрица сопротивления была скомпонована из нескольких наборов данных. В качестве меры антропогенного воздействия использовалась оценка Human Footprint за 2009 год, загруженная в растровом формате при помощи пакета *geodata*. Для данных расчётов использовалась простейшая модель, при которой стоимость передвижения возрастает линейно с ростом индекса

антропогенного воздействия, т.е. дополнительных модификаций значений не проводилось. Кроме этого, учитывались водные препятствия — реки и озёра, данные о которых были загружены при помощи пакета *rnaturalearth*. Водным препятствиям была присвоена стоимость 50, что примерно соответствует верхней границе значений индекса антропогенного воздействия. Наконец, загруженные при помощи пакета *rnaturalearth* береговые линии использовались как непроходимые препятствия со «стоимостью» 10000.

2.7 Выявление гибридов с другими представителями рода *Canis*

2.7.1 Характеристика материала

Материалом для отработки методов выявления гибридных особей послужили десять образцов, предоставленных А.С. Мишиным, происходящих от особей, добытых на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника (далее Воронежский заповедник) в период 2016-2021 гг., а также предоставленный Ю.А. Яровенко образец от особи, добытой на территории Дахадаевского района Республики Дагестан в феврале 2022 г. Все особи имели нетипичную для волка морфологию — отличались окрасом, волосяным покровом и размером в разных комбинациях. Коллекторами было высказано предположение о возможном гибридном происхождении данных особей, в частности в результате скрещивания волка с шакалом. В качестве референтных образцов *C. lupus* использовались образцы, включённые 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, собранные в Азовском районе Ростовской области в январе 2022 г. и предоставленные В.В. Стахеевым (ЮНЦ РАН). В дальнейшем разработанные протоколы анализа были также применены для видовой идентификации двух канид, добытых в июне и октябре 2024 г. в Ковровском и Меленковском районах Владимирской области и предоставленных А.В. Давыдовым (ФГБУ ФНИЦ «Охота»). Обе особи

морфологически были предварительно идентифицированы как представители обыкновенного шакала, *C. aureus*, при этом были добыты далеко за пределами ареала, занимаемого устойчивой популяцией этого вида. Материал для данных образцов был представлен фрагментами языка, отобранными от замороженных цельных тушек.

2.7.2 Выделение ДНК

Протокол выделения ДНК для особей канид из Воронежской области, республики Дагестан и Ростовской области соответствовали описанному в разделе 2.2 настоящей диссертации. ДНК из образцов, добытых во Владимирской области, выделяли с использованием наборов DiaTom DNAPrep (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) в соответствии с протоколом производителя, время лизиса составило три часа. Обезжиривание тканей данных образцов не требовалось и не проводилось.

2.7.3 Определение видовой принадлежности по мтДНК

Постановка видового диагноза по материнской линии проводилась путём секвенирования фрагмента гена цитохрома *b* (*cyt b*) длиной 401 п.н. с использованием праймеров MVZ04 (5'-GCAGCCCCTCAGAATGATATTTGTCCTC-3') и MVZ05 (5'-CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG-3') (Smith, Patton, 1991). Выбор данного фрагмента, а не фрагмента контрольного региона, использованного в популяционно-генетической части работы, обусловлен его большей консервативностью, что облегчает видовую идентификацию. Постановку ПЦР проводили с использованием коммерческих наборов GenPack PCR MasterMix (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) с соблюдением рекомендуемых объёмов реакции. ПЦР проводили по следующей программе (протокол по (Хейдорова и др., 2018)):

1. Первичная денатурация 94°C 3 минуты.
2. 40 циклов:
 - а. Денатурация 94°C 1 минута.

- б. Отжиг 45°C 1 минута.
- с. Элонгация 72°C 1 минута.

3. Финальная элонгация 72°C 4 минуты.

Секвенирование амплифицированных фрагментов проводилось с использованием сервисов компании “Евроген” (Москва, Россия) с использованием «прямого» праймера MVZ04.

2.7.4 Определение видовой принадлежности по Y-хромосоме

Для установки видового диагноза по отцовской линии использовались интроны генов цинковых пальцев *ZfY* и *ZfX*, локализованных на Y- и X-хромосомах, соответственно. У представителей *S. aureus* отсутствует имеющаяся у собак и волков инсерция в гене *ZfY*, что позволяет дифференцировать эти виды с помощью простой технологии ПЦР-амплификации и последующего электрофореза. Для одновременной амплификации фрагментов *ZfY* и *ZfX* использовали праймеры 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). Постановку ПЦР проводили с использованием коммерческих наборов GenPack PCR MasterMix (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) с соблюдением рекомендованных объёмов реакции. ПЦР проводили по следующей программе:

- 1. Первичная денатурация 95°C 5 минут.
- 2. 35 циклов:
 - а. Денатурация 95°C 30 секунд.
 - б. Отжиг 55°C 30 секунд.
 - с. Элонгация 72°C 2 минуты.
- 3. Финальная элонгация 72°C 10 минут.

Данный анализ служил для установления половой принадлежности особей и первичного видового диагноза. Подтверждение диагноза проводилось с использованием праймеров YintF2 (5'-GCACTGCTAAATCAACCAC-3'), YintR (5'-CAAGTTCTGCTTTGGTTCT-3')

и Yint2-335 (5'-GTCCATTGGATAATTCTTTCC-3'), разработанных для целенаправленного выявления присутствия делеции в гене *ZfY* (Galov *et al.*, 2014). Место гибридизации праймера YintF2 находится в упомянутой инсерции, поэтому в её отсутствии наблюдается один амплифицированный фрагмент, а при её наличии — два (один за счёт отжига праймеров Yint2-335 и YintR; второй за счёт отжига праймеров YintF2 и YintR). Постановку ПЦР проводили с использованием коммерческих наборов GenPack PCR MasterMix (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) с соблюдением рекомендованных объёмов реакции. ПЦР проводили по следующей программе:

1. Первичная денатурация 95°C 15 минут.
2. 35 циклов:
 - a. Денатурация 94°C 40 секунд.
 - b. Отжиг 55°C 50 секунд.
 - c. Элонгация 72°C 1 минута.
3. Финальная элонгация 72°C 10 минут.

Для разделения продуктов ПЦР применялся электрофорез в полиакриламидном геле с использованием размерного стандарта 1 кб производства компании «Сибэнзим» (Новосибирск, Россия).

2.7.5 Определение видовой принадлежности по аутосомным маркерам

Выявление событий гибридизации по аутосомным маркерам было проведено с использованием набора локусов и протоколов, приведённых в разделе 2.3.1. данной диссертации. Для выявления гибридных особей использовалась программа NewHybrids 1.1 (Anderson, Thompson, 2002) со стандартными параметрами и числом итераций 1000000. Для целей анализа референсные особи были классифицированы как представители чистого вида (волк или шакал). Предполагаемые гибриды, которые по обоим

унипарентальным маркерам были определены как волки, были также отмечены как представители волков.

Так как выявление гибридных особей является острой проблемой для ООПТ (как видно на примере Воронежского заповедника), в рамках диссертационной работы также была проведена валидация на широкой выборке волков, собак, шакалов и предполагаемых гибридов тестовой системы из двух однонуклеотидных полиморфизмов (Кипень и др., 2023), которая может быть использована для первоначального диагностирования видовой принадлежности в лабораториях ООПТ, так как не требует сложного оборудования. Система состоит из двух локусов с возможными генотипами Т и С 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 *TaiI* (*ADCY8*) и *TaqI* (*RYR3*) в соответствии с протоколами производителя.

2.7.6 Выявление гибридов методом краниометрического анализа

В ходе проведения краниологического анализа были получены 3D-сканы 10 черепов предполагаемых волко-шакальных гибридов из коллекции Воронежского государственного заповедника. В качестве референсных образцов были использованы сканы 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 им. Северцова РАН, предоставленные А.Б. Савинецким (список образцов см. в Таблице 3 Приложения). Сканирование черепов проводилось при помощи оптического сканера RangeVision Neo (RangeVision, Москва, Россия). Непосредственно сравнительный анализ черепов методом

геометрической морфометрии проводился в пакете *Geomorph* (Collyer, Adams, 2018; Vaken *et al.*, 2021; Adams *et al.*, 2024; Collyer, Adams, 2024) для среды R.

В связи с тем, что не все сканированные черепа имели полную структурную целостность (у одного из черепов из Воронежского заповедника отсутствовали височные дуги), были проведены два независимых морфометрических анализа. Первый был проведен с использованием пяти фиксированных (установленных вручную) опорных точек (наиболее роstralная точка соприкосновения носовых костей, крайние точки надглазничных отростков, наиболее задние точки мышечков) и 500 сгенерированных автоматически опорных точек. Второй анализ был проведен с использованием девяти фиксированных опорных точек (приведенные выше, а также наиболее внешние точки височных дуг в месте их максимальной ширины, начальная и наиболее задняя точки сагиттального гребня) и 2000 сгенерированных автоматически опорных точек. На основе полученных точек были проведены нормализация черепов по размеру и анализ методом главных компонент (PCA).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1 Анализ микросателлитных локусов

3.1.1 Характеристика генотипов

После исключения особей и локусов с долей отсутствующих данных выше принятых пороговых значений для дальнейшего анализа оказались доступны данные по 829 особям и 22 локусам. По результатам оценки отклонения от равновесия Харди-Вайнберга, индекса фиксации и частоты нуль-аллелей из дальнейшего анализа были исключены также локусы *АНТ126* и *2006*, так как по ним наблюдались отклонения по всем трём параметрам в половине или более географических популяций. Таким образом, итоговый набор данных составил 829 особей, генотипированных по 20 локусам (*2137*, *2010*, *СХХ253*, *vWf*, *2079*, *РЕZ03*, *АНТ119*, *2201*, *2096*, *СХХ250*, *СХХ225*, *2140*, *2054*, *2168*, *2159*, *АНТ138*, *СХХ123*, *СХХ204*, *АНТ106*, *2001*).

3.1.2 Оценка влияния близкородственных особей на популяционную структуру

По результатам сравнения методов оценки коэффициентов родства (r) наиболее сильная корреляция между ожидаемыми и наблюдаемыми показателями (0.892) наблюдалась по индексу Wang. Индексы Li и Queller–Goodnight показали практически идентичные значения корреляции ~ 0.89 , а индекс Lynch–Ritland – наименьшее значение $r = 0.819$. На основании этих результатов для дальнейших расчетов был использован индекс Wang.

Простая линейная регрессия показала значимую корреляцию между индексов родства и расстоянием ($p < 0.001$; индекс корреляции Спирмена -0.159), которая, однако, объясняла лишь малую часть изменчивости – $R^2 = 0.028$. Учитывая высокую территориальность волка и особенности семейной структуры, мы ожидали увидеть более выраженные зависимости при рассмотрении ступенчатой регрессии. Были идентифицированы две

точки преломления — 652.83 и 153.11 км. (ст. ошибка 16.19 и 6.47 км, соответственно). Во всех случаях точки преломления имели статистическую значимость ($p < 0.001$; приблизительное значение на основе bootstrap анализа).

На основе полученных точек преломления были рассчитаны линейные модели для расстояний менее 120 км; от 120 до 633 км; и более 633 км. Во всех трёх случаях модели имели высокий уровень статистической значимости ($p < 0.001$). Значения R^2 для данных моделей составили 0.027, 0.005 и 0.008. Коэффициенты корреляции Спирмена составили -0.145, -0.070, -0.086 для координат со внесённым случайным шумом.

Схожие результаты наблюдались при анализе пространственной автокорреляции — наибольшие значения r наблюдались на дистанциях до 25 км (0.131), далее они снижались до 0.047 на отметке 150 км, сохраняясь на этом уровне вплоть до 500 км, после чего наблюдалось ещё одно снижение и потеря статистически значимого отклонения от 0 на отметке в 1600 км. Тест Мантеля показал значимую корреляцию между генетическими и географическими дистанциями ($p < 0.001$, $R^2 = 0.016$ для реальных и 0.031 для логарифмированных географических расстояний).

Для получения сокращённого набора генотипов из анализа были исключены 124 особи, таким образом, размеры сокращённого набора данных составили 614 особей, не являющихся близкими родственниками.

При анализе обоих наборов генотипов наблюдался консенсус между всеми 10 итерациями STRUCTURE вплоть до $K=3$. В обоих случаях наблюдалось отклонение одной итерации от консенсуса для $K=4$ и $K=6$ (в последнем случае при анализе полного набора генотипов также наблюдались лёгкие отклонения для четырёх итераций). Для $K=5$ наблюдалось отклонение от консенсуса двух итераций при анализе полного набора генотипов, но не при анализе сокращённого. Для $K=7$ число итераций с отклонением от консенсуса составило пять и три для полного и сокращённого наборов генотипов, соответственно.

При сравнении результатов распределения особей по генетическим кластерам на основе полного и сокращённого наборов генотипов также наблюдались различия, не ассоциированные с расхождениями между результатами итераций STRUCTURE. Так, при использовании сокращённого набора генотипов при $K=6$ популяции Волго-Вятского региона объединялись в один, обособленный от популяций севера и северо-запада европейской части России, кластер, в который также вошли приуральские популяции и некоторые популяции Западной Сибири. Этого выделения не наблюдалось при использовании полного набора генотипов. По причине наличия таких значительных различий, именно $K=6$ было выбрано для сравнения значений популяционно-генетических параметров.

Результаты анализа внутривидовой изменчивости для шести генетических кластеров приведены в таблице 2. Примечательно, что наблюдались минимальные различия в значениях показателей внутривидовой генетической изменчивости для полного и сокращённого наборов генотипов. Наибольшие изменения наблюдались по общему и эффективному числу аллелей для первого и шестого кластеров, что, вероятно, связано с перераспределением особей из одного в другой. Для большинства других параметров разница между значениями для полного и сокращённого наборов генотипов находилась в пределах двух стандартных ошибок.

Таблица 2 — Показатели внутривидовой изменчивости для каждого кластера, рассчитанные по полному и сокращённому наборам генотипов

Кластер		N	N_A	N_E	H_O	H_E	F
1 полный	Среднее	212.75	11.30	5.71	0.68	0.80	0.16
	S.E.	1.36	0.91	0.44	0.02	0.02	0.02
1 сокращённый	Среднее	96.30	9.90	5.43	0.71	0.80	0.11
	S.E.	1.03	0.71	0.41	0.02	0.01	0.02
Разность		116.45	1.40	0.28	-0.03	0.01	0.05

Кластер		N	N_A	N_E	H_O	H_E	F
2 полный	Среднее	186.65	10.70	5.37	0.67	0.79	0.15
	S.E.	2.19	0.77	0.44	0.02	0.02	0.02
2 сокращённый	Среднее	161.25	10.70	5.46	0.67	0.79	0.15
	S.E.	1.87	0.81	0.45	0.02	0.02	0.02
Разность		25.40	0.00	-0.08	0.00	0.00	0.00
3 полный	Среднее	91.40	8.75	4.56	0.68	0.76	0.10
	S.E.	1.26	0.66	0.30	0.02	0.02	0.02
3 сокращённый	Среднее	80.05	8.65	4.63	0.68	0.76	0.11
	S.E.	0.94	0.63	0.31	0.02	0.02	0.02
Разность		11.35	0.10	-0.07	0.00	0.00	-0.01
4 полный	Среднее	108.70	9.55	5.20	0.67	0.79	0.15
	S.E.	1.26	0.65	0.35	0.03	0.02	0.04
4 сокращённый	Среднее	106.60	9.75	5.36	0.66	0.80	0.17
	S.E.	1.03	0.63	0.36	0.03	0.01	0.04
Разность		2.10	-0.20	-0.16	0.01	-0.01	-0.02
5 полный	Среднее	68.30	8.60	4.59	0.69	0.76	0.08
	S.E.	0.42	0.54	0.35	0.02	0.02	0.03
5 сокращённый	Среднее	61.85	8.55	4.63	0.70	0.76	0.08
	S.E.	0.28	0.54	0.35	0.02	0.02	0.03
Разность		6.45	0.05	-0.04	0.00	0.00	0.00
6 полный	Среднее	41.40	7.20	4.51	0.64	0.75	0.14
	S.E.	0.22	0.55	0.34	0.02	0.02	0.03
6 сокращённый	Среднее	85.80	10.00	5.66	0.65	0.79	0.17
	S.E.	0.51	0.74	0.48	0.02	0.02	0.02
Разность		-44.40	-2.80	-1.15	-0.02	-0.05	-0.03

Примечание: N_a — среднее число аллелей на локус; N_e — число эффективных аллелей; H_O — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_E — средняя ожидаемая гетерозиготность; F — внутривидовой индекс фиксации; S.E. — стандартная ошибка.

Оценка генетических дистанций между популяциями показала, что в большинстве пар при анализе полного набора генотипов полученные

значения больше, чем при анализе сокращённого набора (Таблица 3). Наибольшая разница в полученных значениях наблюдалась между 5 и 6, а также между 1 и 6 кластерами (0.08), что, вероятно, связано с перераспределением особей между кластерами. Для двух пар наблюдалось повышение значений генетических дистанций при использовании сокращённого набора генотипов (1 и 2; 1 и 5 кластеры).

Таблица 3 — Генетические дистанции между кластерами, рассчитанные по полному (ниже диагонали) и сокращённому (выше диагонали) наборам генотипов

Кластер	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.151	0.243	0.123	0.214	0.104
2	0.136	0.000	0.216	0.124	0.110	0.133
3	0.260	0.225	0.000	0.243	0.187	0.292
4	0.139	0.148	0.252	0.000	0.207	0.115
5	0.205	0.120	0.188	0.230	0.000	0.214
6	0.186	0.207	0.370	0.253	0.297	0.000

Средняя оценка числа мигрантов на поколение по всем популяциям составило 5.71 ± 0.43 для полного набора генотипов и 7.16 ± 0.51 для сокращённого набора.

3.1.3 Анализ популяционно-генетической структуры

Для финального анализа из набора данных были исключены пары и группы близкородственных особей общим числом 141 индивидуум и три локуса (СХХ123, 2006 и АНТ126), для которых наблюдалось присутствие нуль-аллеля, отклонение от равновесия Харди-Вайнберга и отклонение индекса фиксации от 0 для более половины популяций (4, 5 и 5 соответственно). Таким образом, итоговый набор данных включал в себя 688 особей и 19 локусов. По результатам анализа кривой генотипов медиана

числа мультилокусных генотипов достигала максимального числа (количества исследуемых особей) уже при 10 локусах. Медиана значения PIC по всем популяциям составила 0.80; минимальное значение — 0.66 (СХХ204); максимальное — 0.88 (2159, 2201). Таким образом, полученный набор генотипов обладает достаточной информативностью для проведения дальнейших анализов.

Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) показал значимую дифференциацию для популяций ($p < 0.01$). При этом на географическую межпопуляционную дифференциацию приходится лишь 5% генетической дисперсии ($\Phi_{iRt} = 0.0548$). Расчётные значения показателей межпопуляционной дифференциации приведены на рисунке 3. Бутстрэп-значение для D_{EST} составило 0.1319 (95% доверительный интервал: 0.122-0.142).

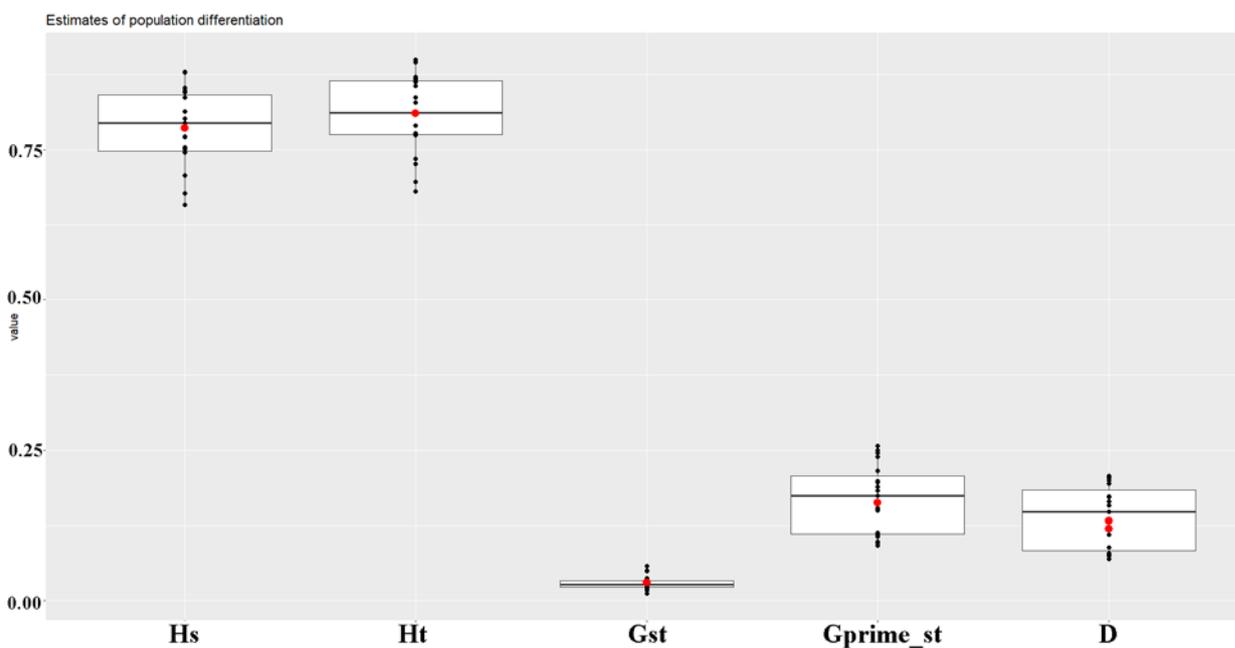


Рисунок 3 — Основные показатели популяционной дифференциации: Hs — гетерозиготность с популяционной структурой; Ht — гетерозиготность без популяционной структуры; Gst — коэффициент генной дифференциации Нея; Gprime_st — коэффициент генной дифференциации Хендрика; D — коэффициент генной дифференциации Джоста.

Изоляция расстоянием. Тест Мантеля показал значимую ($p=0.01$) зависимость генетических дистанций от расстояния между особями. R^2 составил 0.011 при использовании неизменённых географических расстояний и 0.019 при логарифмировании расстояний.

Байесовский анализ популяционной структуры. Вплоть до $K=4$ наблюдался консенсус между всеми 10 итерациями STRUCTURE для каждого K (Рисунок 5). При $K=2$ наблюдалось выделение европейского и берингийского кластеров, где последний наиболее выражен в популяции Чукотки, и его влияние ослабевает при движении на запад. При $K=3$ происходит выделение чукотской популяции в отдельный кластер. Остальная исследуемая территория при этом делится на два кластера (европейский и сибирский) примерно по линии Омск — Астана. При $K=4$ выделяется кластер, преимущественно занимающий территорию Якутии и севера Красноярского края, с отдельными «очагами» в Южной и Западной Сибири. При этом кластер, занимающий Зауралье и Южную Сибирь, распространяется на запад по территории Казахстана, с проявлениями вплоть до Кавказа (Рисунок 6). При $K=5$ происходит выделение в отдельный кластер группы приуральских популяций, которые также включают в себя популяции Казахстана к югу от Урала. При $K=6$ в отдельный кластер выделяются популяции юга европейской части России — от Кавказа до линии Смоленск – Калуга – Рязань, а также популяций западного Казахстана. При $K=7$ в отдельный кластер выделяются выборки практически со всей территории Казахстана, за исключением отдельных особей в крайних восточных и западных регионах; этот же кластер включает в себя небольшую выборку севернее Омска. При $K=8$ происходит выделение в отдельный кластер популяции Курганской области и перераспределение особей между «Уральским» и «Казахстанским» кластерами. Стоит также отметить, что при $K=8$ наблюдается консенсус для всех 10 итераций STRUCTURE. При $K=9$ разделяются популяции юга центральной России и непосредственно Кавказа и Предкавказья. Наконец, при $K=10$ в отдельный

кластер выделяются небольшие отдельные группы особей, отделённые друг от друга значительными расстояниями. Оптимальное число K по методу Эванно (дельта K) — 2; по методу Peuchmaille — 4 (MedMed K и MedMean K) или 5 (MaxMed K и MaxMean K) (Рисунок 4).

Дополнительный индивидуальный анализ STRUCTURE для кластеров, выделенных при $K=7$, показал отсутствие внутри них локальной популяционной структуры — оптимальным числом кластеров по методу Peuchmaille для всех анализов являлось 1. Метод дельта K не способен показать $K=1$ в качестве оптимального. При этом на больших значениях K выделялись отдельные группы более схожих между собой особей, что, вероятно, может объясняться остаточным влиянием семейной структуры (родство второй и более степеней).

Включение плотности лесного покрова в расчёт пространственной экстраполяции вероятностей отнесения к генетическим кластерам не привело к значимому изменению полученных результатов. По этой причине в рамках работы приводятся результаты только для анализа без ковариантной величины, как более удобные для восприятия. При этом стоит отметить, что полученные результаты экстраполяции для территорий, не охваченных напрямую анализом (т.е. для которых отсутствуют пробы), стоит воспринимать как обладающие определённой долей условности.

При проведении DAPC-анализа с географическими популяциями наблюдается значительное обособление Чукотской популяции по первой компоненте, в то время как вторая компонента примерно соответствует оси запад — восток для остальных популяций, между которыми наблюдается значительное перекрытие. Схожая картина наблюдается и для анализа с выделением географических кластеров (оптимальным числом кластеров в данном случае является 5) (Рисунок 7).

Индекс Гарзы – Вильямсона (таблица 4) демонстрировал стабильно высокие значения как при анализе на макро-масштабе, так и при рассмотрении локальных популяций. Для всех выделенных генетических

кластеров показатели индекса соответствуют таковым для стабильной популяции. Основные показатели генетической изменчивости для $K=4, 5$ (оптимальные по Puechmaille) и 7 (наиболее близкое по делению к экологическим зонам число кластеров) приведены в таблице 5.

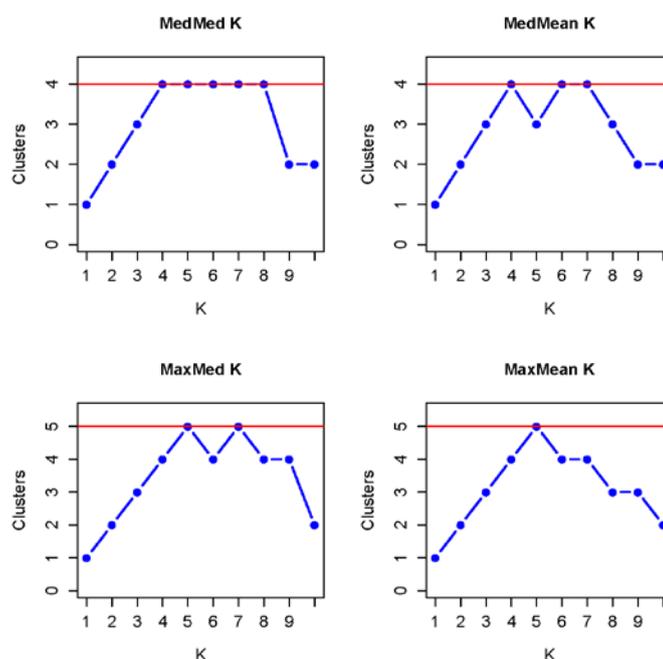


Рисунок 4 — Показатели Puechmaille для оптимального количества K .

Таблица 4 — Средние показатели индекса Гарзы – Вильямсона для выявленных генетических кластеров (строки соответствуют различному числу K , столбцы — генетическим кластерам)

	C11	C12	C13	C14	C15	C16	C17	C18	C19	C110
K2	0.971	0.961								
K3	0.973	0.946	0.880							
K4	0.957	0.932	0.878	0.911						
K5	0.914	0.933	0.879	0.905	0.946					
K6	0.921	0.925	0.862	0.903	0.925	0.904				
K7	0.921	0.907	0.882	0.903	0.913	0.900	0.895			
K8	0.917	0.917	0.863	0.898	0.897	0.889	0.872	0.866		
K9	0.889	0.917	0.863	0.898	0.896	0.891	0.869	0.860	0.879	
K10	0.873	0.912	0.860	0.898	0.884	0.885	0.876	0.842	0.875	0.923

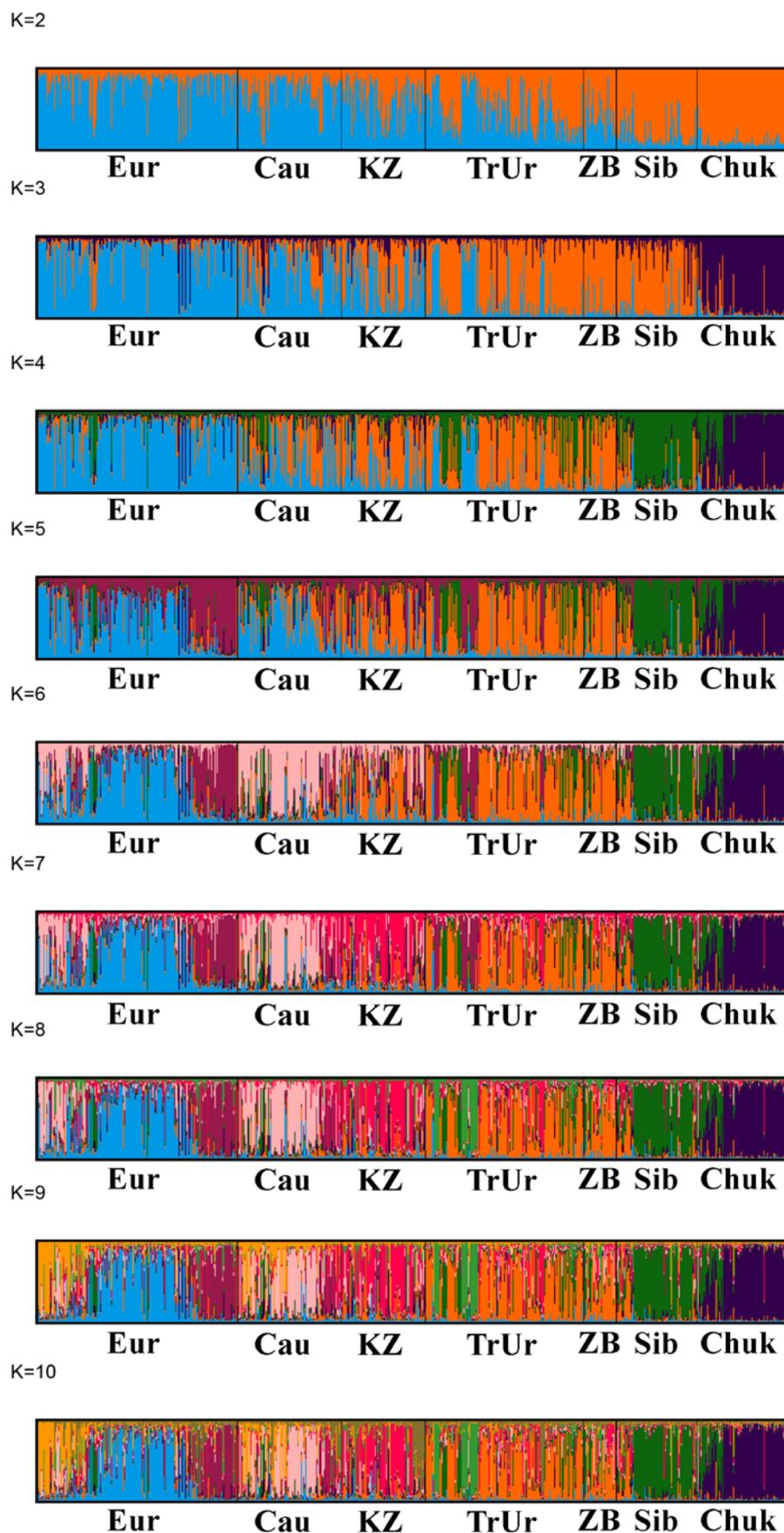
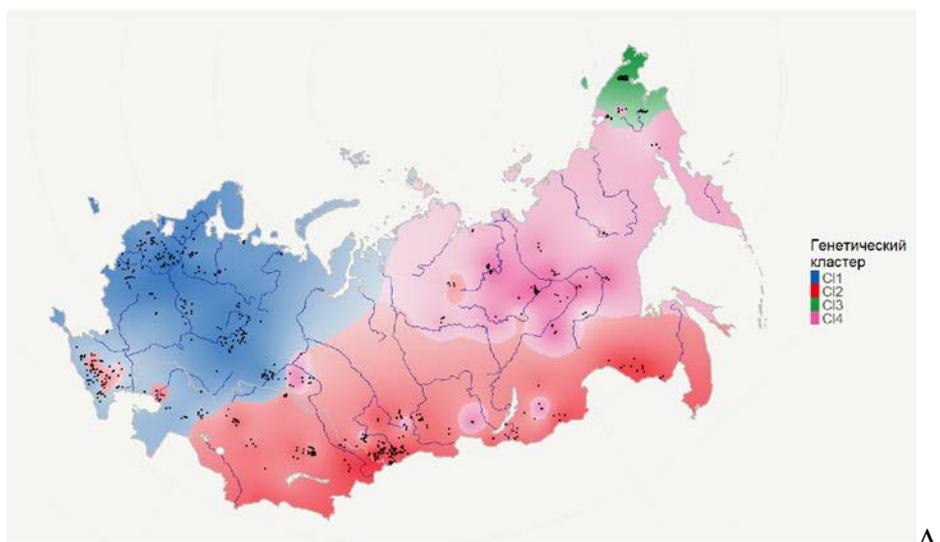
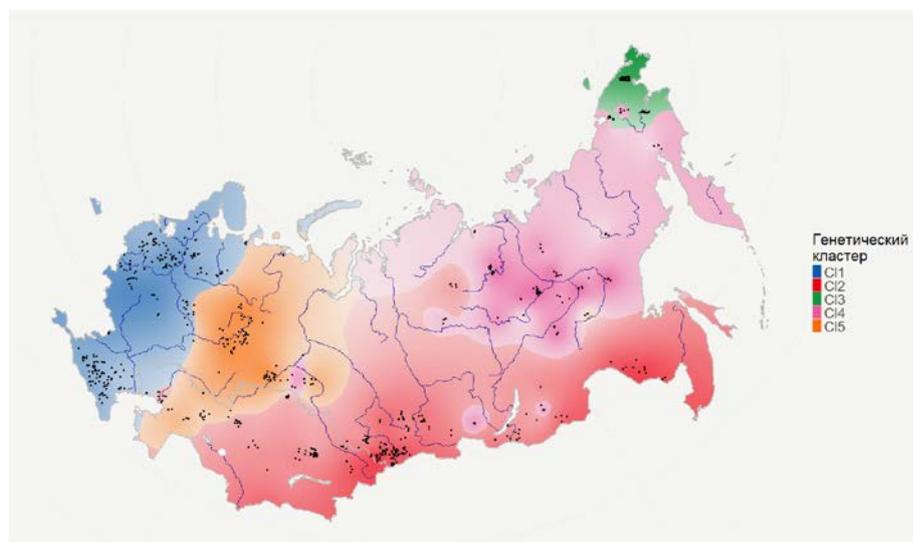


Рисунок 5 — Результаты байесовского анализа популяционной структуры.



А



Б



В

Рисунок 6 — 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.

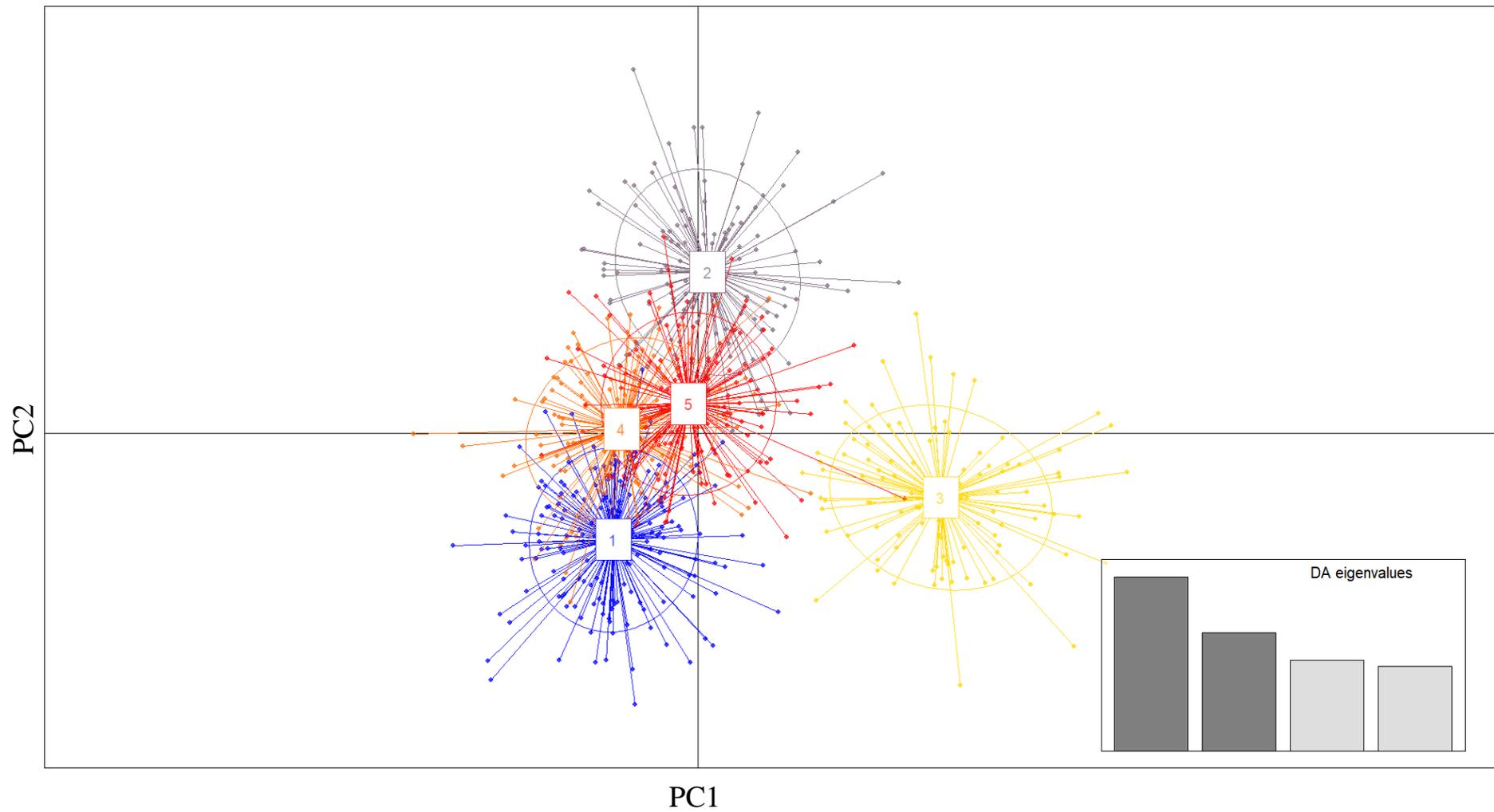


Рисунок 7 — Результаты DAPC анализа для пяти выделенных кластеров.

Таблица 5 — 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
	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 — число эффективных аллелей; I — индекс Шеннона; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; uH_e — несмещённая оценка ожидаемой гетерозиготности; F внутривидовой индекс фиксации; A_r — аллельное богатство.

3.2 Анализ митохондриальных данных

По результатам секвенирования было получено выравнивание длиной 314 п.н. для 293 образцов. Среди них было выделено 83 гаплотипа, из которых 33 были представлены двумя и более наблюдениями. Из 314 нуклеотидных позиций 261 оказалась мономорфной, 16 демонстрировали единичный полиморфизм (в одном гаплотипе) и 37 полиморфизм во множестве гаплотипов. В 42 позициях наблюдалось присутствие транзиций по крайней мере между двумя последовательностями, в 26 — трансверсий. При построении сети по всем 83 гаплотипам несколько гаплотипов, представленных единичными наблюдениями, оказались значительно удалены от основного массива (5-11 замен от ближайшего гаплотипа). Для этих последовательностей был проведён поиск по базе NCBI GenBank с использованием сервиса BLAST для проверки возможной принадлежности их к близким видам, что не было подтверждено (наиболее близкие совпадения в базе GenBank были обозначены как представители *Canis lupus s.l.*). Вполне вероятно, что данные гаплотипы могут представлять собой представителей домашних собак, ошибочно или преднамеренно выданных охотниками за добытых волков, однако достоверно показать это с использованием применённых в данном исследовании маркеров не представляется возможным.

Полученные в рамках исследования гаплотипы загружены в базу NCBI GenBank под номерами PZ099934-PZ100016.

При построении сети гаплотипов без единичных наблюдений, сеть имела преимущественно линейный вид с тремя наиболее частыми гаплотипами (1, 4, 19), все из которых представлены в нескольких популяциях. При этом ряд популяций, для которых выборка была ограничена, представлены практически исключительно единичными гаплотипами. Так, восемь из пятнадцати присутствующих на Чукотке гаплотипов были описаны по единичным образцам. По этой причине анализ

географического распределения гаплогрупп было решено провести по полному набору гаплотипов.

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 6. Для европейской популяции наблюдалось значимо меньшее гаплотипическое разнообразие в сравнении с другими популяциями ($p = 0.002-0.02$) кроме казахстанской. По уровню нуклеотидного разнообразия значимых различий не наблюдалось.

Положительные значения индекса Таджимы (свидетельствующие о недавнем снижении численности популяции) наблюдались для европейской и казахстанской популяции (стоит отметить малый размер выборки для Казахстана). Для остальных популяций наблюдались отрицательные значения, указывающие на рост численности. При этом ни для одной из популяций не наблюдалось статистической значимости для отклонения индекса от нуля (наиболее приближенные к значимости показатели наблюдались для популяции Забайкалья — $p = 0.07$).

Для европейской популяции наблюдалась статистически значимая дифференциация от всех других популяций (кроме Казахстана, который не рассматривался в данном анализе в связи с малой выборкой) (таблица 7). Для кавказской популяции не наблюдается значимой дифференциации от забайкальской популяции. Для зауральской — от забайкальской и сибирской. Для забайкальской — от сибирской и чукотской. Для сибирской — от чукотской, зауральской и забайкальской.

Таблица 6 — 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)

Таблица 7 — Наличие (+) или отсутствие (-) статистически значимой дифференциации между географическими популяциями

	Eur	Cau	TrUr	ZB	Sib
Cau	+				
TrUr	+	+			
ZB	+	-	-		
Sib	+	+	-	-	
Chuk	+	+	+	-	-

Оптимальной моделью нуклеотидных замен на основе Байесовского критерия была выбрана TPM2 с определением частоты аллелей по данным (параметр IQTree +F), инвариабельными позициями (+I) и классами скорости мутирования по Гамма модели (+G4) (Yang, 1994). Однако деревья, построенные методом ML, не позволили получить сколько-нибудь стабильного разрешения филогенетической структуры гаплотипов с максимальными значениями бутстрепов ~50-60 и высокой пертурбацией ветвей между запусками анализа.

Более стабильные результаты удалось получить с помощью байесовского метода построения деревьев с использованием GTR модели нуклеотидных замен. При построении дерева с использованием только представителей *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 8).

При этом при включении в построение дерева последовательностей от *C. simensis*, *C. himalayensis* и *C. indica* поддержка разделения *C. lupus* на две ветви падала до уровня ниже 60% (Рисунок 9).

Для целей филогеографического анализа были выделены в отдельные группы (S1-S5) ряд гаплотипов, формирующих на сети терминальные структуры. Однако, ни одна из выделенных групп не демонстрировала существенной географической дифференциации, а распределение гаплотипов демонстрировало скорее клинальный характер (Рисунки 10, 11).

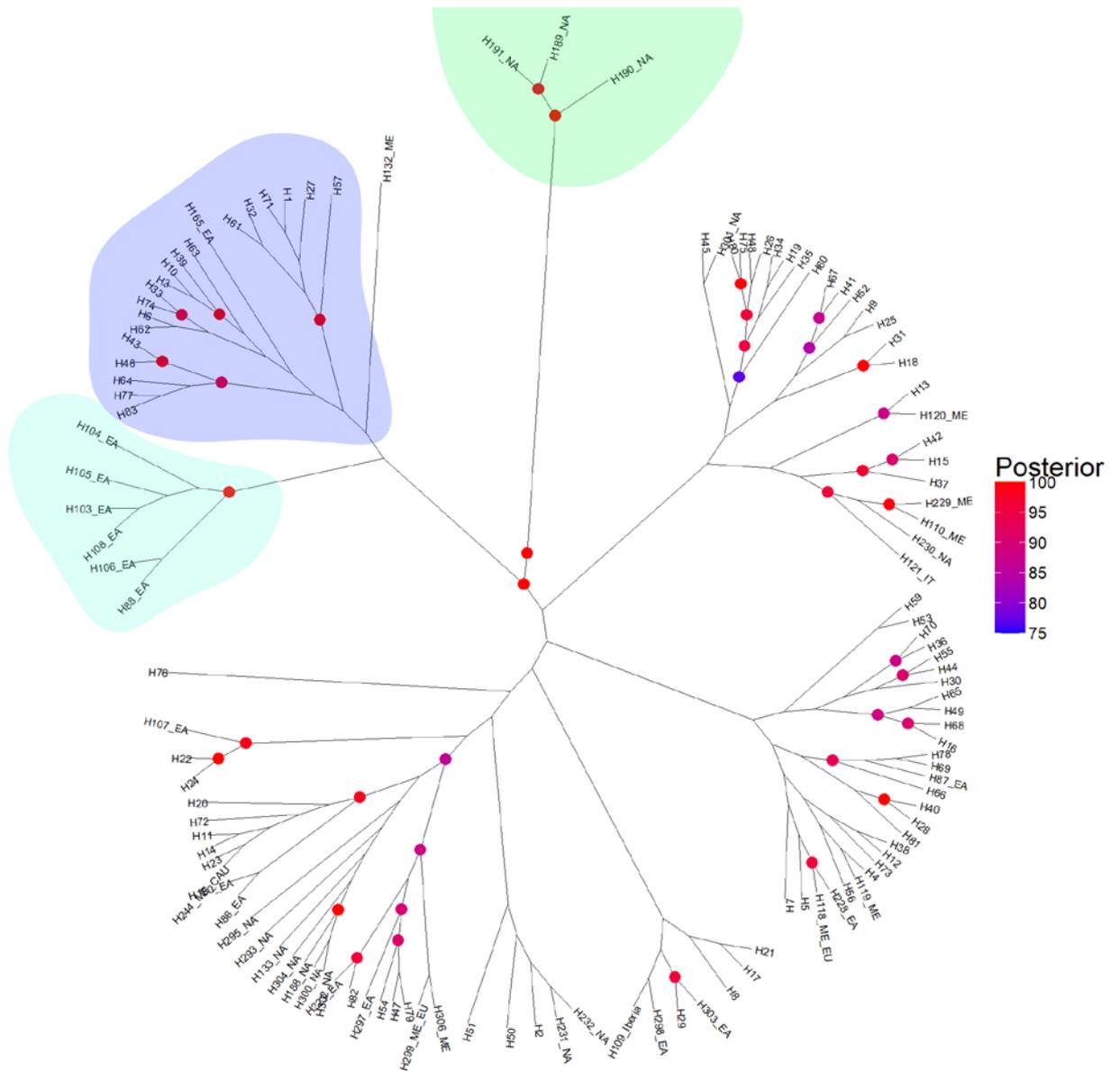


Рисунок 8 — Филогенетическое дерево, построенное методом Байесовского анализа. Светло-зелёным цветом выделены последовательности, принадлежащие *S. lycaon*; бирюзовым — японским волкам; синим — дивергирующая линия *S. lupus*. Цветом на узлах дерева показана степень поддержки (Posterior probability).

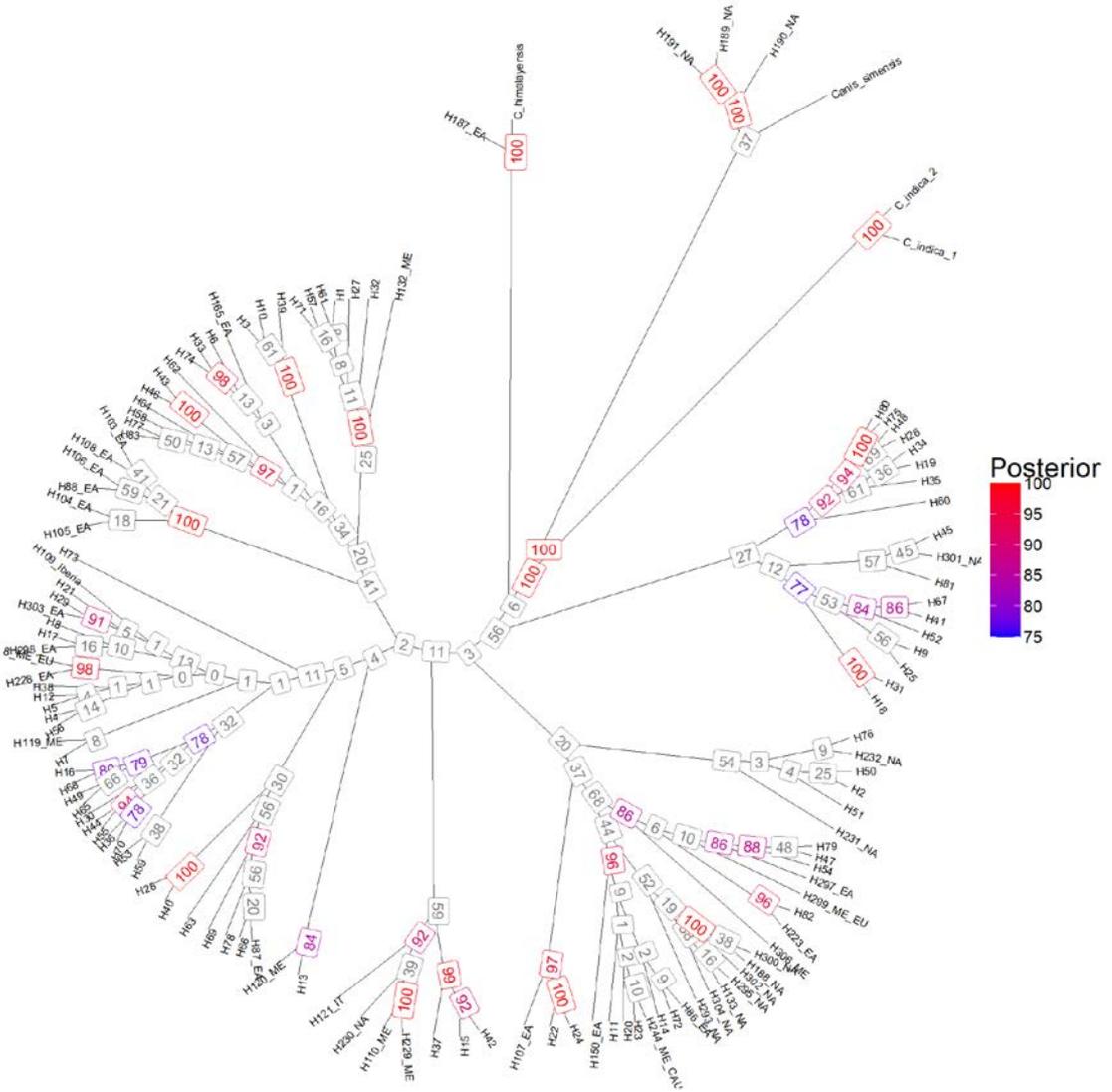


Рисунок 9 — Филогенетическое дерево, построенное методом Байесовского анализа с включением последовательностей *C. himalayensis* и *C. indica*. Цветом и цифрами в узлах обозначена степень поддержки.

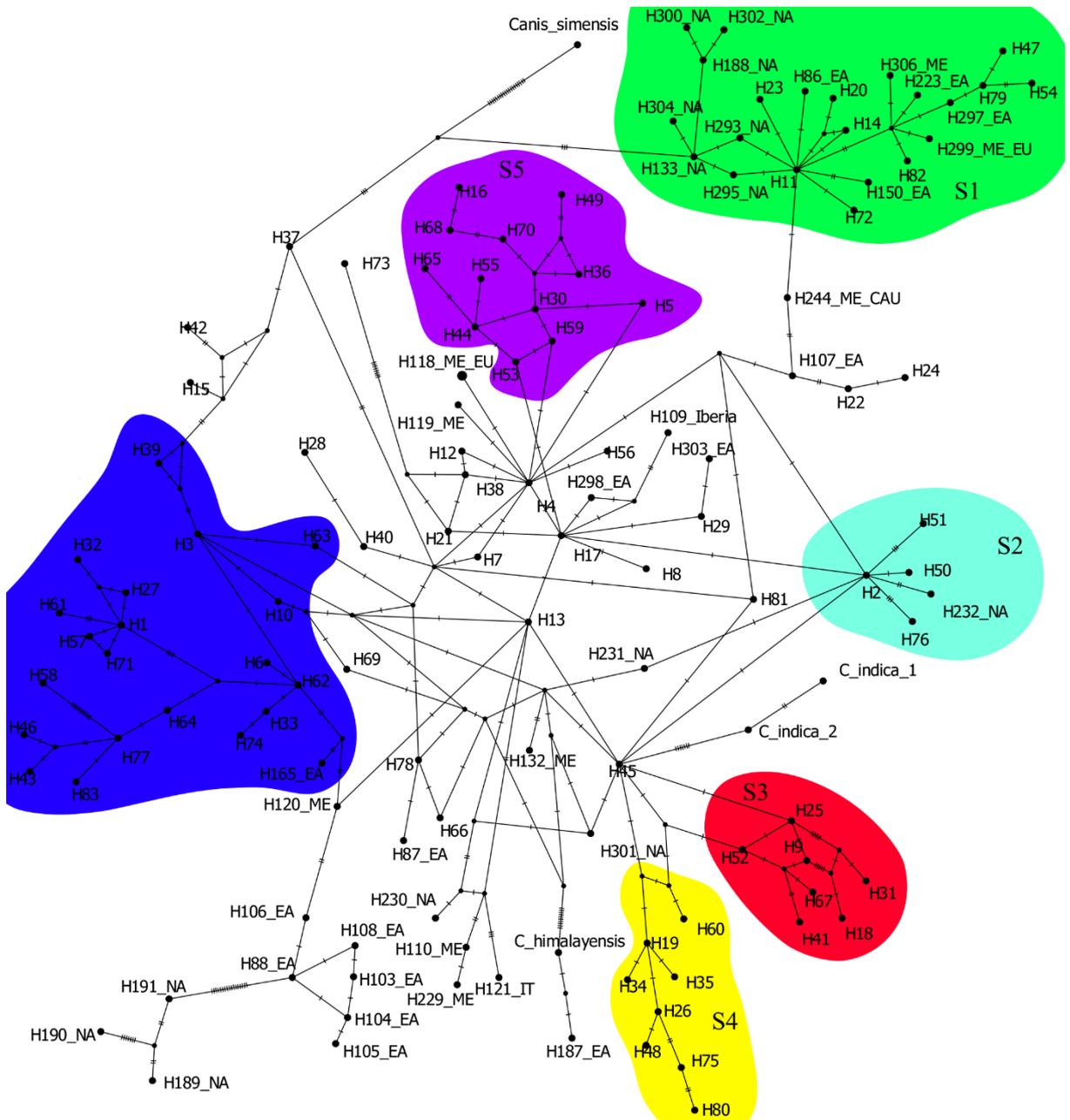


Рисунок 10 — Сеть гаплотипов, полученная методом Median Joining. Цветом выделены гаплогруппы.

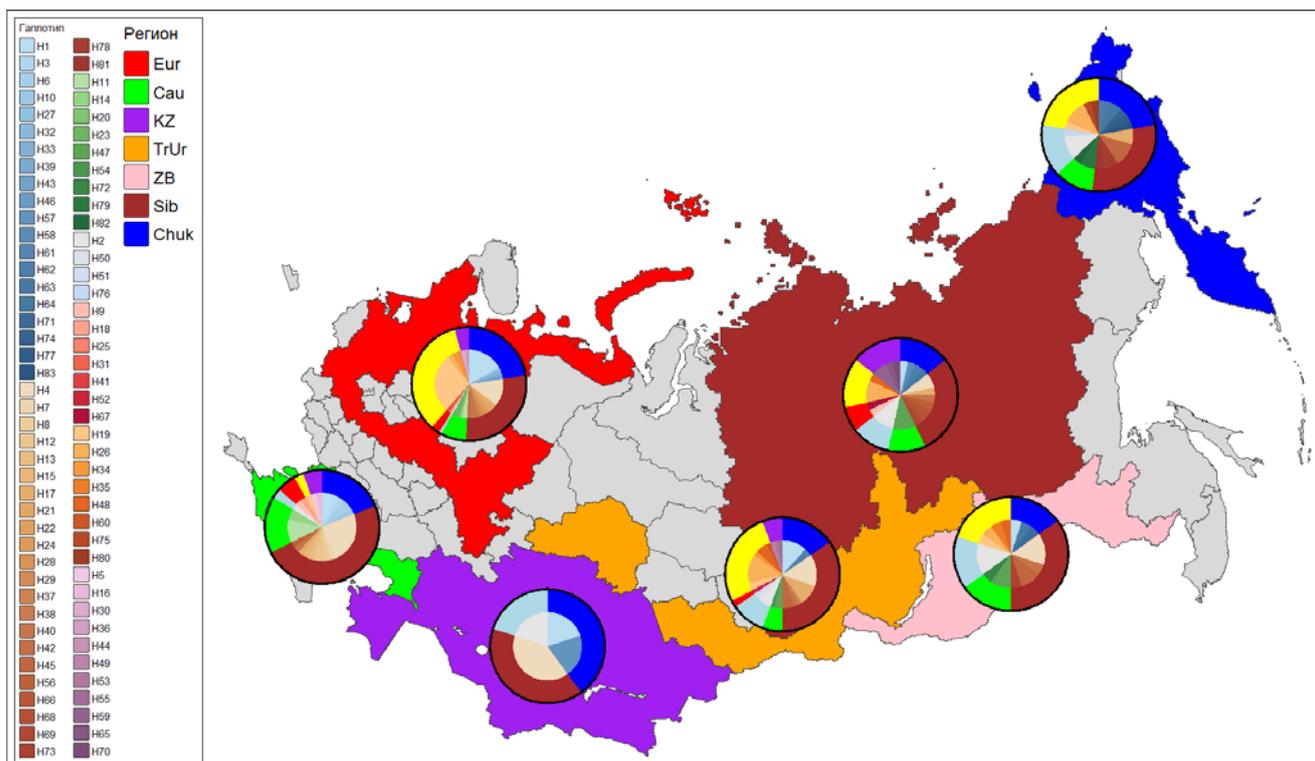


Рисунок 11 — Распределение гаплотипов и гаплогрупп по географическим популяциям. Цветом на карте выделены популяции. Внешнее кольцо на графике отражает долю гаплогрупп в популяции, внутренняя часть графиков — долю отдельных гаплотипов.

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 этом оно согласуется с предыдущими результатами, говорящими о том, что влияние популяционной структуры на исследуемой территории составляет 2-6% в зависимости от параметров анализа.

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 (Рисунок 12).

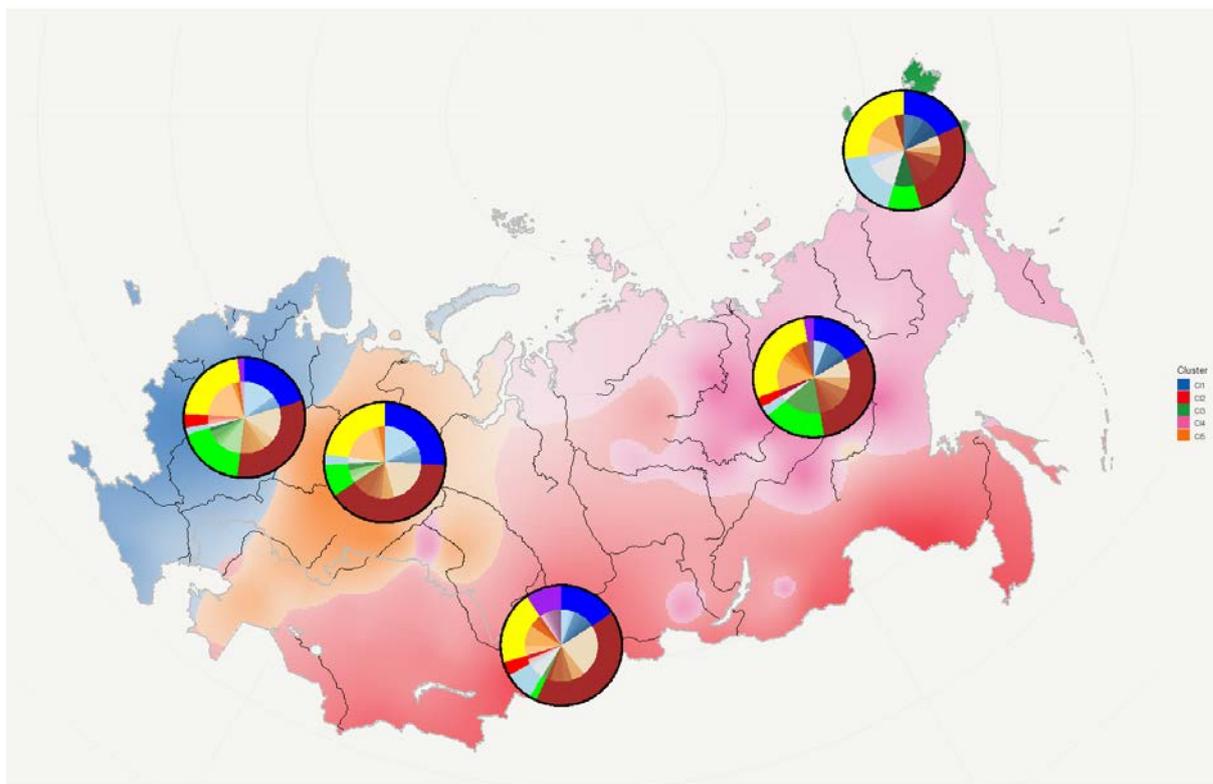


Рисунок 12 — Распределение гаплотипов и гаплогрупп (для особей с данными по обоим типам маркеров) в пяти выделенных генетических кластерах (закрашенные области). Внешнее кольцо на диаграммах отражает долю гаплогрупп в кластере, внутренняя часть — долю отдельных гаплотипов. Описание гаплотипов приведено на Рисунке 11).

3.4 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка

Анализ с использованием только индекса антропогенного воздействия не выявил достоверной корреляции для рассчитанных с его помощью путей с генетическими дистанциями между субпопуляциями ($p=0.088/0.972$ (по функциям *wasserman* и *lgrMMR*) для митохондриальных и $0.173/0.090$ для микросателлитных данных соответственно). Так как размеры выборок по митохондриальным маркерам были значительно ниже (особенно с учётом исключения одиночных удалённых наблюдений), а также учитывая высокую

времязатратность расчётов и низкие базовые значения p , приведённые выше для митохондриальных маркеров, дальнейшие анализы проводились только для микросателлитных данных, для которых была возможность выделить относительно крупные выборки. Добавление рек в матрицу сопротивления приблизил значения p к границе значимости (0.117/0.057), не достигая её. Наконец, в последнем расчёте всем ячейкам со стоимостью менее 1 было присвоено значение 1 (до этого они имели лишь несколько отличное от 0 значение для исключения формирования «плато» при построении путей). При таком расчёте генетические дистанции демонстрировали достоверную корреляцию с затратностью перемещения ($p=0.001$) (Рисунок 13). При этом достоверная корреляция наблюдалась и для евклидовых дистанций между субпопуляциями ($p=0.007$). Результаты анализа по функции lgrMMRR были нестабильными — и евклидовы, 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 ($p=0.062$).

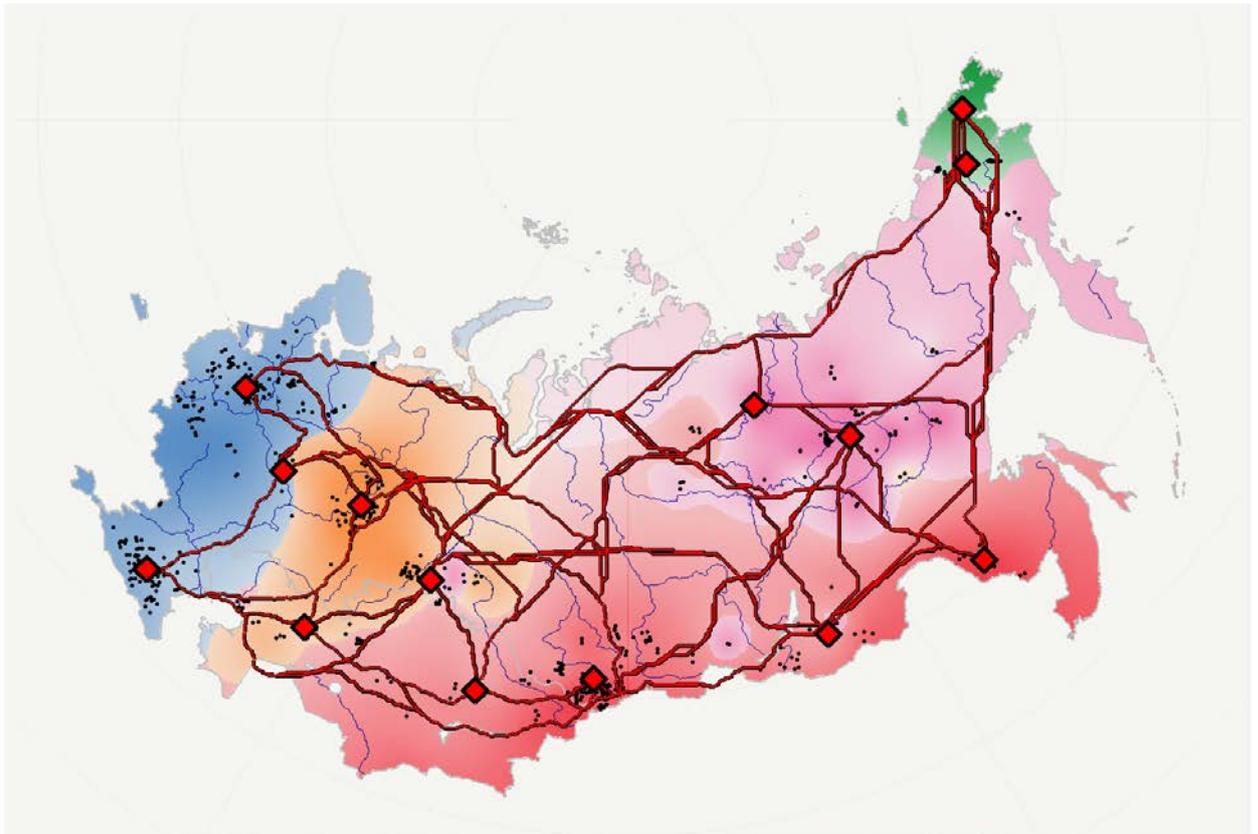


Рисунок 13 — Рассчитанные методом least cost пути между центроидами географических группировок (обозначены ромбами), наложенные на карту генетических кластеров.

3.5 Выявление гибридных особей

3.5.1 Анализ материнской линии

Для исследуемых особей были получены последовательности гена цитохрома *b* длиной 320-381 п.н. По результатам анализа BLAST по базам данных NCBI GenBank 11 особей неясной видовой принадлежности, а также референсные особи волка и домашней собаки принадлежали к виду *Canis lupus* s.l. (BLAST score для совпадения с последовательностями из базы данных 99.6-100%). Четыре референсные особи шакалов, а также две особи, добытые во Владимирской области, были определены как представители вида *Canis aureus* (BLAST score 98.5-100%).

3.5.2 Анализ отцовской линии

Особь из республики Дагестан и пять особей из Воронежского заповедника были идентифицированы молекулярными методами как самцы

(качество ДНК образца CLA2418 не позволило получить результаты по ядерным маркерам, и он был исключен из дальнейшего анализа). Особи из Владимирской области были идентифицированы как самцы по результатам морфологического анализа автором диссертации, поэтому для них тестирования с помощью праймеров dZFY1F и dZFY2F не проводилось.

Видовая идентификация с использованием набора праймеров Yint показала принадлежность самцов из Республики Дагестан и Воронежского заповедника к виду *C. lupus* s.l. по отцовской линии. В то же время референсные шакалы (два самца) и обе особи из Владимирской области были определены как представители *C. aureus* (Рисунок 14).

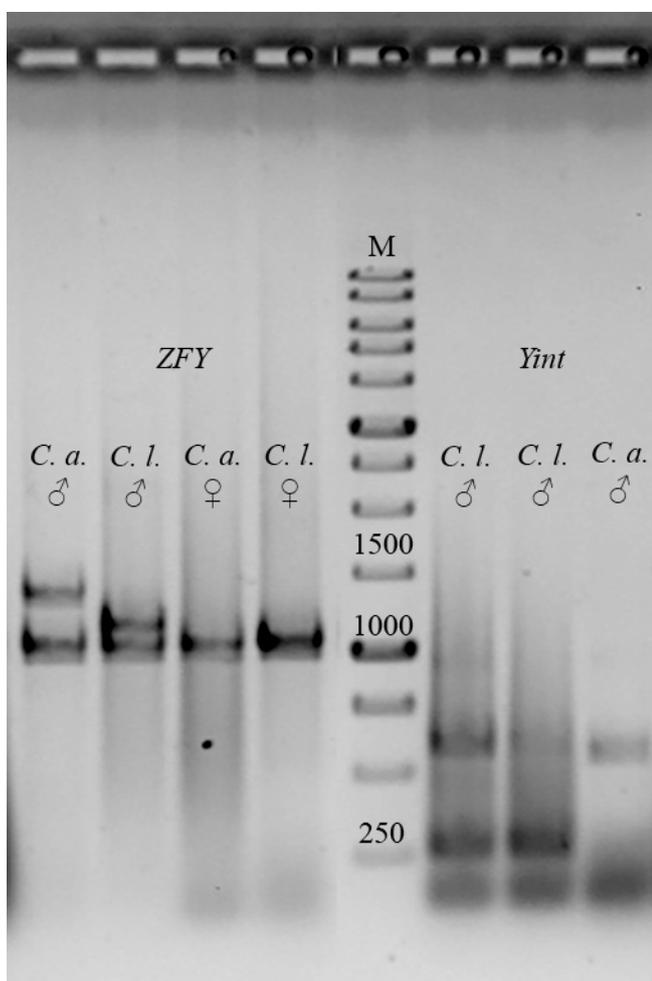


Рисунок 14 — Результат электрофореза ПЦР-продуктов, полученных с использованием наборов праймеров dZFY1F/dZFY2R и YintF2/YintR/Yint2-335. *C. a.* – *Canis aureus*, *C. l.* – *Canis lupus*, М – размерный стандарт 1кб, длины фрагментов в пн.

3.5.3 Анализ аутомомных маркером

По результатам анализа микросателлитных маркером три из четырех самок предполагаемых гибридов были определены как представители *Canis lupus* с вероятностью 88.7–99.6%. Одна из самок (проба 2420CLA, отобранная в Воронежском заповеднике в сентябре 2021 г.) была определена как гибрид второго поколения (F2) с вероятностью 79%, при этом большая доля оставшейся вероятности приходилась на отнесение ее к *Canis aureus* (19.2%). Данная самка несла по трем локусам (2201, АНТ138, СХХ204) аллели, не присутствующие в референсной популяции волков. Однако у четырех имеющихся шакалов этих аллелей также не обнаруживалось. Для четырех самцов из предполагаемых гибридов (пробы 2413CL–2415CL и 2421CL) наблюдалась низкая вероятность отнесения к *C. lupus*, вплоть до 53.7–78.2%. При этом наибольшая оставшаяся вероятность (16.3–33.6%) приходилась на гибрид второго поколения (F2). Два самца (пробы 2413CL и 2414CL) несли каждый по одному локусу (СХХ204 и АНТ106 соответственно), в которых присутствовали аллели, отсутствующие в референсной популяции волков. Один из этих аллелей (в локусе СХХ204) присутствовал у одной из особей шакала (проба 2423СА).

Генотипы по однонуклеотидным полиморфизмам были получены для 76 особей, включая четырех шакалов, 32 собаки, 31 волка, восемь предполагаемых гибридов волка и шакала и одного предполагаемого гибрида волка и собаки. Распределение генотипов по видовым группам приведено на рисунке 15. Для 28 из 31 (90.32%) особей волка наблюдалось соответствие генетического диагноза фенотипическому (генотипы СССС и ССТС). Для трех особей из Воронежского заповедника, для которых не были выявлены следы гибридизации с шакалом, наблюдался «собачий» генотип по SNP (генотипы ССТТ). Среди собак для одной из 32 (3.12%) наблюдался характерный для волка генотип (СССС). Единственная протестированная особь, для которой по морфологии предполагалось гибридное волко-собачье происхождение, обладала характерным для собак генотипом (ТСТТ).

Наконец, четыре протестированных шакала несли как «волчьи» (CCCC), так и «собачьи» (TCCC и TCC? с неустановленным вторым аллелем по локусу RYR3) генотипы.

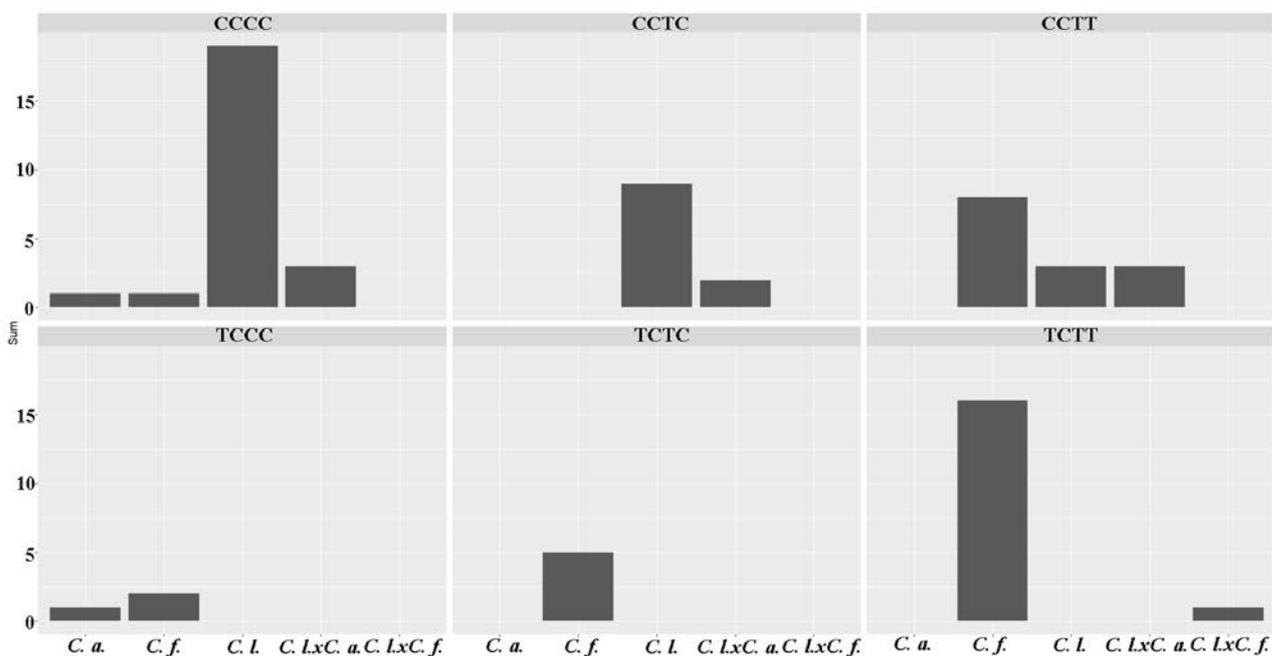


Рисунок 15 — Распределение генотипов по локусам ADCY8 и RYR3 по видовым группам. *C. a.* — шакал; *C. f.* — собака; *C. l.* — волк; *C. lxC. a.* — предполагаемые гибриды волка и шакала; *C. lxC. f.* — предполагаемые гибриды волка и собаки.

3.5.4 Анатомический анализ видовой принадлежности

По результатам первого краниометрического анализа наблюдалось удаление черепа собаки от общей группы по первой главной компоненте (32.81% изменчивости). При этом один из черепов из Воронежского заповедника (датированный 2019 г.) находился по первой компоненте дальше, чем череп собаки. Еще один череп из Воронежского заповедника (датированный 1990 г.) находился по первой компоненте между черепом собаки и ближайшим к ней черепом волка. По результатам второго анализа наблюдалось удаление черепа шакала от остальных черепов по комбинации первой и второй компонент (24.15% и 18.77% изменчивости соответственно). При этом ни один из черепов предполагаемых гибридов не был ближе к черепу шакала, чем к какому-либо из черепов волков. По

третьей компоненте (10.6% изменчивости) наблюдалось значительное удаление черепа собаки и одного из черепов предполагаемых гибридов (черепа 02-2021) (Рисунок 16).

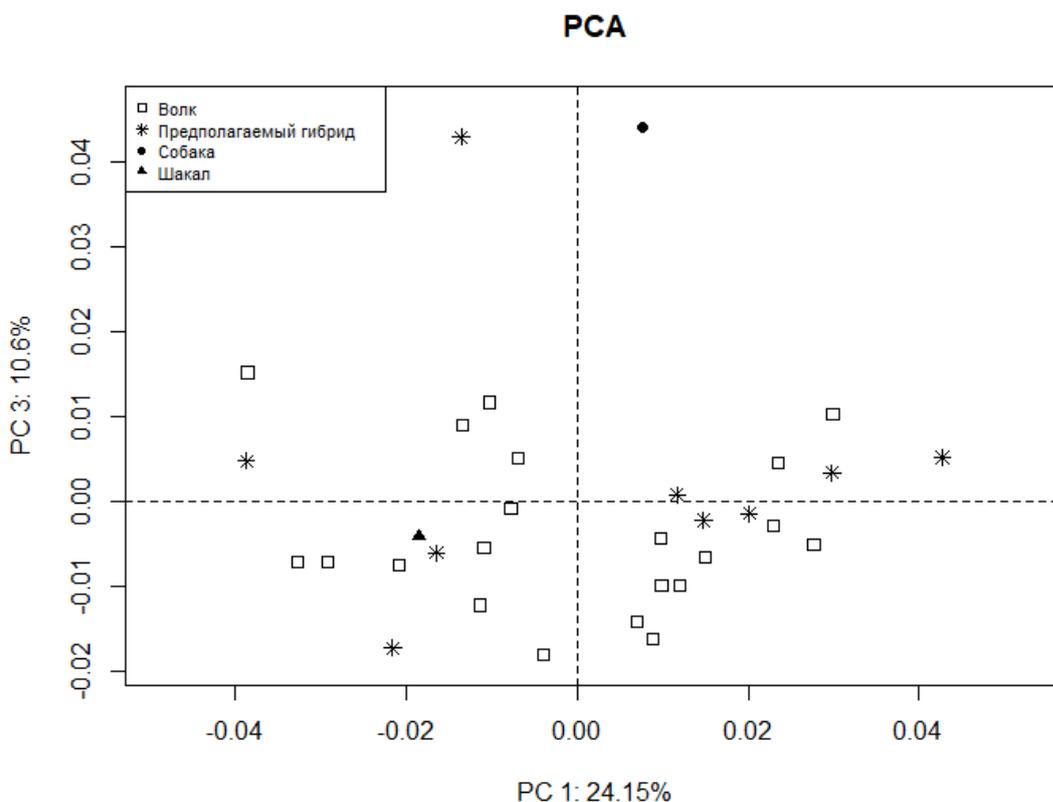


Рисунок 16 — Результаты краниометрического анализа по 3D-моделям методом главных компонент.

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/ElPtiz/VIGGPopGen> и на момент написания содержит следующие функции:

- “LitSearch” — позволяет осуществлять поиск по базе литературы NCBI PubMed и экспортировать результаты в виде файла, совместимого с менеджером литературы EndNote.

- “LocusQual” — функция для удобной и быстрой оценки пригодности микросателлитных локусов для использования в популяционно-генетическом анализе на основе частоты нуль-аллеля, отклонения от уравнения Харди-Вайнберга и отклонения F_{ST} от нуля.
- “MRatio” — рассчитывает индекс Гарзы – Вильямсона (M-ratio) для микросателлитных локусов, закодированных в формате длин фрагментов.

Функционал пакета будет расширяться и дополняться в будущем.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1 Эффект семейной и пространственной организации на генетическую структуру популяций

Результаты нашего исследования показали, что влияние семейной структуры волка наиболее выражено на дистанциях 125-150 км. Предположительно, этот диапазон расстояний включает в себя непосредственно существующие семейные группировки и события расселения на небольшие расстояния, когда потомки семейной пары занимают участки вблизи своей «родины» (натальная филопатрия). Стоит отметить, что даже на таких масштабах расстояния между особями объясняют лишь малую часть вариации в степени родства (что, скорее всего, связано, в том числе, с отсутствием точных координат добычи для большинства образцов). На расстояниях 150-500 км влияние семейной структуры значительно снижается, но всё ещё остаётся заметным. Данный диапазон, предположительно, охватывает средне-дальние миграции. Далее эффект семейной структуры сходит почти на нет, но всё ещё остаётся достоверно положительным вплоть до ~1600 км, вероятно, за счёт отдельных особей, мигрирующих на дальние расстояния, а также за счёт кумулятивного эффекта расселения родственных особей (так, к примеру, расселение двух сиблингов в противоположных направлениях на 500 км приведёт к их обнаружению на расстоянии 1000 км друг от друга). Таким образом, полученные данные позволяют сделать предположение о существовании трёх «классов» мигрирующих особей, перемещающихся на ближние, средние и дальние расстояния.

Одним из ключевых методологических аспектов популяционной генетики является сбор репрезентативной выборки для проведения исследования. Научное сообщество до сих пор работает над алгоритмами оценки пригодности собранной выборки для анализа и методическими рекомендациями для получения репрезентативных наборов образцов (Dubois *et al.*, 2018; Hoban, 2019; Rosenberger *et al.*, 2021; Schultz *et al.*, 2022;

Scaketti *et al.*, 2025) В случае с территориальным животным, таким как волк, ситуация осложняется ещё и тем образцы, отобранные на небольшом расстоянии (как инвазивные, так и неинвазивные) имеют высокий шанс принадлежать близкородственным особям (напомним, что в нашем случае мы исходно не брали в анализ, например, более одной молодой особи, добытых в составе семейной группы, и не брали ни одной при наличии родителей). Тем не менее присутствие в выборке неочевидных родственников может вносить неточности в итоговые результаты популяционно-генетического анализа. По этой причине, ряд исследователей исключает из анализа близкородственных особей (Pilot *et al.*, 2014; Szewczyk *et al.*, 2019). Однако, в случае высокоомобильного животного, такого как волк, близкородственные особи могут быть добыты на значительных расстояниях (например, расселяющиеся в разных направлениях сиббсы) и их исключение ведёт к потере важной информации о миграциях внутри и между популяций. Наша работа показала, что для популяций волка России и Казахстана наибольший эффект семейная и пространственная структура имеет на расстояниях до ~125 км. Примечательно, что в различных ранее опубликованных работах крайне широк спектр расстояний, на которых значения автокорреляции падают до нуля — от 10-20 (Randall *et al.*, 2010; Caniglia *et al.*, 2014) до 850 километров (Hindrikson *et al.*, 2017). Очевидно, что последнее значение более точно соотносится с нашими данными. Падение автокорреляции до нуля на небольших расстояниях в целом объяснимо и ожидаемо при исследовании территорий, захватывающих только несколько стай. Размер участков волка способен меняться в широком спектре значений и во многом зависит от конкретных экологических, демографических и климатических условий (Бибиков, 1985). Учитывая широкий спектр условий, охваченных данной диссертацией, значение в 100-150 км для основного ядра семейной структуры (с учётом также отсутствия точных координат сбора для большинства образцов) кажется обоснованным усреднённым значением, соотносящимся с данными о биологии волка.

Исключение из анализа близкородственных особей, добытых на расстояниях менее 100 км позволило более однозначно выделить существующие в популяции генетические кластеры, предположительно за счёт исключения из анализа скрытых семейных «ячеек», при этом значимых различий в показателях популяционного разнообразия не наблюдалось. Мы считаем, что такой подход является разумным компромиссом между сохранением информации о расселяющихся на большие расстояния особях и снижением эффекта неслучайного отбора проб, особенно заметного на материале, полученном от охотников, которые часто добывают волков целыми семейными группами. По этой причине основной популяционно-генетический анализ по микросателлитным данным был проведён после исключения близкородственных особей по указанному критерию.

4.2 Географическая структура популяций и изоляция расстоянием

Для анализа эффекта макрорельефа на генетическую структуру для первичного анализа исследуемые особи были разделены на семь географических популяций, разделённых географическими объектами, которые, на наш взгляд, могли оказать наибольшее влияние на миграционные потоки — Уральские горы, Каспийское море, озеро Байкал, нагорья Восточной Сибири и Северо-Востока, в частности Чукотское нагорье. Хотя ни одно из этих препятствий не является непреодолимым, можно предположить, что они так или иначе могут направлять миграционные потоки по пути «наименьшего сопротивления». Ещё одной границей между географическими популяциями выступал переход степной зоны в лесную. В данном случае фактором, затрудняющим миграцию между популяциями, может служить предпочтение животных оставаться в «родной» экологической зоне.

Хотя анализ показал достоверную дифференциацию географических популяций, как по ядерным, так и по митохондриальным маркерам, на них приходился лишь малая доля изменчивости — 4-5%. При этом другие исследования, оперировавшие схожими и даже более крупными

географическими категориями, демонстрировали значительно более высокие показатели географической изменчивости — более 20% (Loog et al., 2020). Они, правда, 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). В связи с этим кажется целесообразным рассмотреть евроазиатских популяций в отдельности. При таком подходе можно говорить о том, что хотя определённая географическая подразделённость, диктуемая особенностями рельефа и экологии, и присутствует, но влияние её крайне незначительно. Более того, часть этой изменчивости, вероятно, объясняется прямой изоляцией расстоянием. Таким образом, популяция волка России и Казахстана представляет собой относительно непрерывную структуру, не разделённую существенными барьерами. При рассмотрении географической изменчивости вкупе с результатами популяционно-генетического анализа, подробно разобранными далее, можно говорить о том, что наиболее существенным препятствием является Чукотское нагорье, значительно изолирующее чукотскую популяцию от сибирской.

4.3 Популяционно-генетическая структура

Выявление оптимального числа кластеров методом Эванно показало оптимальное число генетических кластеров $K=2$, что соответствует делению на плавно переходящие друг в друга Европейский и Сибирский (Чукотский/Берингийский) кластеры. Стоит отметить, что, хотя определение оптимального числа кластеров по ΔK является наиболее широко распространённым в современной популяционной генетике, всё больше данных указывает на его недостаточность, по крайней мере при применении в изоляции от других методов (Puechmaille, 2016). В частности, метод имеет склонность к определению $K=2$ как оптимального значения, особенно при неравномерном размере выборок (что верно для нашего набора данных — размеры выборок варьируются от 30 до 184 особей) (Janes et al., 2017). $K=2$

вероятно, описывает линию клинальной изменчивости в широтном направлении. Эта же линия видна на результатах DAPC анализа популяций за исключением чукотской. При $K=3$ сильно изолированная Чукотская популяция выделяется в отдельный кластер, делая структуру Восток–Запад (или Европа–Сибирь) ещё более явной. При этом стоит отметить, что граница между восточным и западным кластерами не проходит по «очевидной» границе — линии Уральских гор и Каспийского моря. Вместо этого кластеры плавно переходят друг в друга примерно по руслу Иртыша на территории России и примерно по долготе Астаны на территории Казахстана.

Альтернативой методу Эванно является метод Puechmaille (Puechmaille, 2016), основанный на четырёх показателях и разработанный с учётом неравномерных по объёму выборок. При использовании этого метода оптимальные значения K были определены как 4-5. $K=4$ соответствует выделению в отдельный кластер популяции Средне-Сибирского плоскогорья. При этом отдельные особи из этого кластера наблюдаются по обоим берегам Байкала, что позволяет предположить, что реальные границы кластера продолжаютя вплоть до этого озера. Также к четвёртому кластеру относятся особи между Омском и Курганом, что позволяет предположить, что к данной генетической группе могут относиться также неохваченные в данном исследовании популяции ЯНАО и ХМАО, а также, возможно, центральных районов Красноярского края. Таким образом, данный кластер можно экстраполировать практически на всю зону сибирской тайги, возможно по северу Сибири вплоть до Урала (в нашем исследовании популяции к востоку от Урала представлены практически только умеренно-лесными регионами). Стоит также отметить, что при $K=4$ популяции юга РФ и запада Казахстана имеют промежуточный статус между первым и вторым кластером.

При $K=5$ в отдельный кластер выделяются популяции Урала и Приуралья и Казахстана к югу от Уральских гор. С одной стороны, данные

популяции могут быть ассоциированы с более гористыми ландшафтами в сравнении с равнинами к востоку и западу. Другое, более вероятное (учитывая включение в кластер популяций Казахстана и очень относительную «гористость» Урала) объяснение — данный кластер представляет собой некий «буфер» между восточным и западными (таёжным и умеренно-степным) кластерами. Миграционные потоки с обеих сторон так или иначе упирается в «горлышко», ограниченное Уральскими горами и Каспийским морем на юге, создавая зону смешения.

При $K=6$ происходит выделение в отдельный кластер популяций южных регионов европейской части РФ — примерно по линии Калуга–Тула–Рязань — по границе степных территорий и на юг вплоть до Кавказа, включая Атыраускую область Казахстана (северный берег Каспия). При этом при $K=7$ в отдельный кластер выделяются популяции Казахстана к востоку от Атырауской области, включая отдельные особи в степных регионах Омской области. Таким образом, шестой и седьмой кластеры формируются двумя крупными степными (и частично пустынными) группами, разделёнными узким коридором между Каспием и Уральскими горами (при этом этот коридор уже не относится к уральскому кластеру). Таким образом, $K=7$ отражает основные эко-географические группы внутри ареала волка на исследуемой территории. Данное деление практически повторяет выделенные нами изначально географические группировки, за исключением выделения уральского кластера и деталей границ групп в окрестностях Байкала (так, Байкал, в комбинации с окружающими нагорьями, видимо, не представляет существенного препятствия для движения с востока на запад).

Начиная с $K=8$ происходит выделение в отдельные кластеры преимущественно отдельных локальных популяций. Таким образом, можно заключить, что на макромасштабе популяционно-генетическая структура волка на территории России и Казахстана до определённой степени диктуется географическими и экологическими факторами, при этом

географические ограничения миграционных потоков, видимо, более выражены, чем экологические. Однако о какой-либо изоляции между выделяемыми группами речи не идёт. Более того, большая часть данной изменчивости выделяется на значениях *K* значительно выше «оптимальных» даже при наиболее высоких оценках. То есть, хотя описанная структура определённо присутствует, она несёт скорее локальный характер и может «пересиливаться» более глобальными процессами.

Полученные в данной работе данные по популяционной 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 волчьей популяции на территории российского Кавказа и Предкавказья (Šnjegota *et al.*, 2023).

В то же время, в полученных данных не наблюдается описанной ранее дифференциации популяций Алтая и Южной Сибири (Бондарев и др., 2013а; Талала и др., 2020). По полученным нами данным популяции Алтая и Забайкалья представляют собой гомогенный кластер. 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.

Стоит отметить, что на наших данных не наблюдается выделения хорошо дифференцированных групп, которые бы соответствовали традиционно выделяемым на исследуемой территории подвидам. Так, при оптимальных *K* 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).

В целом уровень межпопуляционной дифференциации на исследованной территории оказался сравнительно низким с долей молекулярной дисперсии, приходящейся на межпопуляционную изменчивость всего 2-6%. Для сравнения, в высокоструктурированной Динаро-Балканской популяции волка это значение достигает 9% (Šnjegota *et al.*, 2021), а между значительно изолированными пограничными структурами популяциями Карелии и Финляндии — более 15% (Aspi *et al.*, 2009).

4.4 Генетическое разнообразие

Основные параметры генетического разнообразия были рассчитаны для $K = 4, 5$ (оптимальные по методу Puechmaille) и 7 (наиболее близко отражающему экологическую структуру, по нашему мнению). Как между кластерами внутри одного K , так и между разными значениями K наблюдалась стабильность в показателях генетического разнообразия. Относительное понижение для общего числа аллелей, числа эффективных аллелей и аллельного разнообразия наблюдалось только для чукотского кластера, что, вероятнее всего объясняется комбинацией относительно небольшой выборки для этого кластера и небольшой занимаемой им территории. Индекс Гарзы – Вилльямсона был рассчитан для всех кластеров для всех значений K . Наименьшее значение (0.84) наблюдалось для уральского кластера при $K=10$. Для всех остальных кластеров значения индекса находились в диапазоне 0.85-0.97, что соответствует стабильной популяции. Даже для популяции Казахстана, подвергающейся значительному антропогенному прессу с середины XX века и по наши дни,

значение индекса снижается максимум до 0.869. Таким образом, можно говорить о том, что популяции волка на всей исследуемой территории находятся в стабильном состоянии и, с точки зрения генетического разнообразия, не испытывают кризиса, несмотря на активную охоту на волка на территории двух стран. Вполне вероятно, что популяции в регионах с более сильным антропогенным воздействием, пополняются из соседних, менее уязвимых популяций, и, по крайней мере на данный момент, данное пополнение способно компенсировать наносимый урон.

Полученные нами данные о генетическом разнообразии по микросателлитным локусам соотносятся с ранее опубликованными данными. В частности, исследования европейских популяций описывают тренд по увеличению генетического разнообразия с Юго-Запада на Северо-Восток, где популяции запада РФ и граничащие с ними популяции стран Балтии и Фенноскандии обладают наибольшими значениями ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности (~ 0.8) (см. сравнительный анализ в (Jan *et al.*, 2023)). Полученные в нашем исследовании результаты говорят о том, что схожий уровень генетического разнообразия сохраняется и далее на восток и, вероятно, соответствует относительно стабильному состоянию популяции волка. Для популяций индийского и гималайского волков описаны относительно меньшие значения гетерозиготности (0.6-0.7), при этом для обоих видов были выявлены недавние (100-200 лет назад) события резкого сокращения популяции на основе индекса Гарзы – Вильямсона (значение индекса 0.33 для обоих видов) (Srinivas, Jhala, 2024). Для Передней Азии данные о генетическом разнообразии по микросателлитам присутствуют для популяций Ирана, где также наблюдается высокий уровень гетерозиготности (0.77-0.92 для разных локусов) (Khosravi *et al.*, 2013). Для североамериканских волков можно отметить несколько примечательных значений генетического разнообразия по микросателлитным маркерам — в относительно стабильной реинтродуцированной популяции Скалистых гор наблюдаемая

гетерозиготность находится на уровне 0.75 (в сравнении с 0.70 в конце XX века) (Ausband, 2022); в то же время в находящейся в островной популяции национального парка Айл-Ройял наблюдаемая гетерозиготность опустилась до 0.423 (Hedrick *et al.*, 2014). Таким образом, в контексте данных о других популяциях волка можно заключить, что на территории России наблюдается высокий уровень генетического разнообразия, сопоставимый с другими устойчивыми популяциями.

4.5 Анализ митохондриальных маркеров

Анализ митохондриальной изменчивости также показал значительную степень генетического разнообразия в исследуемых популяциях. Так, большинство наблюдений были представлены единичными гаплотипами, что значительно даже для такого изменчивого участка как D-петля. Можно предположить, что данные гаплотипы существуют в популяции не в единичном экземпляре и наших выборок оказалось недостаточно для полного охвата существующей изменчивости (стоит учитывать, что не вся выборка, изученная по ядерным маркерам, была охвачена митохондриальными исследованиями). Тем не менее, даже по имеющимся данным можно сделать ряд выводов. Так на митохондриальных данных также наблюдается определённая степень дифференциации в широтном направлении, которая, однако, не соблюдается строго в плане географического распространения гаплотипов. Как сеть, так и дерево гаплотипов отличаются слабо дифференцированной структурой — высоким количеством циклических структур в случае сети и низким уровнем поддержки дифференциации в случае дерева. При этом использование разных аутгрупп значительно изменяет структуру дерева, а на сети гаплотипов они не формируют единой ветви. Такие наблюдения могут объясняться несколькими причинами:

а) высокими темпами возникновения мутаций в исследуемом участке, что способствует, в том числе, образованию 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.

Также, несомненно, в низкую географическую подразделённость гаплогрупп вносит вклад высокая мобильность вида. Данные, наблюдаемые по распределению митохондриальных гаплотипов, соотносятся с результатами, полученными по микросателлитным маркерам, и также указывают на то, что на территории РФ основная часть пространственной популяционной структуры носит клинальный характер.

Относительно генетического разнообразия картина по митохондриальным маркерам в основном повторяет наблюдаемую по ядерным маркерам — стабильно высокий уровень генетического разнообразия на всей исследуемой территории. Примечателен относительно более низкий уровень гаплотипического разнообразия в европейской популяции, который, возможно, парадоксально связан с тем, что она представлена наиболее полной выборкой, т.е. частые гаплотипы имеют возможность проявить свое преобладание в популяции. Тем не менее, даже в европейской популяции уровень разнообразия находится на значительно высоком уровне.

Индекс Таджимы (Tajima, 1989) изначально был разработан для оценки нейтральности, однако может также быть интерпретирован как мера динамики численности популяции, где положительный индекс соответствует активному сокращению численности, а отрицательный — её росту. На полученных данных индекс не достигает значимости ни по одной популяции, что свидетельствует о в целом стабильном состоянии популяции. Однако, наблюдаются некоторые тенденции. Так, в Европейской части России и в Казахстане индекс имеет положительные значения. Центрально-Европейская часть России включает в себя наиболее подверженные антропогенному прессу регионы, активная деятельность в которых человека может приводить к локальному исчезновению волка. Так,

например, к 2020 году почти полностью исчезает волк 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. Хотя на федеральном уровне численность популяции волка по данным учётов остаётся стабильной (https://www.mnr.gov.ru/open_ministry/answers_to_collective_appeal/informatsiya_o_chislennosti_volka_na_territorii_rossiyskoy_federatsii/), 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 «средняя температура по больнице» в виде общероссийской численности волка будет сохраняться на прежнем уровне. 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.

Отдельно стоит отметить ситуацию с волком на территории Казахстана, для которого также наблюдается незначительно положительное значение индекса. Организованные учёты хищника в стране не проводятся с конца 80х годов. Это не позволяет произвести осознанный расчёт размеров квот добычи, необходимых для стабилизации численности. Вкупе с общей политикой, 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.

На митохондриальных данных более явно выражена разница в уровне генетического разнообразия. Для Европейский популяций в литературе описано немногим более сорока гаплотипов (Hindrikson *et al.*, 2017), что примерно в два раза меньше, чем число гаплотипов, выделенных нами для популяций России и Казахстана (при том, что исследования европейских популяций затрагивают также западную часть центральной России). Более того, в Европе во многих популяциях обнаруживается всего 1-2 гаплотипа (Pilot *et al.*, 2010; Hulva *et al.*, 2024). Такие данные сильно контрастируют с высоким разнообразием гаплотипов в популяциях России и Казахстана, включая обилие гаплотипов, представленных единичными наблюдениями. Как и по микросателлитным маркерам, популяции Передней Азии демонстрируют сравнительно высокое генетическое разнообразие и по митохондриальным данным — для волков Аравийского полуострова было выявлено 13 гаплотипов (Bray *et al.*, 2014). Для Турции на выборке из всего 12 волков было обнаружено семь гаплотипов (İbiş *et al.*, 2016). Масштабное исследование 2016 года, охватившее и Северную Америку и Евразию, выявило 114 гаплотипов среди 314 новых и ранее опубликованных последовательностей с обоих материков (Ersmark *et al.*, 2016). Это позволяет говорить о том, что популяция России является ядром митохондриального разнообразия не только для волка Палеарктики, но для вида в целом.

В вопросе внутривидовой систематики стоит отметить, что ни на сети гаплотипов, ни на филогенетическом дереве не происходит выделения гаплогрупп, которые бы соответствовали выделяемым или предлагаемым в настоящее время подвидам. В частности, гаплотипы, характерные для

популяций Италии и Иберии, оказываются внутри основного ядра сети гаплотипов и удаляются от ближайших гаплотипов всего на 3-5 замен, что сопоставимо с удалением других гаплотипов внутри сети. В свете таких данных предлагаемый подвидовой статус этих популяций (Lucchini *et al.*, 2004; Ramirez *et al.*, 2006; Ersmark *et al.*, 2016; Montana *et al.*, 2017) представляется необоснованным.

4.6 Анализ влияния антропогенных и географических факторов на популяционную динамику волка

В данном исследовании применялась довольно примитивная модель, основанная преимущественно на заимствовании значений сопротивления из литературных источников. Отсутствие достаточного количества данных GPS-телеметрии о мигрирующих особях (существующие исследования были посвящены преимущественно перемещениям оседлых особей по участку обитания (Чистополова и др., 2024; Эрнандес-Бланко и др., 2024) не позволяет построить матрицу сопротивления, руководствуясь реальными перемещениями животных. В то же время, широкий спектр экологических условий затрудняет построение матрицы на основе пригодности местообитаний, так как, к примеру, лесные и степные формы волка могут предпочитать различные ландшафты для перемещения. Таким образом, уровень антропогенного воздействия является одним из немногих «универсальных» препятствий для животных.

Очевидно, что непреодолимыми (или почти непреодолимыми) для волка являются лишь наиболее урбанизированные территории и участки с высокой степенью активности человека, к примеру оживлённые многополосные шоссе. Тем не менее, существующая информация о поведении позволяет полагать, что волк склонен по возможности избегать освоенных человеком территорий. Степень, в которой уровень антропогенного воздействия влияет на характер перемещения каждого отдельного волка, трудна для оценки, в особенности без данных телеметрии.

По этим причинам простая линейная модель представляется обоснованной отправной точкой для оценки воздействия на «усреднённого» волка.

Ещё одним более-менее универсальным типом препятствий являются водоёмы, требующие высоких энергозатрат на пересечение. В то же время они также не являются универсальной преградой и оставляют хищникам широкий спектр возможностей их преодоления, включая использование человеческих переправ (в особенности в менее оживлённых регионах) и переход зимой по ледовому покрову. Таким образом, в используемой модели уровень стоимости для водных преград был выбран высокий, но не запредельный.

Даже использование такой простой модели позволило добиться значений корреляции, достигающих или крайней близких к статистической значимости. В то же время, в ситуации, когда матрица сопротивления диктует значительную часть генетической изменчивости (к примеру, в случае небольших животных, обитающих в агрессивном горном рельефе), должна наблюдаться значительная разница между значимостью корреляции для рассчитанных по ней расстояний и евклидовых расстояний, чего в данном случае не происходит. Можно выдвинуть несколько предположений, объясняющих такое явление:

1. Высокая индивидуальная изменчивость в характере миграций — описанные в литературе различия в степени пассионарности отдельных особей волка могут распространяться и на выбор пути для данных миграций. Там, где одно животное может избрать путь в обход, другое может рискнуть пройти через более заселённые регионы.
2. Непостоянность преград — уже упомянутое замерзание водоёмов, позволяющее преодолевать их без особых усилий, а также сезонность человеческой активности, в частности сельхоздеятельности.

Отдельно в контексте популяционной структуры хочется отметить формирование при использованных параметрах модели миграционного коридора в меридиональном направлении на территории Уральских гор. Наличие между крупными урбанистическими и индустриальными центрами (Уфа, Пермь, Екатеринбург, Челябинск), относительно менее заселённой и подверженной антропогенному воздействию территории хребта может способствовать канализации через него миграционных потоков, идущих из соседних популяций, что может быть одним из факторов, обуславливающих выделение в отдельный генетический кластер популяции этого региона.

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. Дальнейшие исследования с более сложными моделями, а также, возможно, на более локальных масштабах, могут помочь установить более точный характер факторов, воздействующих на популяции волка в России и сопредельных территориях.

4.7 Выявление гибридных особей

По результатам исследования не было выявлено гибридных особей *C. lupus* x *C. aureus*. Однако логика этого подхода для установления окончательного диагноза вызывает сомнения. Во-первых, самки не могут быть проанализированы по Y-хромосомным маркерам. Во-вторых, особи с мтДНК и «тяжелым» фрагментом *ZfY*, указывающим на принадлежность к волкам, не могут быть результатом скрещивания волка с шакалом только если мы рассматриваем первое поколение (F1) или последующие поколения размножения гибридных особей F1 внутри себя. Если же в систему скрещивания вовлечены возвратные скрещивания, то особи, определенные по митохондриальным и Y-хромосомным маркерам как волки, могут быть

возвратными гибридами второго и последующих поколений. Так, например, потомок-самка от родителей ♀ *lupus* × ♂ *aureus* будет с характерным для родительского вида материнским вариантом, а ее братья-самцы будут с мтДНК волка и Y-хромосомой шакала. Однако уже в следующем поколении потомки этой самки – самцы-бэкрессы на волка (♂ *lupus*) будут иметь ту же комбинацию гаплотипов *cytb* и *ZfY*, что и “чистые” волки. Подобная ситуация может возникать также и при некоторых комбинациях третьего и последующих поколений бэкрессов. Таким образом, в данном контексте не исключаются сложные гибриды.

По результатам анализа микросателлитных маркеров был предположительно идентифицирован один гибрид второго поколения, также получены данные, которые можно рассматривать как следы гибридизации у нескольких особей, идентифицированных как волки. 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. Учитывая, что гибридизация волка с собакой и шакала с собакой хорошо описана в литературе, можно предположить, что популяция бродячих собак, особенно многочисленная в южных регионах, может служить «посредником» для потока генов между *C. lupus* s.str. и *C. aureus*, возможность гибридизации которых всё ещё достоверно не подтверждена в научной литературе. При этом высокая мобильность представителей *lupus* может способствовать распространению «авангарда» генов шакала на север вглубь ареала волка быстрее, чем происходит расширение ареала самого шакала. Учитывая стабильность регистрации особей с атипичным для волка фенотипом на территории Воронежского заповедника, начиная с 2016 г., (Мишин, 2026) и обширный массив наблюдений подобных девиантных

канид в Воронежском и Хопёрском заповедниках и в целом в Черноземье в предыдущие десятилетия (Рябов, 1993) вполне возможно формирование в регионе относительно устойчивой смешанной популяции, содержащей в себе генетический материал волка, собаки и, возможно, шакала. Более подробный анализ такого явления, однако, требует использования обширной выборки по всем трём возможным «участникам» смешения, которой на момент написания работы автор не располагал.

Гибридизация как фактор, влияющий на состояние популяции вида, всё ещё является спорным явлением с точки зрения её положительного или отрицательного влияния. С одной стороны, активная гибридизация может вести к эрозии генофонда исходного вида, в крайних случаях приводя к так называемому «вымиранию через гибридизацию» (extinction through hybridisation) (Rhymer, Simberloff, 1996). С другой стороны, внесение в популяцию новых аллелей, особенно от вида, приспособленного к другим экологическим условиям, может значительно расширить адаптивный потенциал вида. В данном контексте, генетический поток (если он всё же существует) со стороны адаптированного к жаркому климату шакала, может потенциально повысить устойчивость волка к потеплению климата и повысить его конкурентоспособность перед лицом расселяющегося на север шакала, который в настоящее время рассматривается как инвазивный вид, вызывающий опасение со стороны природоохранных организаций.

История рода *Canis* во многом сформирована крупными событиями гибридизации (Gopalakrishnan *et al.*, 2018). Схожие процессы, несомненно, могут происходить и в наше время, что хорошо документировано для других регионов (Harmoinen *et al.*, 2021; Caragiulo *et al.*, 2022; Szyrwelski *et al.*, 2023; Tensen, Fischer, 2024; Sarabia *et al.*, 2025). Интрогрессию между дикими видами, как и между дикими и одомашненными родственными формами необходимо учитывать при проведении популяционных исследований — полную картину состояния вида невозможно построить, рассматривая его в «вакууме», в отрыве от близких таксонов, с которыми он

может активно взаимодействовать в природе. В случае с волком первостепенна в этом отношении гибридизация с собакой, однако, в современных условиях, в регионах, на которые распространяется экспансия шакала — в первую очередь в центральной России (Кораблёв *et al.*, 2024; Политов и др., 2025), стоит уделить внимание и его взаимодействию с волком. Европейские исследования не подтверждают непосредственного скрещивания волка и шакала (Galov *et al.*, 2014; Galov *et al.*, 2015), однако при участии третьего потенциального участника структуры скрещиваний — домашней собаки, опосредованный поток генов между генофондами диких видов р. *Canis* может иметь место в природе и должен быть принят во внимание как объект мониторинга с помощью молекулярно-генетических подходов.

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 перекрытия, 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2001. 282 с.
2. Бибиков Д.И. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. 606 с.
3. Бондарев А.Я., Воробьевская Е.А., Политов Д.В. О генетической дифференциации волка Сибири // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2013а. Т. 9. С. 49-56.
4. Бондарев А.Я., Журавлев В.Б., Петров В.Ю. О динамике численности волка и лося в Западной Сибири // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2013б. № 7 (105). С. 56-62.
5. Воробьевская Е.А., Балдина С.Н. Исследование молекулярной филогеографии волка (*Canis lupus* L.) Алтая методом микросателлитных маркеров // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2011. № 2. С. 10-12.
6. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967.
7. Зворыкин Н.А. Волк и борьба с ним. М., Л.: КОИЗ, 1936. 120 с.
8. 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/S0016675822110042.
9. Кипень В.Н., Патрин М.М., Снытков Е.В., Верчук А.Н., Семак А.Н. Анализ полиморфизма генов *ADCY8* и *RYR3* для установления принадлежности биологических образцов к диким или домашним

представителям вида *Canis lupus* // Генетика. 2023. Т. 59. № 3. С. 336–344.
DOI: 10.31857/S0016675823030062.

10. Кирилюк В.Е., Кирилюк А.В., Минаев А.Н. Участки обитания и перемещения волков в Даурских степях // Заповедная наука. 2019. Т. 4. № 4. С. 91-105. DOI: 10.24189/ncr.2019.068.
11. Козлов В.М., Видманов Д.Н. Волк и лось в Кировской области // Актуальные вопросы природопользования, ветеринарии и охотоведения. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 100-летию Анны Ивановны Колеватовой, доктора биологических наук, профессора кафедры зоологии и пчеловодства, заслуженного работника высшей школы Российской Федерации, заслуженного работника охотничьего хозяйства России. Киров: ФГБОУ ВО Вятский ГАТУ, 2023. С. 27-30.
12. Кораблёв Н.П., Цветков И.Н., Кораблёв П.Н., Кораблёв М.П. Первая находка шакала *Canis aureus* в Псковской области – причины и последствия // Российский журнал биологических инвазий. 2024. Т. 1. С. 36-48.
13. Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П., Кораблев А.П., Седова Н.А., Зиновьев А.В. Изменчивость краниометрических признаков *Canis lupus*, Carnivora, Canidae в центре Европейской России // Заповедная наука. 2021. Т. 6. № 1. С. 50–67. DOI: 10.24189/ncr.2021.008.
14. Кулямин Е.Б., Кистерный Г.А. Многолетняя динамика численности лосей и волков в охотничьих угодьях Костромской области // Среда, окружающая человека: Природная, техногенная, социальная. материалы XII Международной научно-практической конференции. Брянск: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Брянский государственный инженерно-технологический университет". Брянск. Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Брянский

- государственный инженерно-технологический университет". 2023. С. 47-51.
15. Леонтьев С.В. Состояние волка как биологического ресурса в Казахстане // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). 2018. № 1. С. 80-87.
 16. Лобков В.А. Об уменьшении размеров одновозрастных волков Северо-Западного Причерноморья в XXI столетии // Экология. 2023. № 1. С. 74-80. DOI: 10.31857/S0367059723010079.
 17. Мишин А.С. Регистрация вероятных волко-собачьих гибридов в Воронежском заповеднике // Млекопитающие в меняющемся мире: Актуальные проблемы териологии. XII съезд териологического общества им. Академика В.Е. Соколова при РАН. Материалы конференции с международным участием (2–6 февраля 2026 г.), г. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2026. С. 281.
 18. Огнёв С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Том 2. Хищные млекопитающие. М.: Главнаука, 1931. 776 с.
 19. 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 РАН. Серия биологическая. 2025. № 4. С. 385–396. DOI: 10.31857/S1026347025040035.
 20. Рябов Л.С. Волки Черноземья. Воронеж: Издательство ВГУ, 1993. 168 с.
 21. Слудский А.А., Федосенко А.К. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1981. 8-57 с.
 22. Суворов А.П. Внутривидовой полиморфизм волка (*Canis lupus*) Приенисейской Сибири. Дисс. ... докт. биол. наук Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2009. 320 с.

23. Суворов А.П., Кириенко Н.Н. Особенности сезонных миграций диких северных оленей и полярных волков Енисейского севера // Вестник КрасГАУ. 2008. № 4. С. 186-189.
24. Талала М.С., Бондарев А.Я., Захаров Е.С., Политов Д.В. Генетическая дифференциация популяций волка *Canis lupus* L. Сибири по микросателлитным локусам // Генетика. 2020. Т. 56. № 1. С. 67-77. DOI: 10.31857/s0016675820010129.
25. Тирронен К.Ф., Кузнецова А.С., Панченко Д.В. Популяционно-генетическая структура волка (*Canis lupus* L.) Восточной Фенноскандии в условиях интенсивного пресса охоты на основе анализа мтДНК // Известия российской академии наук. Серия биологическая. 2023. № 5. С. 581-594. DOI: 10.31857/S1026347022600960.
26. Федосенко А.К. Волки. Алма-Ата: Кайнар, 1986. 95 с.
27. Хейдорова Е.Э., Шпак А.В., Гомель К.В., Сидорович В.Е., Демянчик В.В., Прокопчук В.В., Никифоров М.Е. Молекулярно-генетическая идентификация инвазивного вида – шакала азиатского (*Canis aureus*) на территории Беларуси // Докл. Нац. академии наук Беларуси. 2018. Т. 62. № 1. С. 86-92. DOI: 10.29235/1561-8323-2018-62-1-86-92.
28. Черемных М.В., Пименова П.Э., Музыка С.М. Распределение, численность и проблемы регулирования популяции волка (*Canis lupus* L.) в иркутской области // Научные исследования и разработки к внедрению в апк. Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых. Молодёжный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, 2023. С. 172-179.
29. Чистополова М.Д., Виричева А.О., Поярков А.Д., Александров Д.Ю., Сипко Т.П., Минаев А.Н., Рожнов В.В., Эрнандес-Бланко Х.А. Особенности динамики перемещений волка в горной лесотундре в сравнении с лесными и степными условиями // Биологические проблемы севера. Международная научная конференция, посвященная 300-летию РАН. М.: Знание-М, 2024. С. 289-290.

30. Эрнандес-Бланко Х.А., Сипко Т.П., Чистополова М.Д., Донцов И.Б. Пространственная экология северного оленя, лося, снежного барана и волка на Колыме по данным GPS-телеметрии // Биологические проблемы севера. Международная научная конференция, посвященная 300-летию РАН. М.: Издательство "Знание-М", 2024. С. 299-300.
31. Ярмиев И.З., Рахимов И.И., Мавлюдова Л.У. Многолетние изменения и распределение ресурсов основных видов охотничьих животных Республики Татарстан // Животные в экосистемах внутренней азии: фундаментальные и прикладные аспекты. Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной юбилею доктора биологических наук, профессора Ц.З. Доржиева. Улан-Уде: Бурятский государственный университет имени Доржи Банзарова, 2024. С. 333-339.
32. Adamack A.T., Gruber B. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R // *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. V. 5. N. 4. P. 384-387. DOI: 10.1111/2041-210x.12158.
33. Adamack A.T., Gruber B. Landgenreport: a new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers // *Molecular Ecology Resources*. 2015. V. 15. N. 5. P. 1172-1178. DOI: 10.1111/1755-0998.12381.
34. Adams D.C., Collyer M.L., Kaliontzopoulou A., Baken E.K. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.7. // 2024
35. Adams J.R., Kelly B.T., Waits L.P. Using faecal DNA sampling and GIS to monitor hybridization between red wolves (*Canis rufus*) and coyotes (*Canis latrans*) // *Molecular Ecology*. 2003. V. 12. N. 8. P. 2175-2186. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2003.01895.x.
36. Aggarwal R.K., Kivisild T., Ramadevi J., Singh L. Mitochondrial DNA coding region sequences support the phylogenetic distinction of two Indian wolf species // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2007. V. 45. N. 2. P. 163-172. DOI: 10.1111/j.1439-0469.2006.00400.x.

37. Åkesson M., Liberg O., Sand H., Wabakken P., Bensch S., Flagstad Ø. Genetic rescue in a severely inbred wolf population // *Molecular Ecology*. 2016. V. 25. N. 19. P. 4745-4756. DOI: 10.1111/mec.13797.
38. Alexander A., Steel D., Hoekzema K., Mesnick S.L., Engelhaupt D., Kerr I., Payne R., Baker C. S. What influences the worldwide genetic structure of sperm whales (*Physeter macrocephalus*)? // *Molecular Ecology*. 2016. V. 25. N. 12. P. 2754-2772. DOI: 10.1111/mec.13638.
39. Amici F., Meacci S., Caray E., Oña L., Liebal K., Ciucci P. A first exploratory comparison of the behaviour of wolves (*Canis lupus*) and wolf-dog hybrids in captivity // *Animal Cognition*. 2024. V. 27. N. 1. P. 9. DOI: 10.1007/s10071-024-01849-7.
40. Andersen L. W., Harms V., Caniglia R., Czarnomska S.D., Fabbri E., Jedrzejewska B., Kluth G., Madsen A. B., Nowak C., Pertoldi C., Randi E., Reinhardt I., Stronen A. V. Long-distance dispersal of a wolf, *Canis lupus*, in northwestern Europe // *Mammal Research*. 2015. V. 60. N. 2. P. 163-168. DOI: 10.1007/s13364-015-0220-6.
41. Anderson E.C., Thompson E.A. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // *Genetics*. 2002. V. 160. N. 3. P. 1217-1229. DOI: 10.1093/genetics/160.3.1217.
42. Aspi J., Roininen E., Kiiskilä J., Ruokonen M., Kojola I., Bljudnik L., Danilov P., Heikkinen S., Pulliainen E. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland // *Conservation Genetics*. 2009. V. 10. N. 4. P. 815-826. DOI: 10.1007/s10592-008-9642-x.
43. Ausband D.E. Genetic diversity and mate selection in a reintroduced population of gray wolves // *Scientific Reports*. 2022. V. 12. N. 1. P. 535. DOI: 10.1038/s41598-021-04449-4.
44. Baken E.K., Collyer M.L., Kaliontzopoulou A., Adams D.C. geomorph v4.0 and gmShiny: enhanced analytics and a new graphical interface for a comprehensive morphometric experience // *Methods in Ecology and Evolution*. 2021. V. 12. P. 2355-2363. DOI: 10.1111/2041-210X.13723.

45. Bandelt H.J., Forster P., Rohl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Molecular Biology and Evolution*. 1999. V. 16. N. 1. P. 37-48. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036.
46. Barash A., Preiss-Bloom S., Machluf Y., Fabbri E., Malkinson D., Velli E., Mucci N., Barash A., Caniglia R., Dayan T., Dekel Y. Possible origins and implications of atypical morphologies and domestication-like traits in wild golden jackals (*Canis aureus*) // *Scientific Reports*. 2023. V. 13. N. 1. e7388. DOI: 10.1038/s41598-023-34533-w.
47. Bartolini Lucenti S., Bukhsianidze M., Martínez-Navarro B., Lordkipanidze D. The wolf from Dmanisi and augmented reality: review, implications, and opportunities // *Frontiers in Earth Science*. 2020. V. 8. e131. DOI: 10.3389/feart.2020.00131.
48. Battilani D., Ramos M.J., Hennelly L.M., Gopalakrishnan S., Vernesi C., Mattucci F., Fabbri E., Ciucci P., Caniglia R. Whole-genome data to investigate recent and historical dog introgression patterns in Italian wolves // *Ecology and Evolution*. 2025. V. 15. N. 12. e72508. DOI: 10.1002/ece3.72508.
49. Bilderbeek R. J., Etienne R. S. babette: BEAUti 2, BEAST 2 and Tracer for R // *Methods in Ecology and Evolution*. 2008. DOI: 10.1111/2041-210x.13032.
50. Björnerfeldt S., Webster M. T., Vilà C. Relaxation of selective constraint on dog mitochondrial DNA following domestication // *Genome Research*. 2006. V. 16. N. 8. P. 990-994. DOI: 10.1101/gr.5117706.
51. Boonyaparakob U., Homsavart S., Noosud J., Tungtrakanpoung R. Cloning and comparative analysis of zinc-finger protein gene on Y-chromosome (ZFY) between Thai Bangkaew dog and other Thai canids // *Agriculture and Natural Resources*. 2017. V. 51. P. 212-217. DOI: 10.1016/j.anres.2016.12.007.
52. Bougeard S., Dray S. Supervised Multiblock Analysis in R with the ade4 Package // *Journal of Statistical Software*. 2018. V. 86. N. 1. P. 1-17. DOI: 10.18637/jss.v086.i01.
53. Bray T., Mohammed O., Butynski T., Wronski T., Sandouka M., Alagaili A. Genetic variation and subspecific status of the grey wolf (*Canis lupus*) in Saudi

- Arabia // *Mammalian Biology*. V. 79. N. 6. P. 409-413. 2014. DOI: 10.1016/j.mambio.2014.06.005.
54. Brugal J.-P., Boudadi-Maligne M. Quaternary small to large canids in Europe: Taxonomic status and biochronological contribution // *Quaternary International*. 2011. V. 243. N. 1. P. 171-182. DOI: 10.1016/j.quaint.2011.01.046.
55. Caniglia R., Fabbri E., Galaverni M., Milanese P., Randi E. Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population // *Journal of Mammalogy*. 2014. V. 95. N. 1. P. 41-59. DOI: 10.1644/13-mamm-a-039.
56. Caragiulo A., Gaughran S.J., Duncan N., Nagy C., Weckel M., vonHoldt B.M. Coyotes in New York City carry variable genomic dog ancestry and influence their interactions with humans // *Genes*. 2022. V. 13. N. 9. e1661. DOI: 10.3390/genes13091661.
57. Chessel D., Dufour A.B., Thioulouse J. The ade4 Package – I: One-Table Methods // *R News*. 2004. V. 4. N. 1. P. 5-10.
58. Ciucci P., Reggioni W., Maiorano L., Boitani L. Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps // *Journal of Wildlife Management*. 2009. V. 73. N. 8. P. 1300-1306. DOI: 10.2193/2008-510.
59. Clark L.V., Drauch Schreier A. Resolving microsatellite genotype ambiguity in populations of allopolyploid and diploidized autopolyploid organisms using negative correlations between allelic variables // *Molecular Ecology Resources*. 2017. V. 17. N. 5. P. 1090-1103. DOI: 10.1111/1755-0998.12639.
60. Clark L.V., Jasieniuk M. polysat: an R package for polyploid microsatellite analysis // *Molecular Ecology Resources*. 2011. V. 11. N. 3. P. 562-566. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2011.02985.x.
61. Collyer M.L., Adams D. C. RRPP: An R package for fitting linear models to high-dimensional data using residual randomization // *Methods in Ecology and Evolution*. 2018. V. 9. P. 1772-1779. DOI: 10.1111/2041-210X.13029.

62. Collyer M.L., Adams D. C. RRPP: linear model evaluation with randomized residuals in a permutation procedure, R package version 2.0.0. // 2024.
63. Cronin M.A., Cánovas A., Bannasch D.L., Oberbauer A.M., Medrano J.F. Single nucleotide polymorphism (SNP) variation of wolves (*Canis lupus*) in southeast Alaska and comparison with wolves, dogs, and coyotes in North America // Journal of Heredity. 2014. V. 106. N. 1. P. 26-36. DOI: 10.1093/jhered/esu075.
64. Dobson A.P. Yellowstone wolves and the forces that structure natural systems // PLoS Biology. 2014. V. 12. N. 12. e1002025. DOI: 10.1371/journal.pbio.1002025.
65. Dray S., Dufour A.B., Chessel D. The ade4 Package – II: Two-Table and K-Table Methods // R News. 2007. V. 7. N. 2. P. 47-52.
66. Dray S., Dufour A.B. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists // Journal of Statistical Software. 2007. V. 22. N. 4. P. 1-20. DOI: 10.18637/jss.v022.i04.
67. Dubois Q., Lebigre C., Schtickzelle N., Turlure C. Sex, size and timing: Sampling design for reliable population genetics analyses using microsatellite data // Methods in Ecology and Evolution. 2018. V. 9. N. 4. P. 1036-1048. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12948>.
68. El Mousadik A., Petit R.J. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) endemic to Morocco // Theoretical and Applied Genetics. 1996. V. 92. N. 7. P. 832-839. DOI: 10.1007/bf00221895.
69. Ersmark E., Klütsch C.F.C., Chan Y.L., Sinding M.H.S., Fain S.R., Illarionova N.A., Oskarsson M., Uhlén M., Zhang Y.-p., Dalén L., Savolainen P. From the past to the present: wolf phylogeography and demographic history based on the mitochondrial control region // Frontiers in Ecology and Evolution. 2016. V. 4. e134. DOI: 10.3389/fevo.2016.00134.
70. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study // Molecular

- Ecology. 2005. V. 14. N. 8. P. 2611-2620. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x.
71. Excoffier L., Lischer H.E. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Molecular Ecology Resources*. 2010. V. 10. N. 3. P. 564-567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.
 72. Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies // *Genetics*. 2003. V. 164. N. 4. P. 1567-1587. DOI: 10.1093/genetics/164.4.1567.
 73. Fan Z., Silva P., Gronau I., Wang S., Armero A. S., Schweizer R. M., Ramirez O., Pollinger J., Galaverni M., Ortega Del-Vecchyo D., Du L., Zhang W., Zhang Z., Xing J., Vilà C., Marques-Bonet T., Godinho R., Yue B., Wayne R. K. Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves // *Genome Resources*. 2016. V. 26. N. 2. P. 163-173. DOI: 10.1101/gr.197517.115.
 74. Francis R.M. pophelper: An R package and web app to analyse and visualise population structure // *Molecular Ecology Resources*. 2017. V. 17. N. 1. P. 27-32. DOI: 10.1111/1755-0998.12509.
 75. Francisco L.V., Langsten A.A., Mellersh C.S., Neal C.L., Ostrander E.A. A class of highly polymorphic tetranucleotide repeats for canine genetic mapping // *Mammalian Genome*. 1996. V. 7. N. 5. P. 359-362. DOI: 10.1007/s003359900104.
 76. Frantz L.A.F., Mullin V.E., Pionnier-Capitan M., Lebrasseur O., Ollivier M., Perri A., Linderholm A., Mattiangeli V., Teasdale M.D., Dimopoulos E.A., Tresset A., Duffraisse M., McCormick F., Bartosiewicz L., Gál E., Nyerges É. A., Sablin M. V., Bréhard S., Mashkour M., Bălăşescu A., Gillet B., Hughes S., Chassaing O., Hitte C., Vigne J.D., Dobney K., Hänni C., Bradley D. G., Larson G. Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs // *Science*. 2016. V. 352. N. 6290. P. 1228-1231. DOI:10.1126/science.aaf3161.

77. Fredrickson R.J., Hedrick P.W. Dynamics of hybridization and introgression in red wolves and coyotes // *Conservational Biology*. 2006. V. 20. N. 4. P. 1272-1283. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00401.x.
78. Galaverni M., Caniglia R., Fabbri E., Lapalombella S., Randi E. MHC variability in an isolated wolf population in Italy // *The Journal of Heredity*. 2013. V. 104. N. 5. P. 601-612. DOI: 10.1093/jhered/est045.
79. Galov A., Fabbri E., Caniglia R., Arbanasić H., Lapalombella S., Florijančić T., Bošković I., Galaverni M., Randi E. First evidence of hybridization between golden jackal (*Canis aureus*) and domestic dog (*Canis familiaris*) as revealed by genetic markers // *Royal Society Open Science*. 2015. V. 2. N. 12. e150450. DOI: DOI:10.1098/rsos.150450.
80. Galov A., Sindičić M., Gomerčić T., Arbanasić H., Baburić M., Bošković I., Florijančić T. PCR-based Y chromosome marker for discriminating between golden jackal (*Canis aureus*) and domestic dog (*Canis lupus familiaris*) paternal ancestry // *Conservation Genetics Resources*. 2014. V. 6. N. 2. P. 275-277. DOI: 10.1007/s12686-013-0110-7.
81. Garza J. C., Williamson E.G. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci // *Molecular Ecology*. 2001. V. 10. N. 2. P. 305-318. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2001.01190.x.
82. Godinho R., Llaneza L., Blanco J.C., Lopes S., Álvares F., García E.J., Palacios V., Cortés Y., TALEGÓN J., Ferrand N. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula // *Molecular Ecology*. 2011. V. 20. N. 24. P. 5154-5166. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x.
83. Gómez-Sánchez D., Olalde I., Sastre N., Enseñat C., Carrasco R., Marques-Bonet T., Lalueza-Fox C., Leonard J.A., Vilà C., Ramírez O. On the path to extinction: Inbreeding and admixture in a declining grey wolf population // *Molecular Ecology*. 2018. V. 27. N. 18. P. 3599-3612. DOI: 10.1111/mec.14824.

84. Gopalakrishnan S., Sinding M.H. S., Ramos-Madrugal J., Niemann J., Samaniego Castruita J. A., Vieira F.G., Carøe C., Montero M.d.M., Kuderna L., Serres A., González-Basallote V.M., Liu Y.-H., Wang G.-D., Marques-Bonet T., Mirarab S., Fernandes C., Gaubert P., Koepfli K.-P., Budd J., Rueness E. K., Sillero C., Heide-Jørgensen M.P., Petersen B., Sicheritz-Ponten T., Bachmann L., Wiig Ø., Hansen A.J., Gilbert M.T.P. Interspecific gene flow shaped the evolution of the genus *Canis* // *Current Biology*. 2018. V. 28. N. 21. P. 3441-3449. DOI: 10.1016/j.cub.2018.08.041.
85. Gray M.M., Sutter N.B., Ostrander E.A., Wayne R.K. The IGF1 small dog haplotype is derived from Middle Eastern grey wolves // *BMC Biology*. 2010. V. 8. N. 1. e16. DOI: 10.1186/1741-7007-8-16.
86. Gruber B., Unmack P.J., Berry O.F., Georges A. dartR: An R package to facilitate analysis of SNP data generated from reduced representation genome sequencing // *Molecular Ecology Resources*. 2018. V. 18. P. 691-699. DOI: 10.1111/1755-0998.12745.
87. Gustafson E. Carnivorous mammals of the late Eocene and early Oligocene of trans-pecos Texas // *Texas Memorial Museum Bulletin*. 1986. V. 33. P. 1-66.
88. Hahsler M., Piekenbrock M. dbscan: Density-based spatial clustering of applications with noise (dbscan) and related algorithms, R package version 1.2.4 // 2025.
89. Hahsler M., Piekenbrock M., Doran D. dbscan: fast density-based clustering with R // *Journal of Statistical Software*. 2019. V. 91. N. 1. P. 1-30. DOI: 10.18637/jss.v091.i01.
90. Harmoinen J., von T.A., Aspi J., Kvist L., Cocchiara B., Jarausch A., Gazzola A., Sin T., Lohi H., Hytönen M. K., Kojola I., Stronen A. V., Caniglia R., Mattucci F., Galaverni M., Godinho R., Ruiz-González A., Randi E., Muñoz-Fuentes V., Nowak C. Reliable wolf-dog hybrid detection in Europe using a reduced SNP panel developed for non-invasively collected samples // *BMC Genomics*. 2021. V. 22. N. 1. P. 473. DOI: 10.1186/s12864-021-07761-5.

91. Hedrick P.W., Peterson R.O., Vucetich L.M., Adams J.R., Vucetich J.A. Genetic rescue in Isle Royale wolves: genetic analysis and the collapse of the population // *Conservation Genetics*. 2014. V. 15. N. 5. P. 1111-1121. DOI: 10.1007/s10592-014-0604-1.
92. Hijmans R.J. raster: geographic data analysis and modeling, R package version 3.6-32 // 2025.
93. Hijmans R.J., Barbosa M., Ghosh A., Mandel A. geodata: download geographic data, R package version 0.6-2 // 2024.
94. Hindrikson M., Remm J., Pilot M., Godinho R., Stronen A.V., Baltrūnaitė L., Czarnomska S. D., Leonard J.A., Randi E., Nowak C., Åkesson M., López-Bao J.V., Álvares F., Llaneza L., Echegaray J., Vilà C., Ozolins J., Rungis D., Aspi J., Paule L., Skrbinšek T., Saarma U. Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management // *Biological Reviews*. 2017. V. 92. N. 3. P. 1601-1629. DOI: 10.1111/brv.12298.
95. Hoban S. New guidance for ex situ gene conservation: Sampling realistic population systems and accounting for collection attrition // *Biological Conservation*. 2019. V. 235. P. 199-208. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.04.013.
96. Holmes N. G., Dickens H.F., Parker H.L., Binns M.M., Mellersh C.S., Sampson J. Eighteen canine microsatellites // *Animal Genetics*. 1995. V. 26. N. 2. P. 132-133. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1995.tb02659.x.
97. Holmes N.G., Mellersh C.S., Humphreys S.J., Binns M.M., Holliman A., Curtis R., Sampson J. Isolation and characterization of microsatellites from the canine genome // *Animal Genetics*. 1993. V. 24. N. 4. P. 289-292. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1993.tb00313.x.
98. Holmes N.G., Strange N.J., Binns M.M., Mellersh C.S., Sampson J. Three polymorphic canine microsatellites // *Animal Genetics*. 1994. V. 25. N. 3. P. 200. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1994.tb00122.x.
99. Hubisz M.J., Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information // *Molecular Ecology*

- Resources. 2009. V. 9. N. 5. P. 1322-1332. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2009.02591.x.
100. Hulva P., Collet S., Baránková L., Valentová K., Šrutová J., Bauer H., Gahbauer M., Mokřý J., Romportl D., Smith A.F., Vorel A., Zýka V., Nowak C., Černá Bolfíková B., Heurich M. Genetic admixture between Central European and Alpine wolf populations // *Wildlife Biology*. 2024. V. 2024. N. 6. e01281. DOI: <https://doi.org/10.1002/wlb3.01281>.
101. Hvitfeldt E. paletteer: Comprehensive Collection of Color Palettes, R package version 1.3.0 // 2021
102. İbiş O., Aksöyek E., Özcan S., Keten A., Yorulmaz T., Tez C. Genetic analysis of the Turkish gray Wolf (*Canis lupus*) based on partial mitochondrial DNA sequences // *Vertebrate Zoology*. 2016. V. 66. P. 427-435. DOI:
103. Ishiguro N., Inoshima Y., Shigehara N. Mitochondrial DNA analysis of the Japanese wolf (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) and comparison with representative wolf and domestic dog haplotypes // *Zoological Science*. 2009. V. 26. N. 11. P. 765-770. DOI: 10.2108/zsj.26.765.
104. Jan M., Stronen A.V., Boljte B., Černe R., Huber Đ., Iosif R., Kljun F., Konec M., Kos I., Krofel M., Kusak J., Luštrik R., Majić S. A., Promberger-Füerpass B., Potočnik H., Rigg R., Trontelj P., Skrbinšek T. Wolf genetic diversity compared across Europe using the yardstick method // *Scientific Reports*. 2023. V. 13. N. 1. e13727. DOI: 10.1038/s41598-023-40834-x.
105. Janes J.K., Miller J.M., Dupuis J.R., Malenfant R.M., Gorrell J.C., Cullingham C.I., Andrew R.L. The K = 2 conundrum // *Molecular Ecology*. 2017. V. 26. N. 14. P. 3594-3602. DOI: 10.1111/mec.14187.
106. Kamvar Z.N., Brooks J.C., Grünwald N.J. Novel R tools for analysis of genome-wide population genetic data with emphasis on clonality // *Front. Genet*. 2015. V. 6. e208. DOI: 10.3389/fgene.2015.00208.
107. Kamvar Z.N., Tabima J.F., Grünwald N.J. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction // *PeerJ*. 2014. V. 2. e281. DOI: 10.7717/peerj.281.

108. Khosravi R., Rezaei H., Kaboli M. Detecting hybridization between Iranian wild wolf (*Canis lupus pallipes*) and free-ranging domestic dog (*Canis familiaris*) by analysis of microsatellite markers // *Zoological Science*. 2013. V. 30. P. 27-34. DOI: 10.2108/zsj.30.27.
109. Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N.A., Mayrose I. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // *Molecular Ecology Resources*. 2015. V. 15. N. 5. P. 1179-1191. DOI: 10.1111/1755-0998.12387.
110. Korablev M.P., Korablev N.P., Korablev P.N. Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf × dog hybridisation in the centre of European Russia // *Mammalian Biology*. 2021. V. 101. N. 1. P. 91-104. DOI: 10.1007/s42991-020-00074-2.
111. Li C.C., Weeks D.E., Chakravarti A. Similarity of DNA fingerprints due to chance and relatedness // *Human Heredity*. 1993. V. 43. N. 1. P. 45-52. DOI: 10.1159/000154113.
112. Li Y.-L., Liu J.-X. StructureSelector: A web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods // *Molecular Ecology Resources*. 2018. V. 18. N. 1. P. 176-177. DOI: 10.1111/1755-0998.12719.
113. Lindblad-Toh K., Wade C.M., Mikkelsen T.S., Karlsson E.K., Jaffe D.B., Kamal M., Clamp M., Chang J.L., Kulbokas E.J., Zody M.C., Mauceli E., Xie X., Breen M., Wayne R.K., Ostrander E. A., Ponting C.P., Galibert F., Smith D. R., deJong P. J., Kirkness E., Alvarez P., Biagi T., Brockman W., Butler J., Chin C.-W., Cook A., Cuff J., Daly M. J., DeCaprio D., Gnerre S., Grabherr M., Kellis M., Kleber M., Bardeleben C., Goodstadt L., Heger A., Hitte C., Kim L., Koepfli K.-P., Parker H. G., Pollinger J. P., Searle S. M. J., Sutter N. B., Thomas R., Webber C., Baldwin J., Abebe A., Abouelleil A., Aftuck L., Ait-zahra M., Aldredge T., Allen N., An P., Anderson S., Antoine C., Arachchi H., Aslam A., Ayotte L., Bachantsang P., Barry A., Bayul T., Benamara M., Berlin A., Bessette D., Blitshteyn B., Bloom T., Blye J., Boguslavskiy L., Bonnet C., Boukhgalter

B., Brown A., Cahill P., Calixte N., Camarata J., Cheshatsang Y., Chu J., Citroen M., Collymore A., Cooke P., Dawoe T., Daza R., Decktor K., DeGray S., Dhargay N., Dooley K., Dooley K., Dorje P., Dorjee K., Dorris L., Duffey N., Dupes A., Egbiremolen O., Elong R., Falk J., Farina A., Faro S., Ferguson D., Ferreira P., Fisher S., FitzGerald M., Foley K., Foley C., Franke A., Friedrich D., Gage D., Garber M., Gearin G., Giannoukos G., Goode T., Goyette A., Graham J., Grandbois E., Gyaltzen K., Hafez N., Hagopian D., Hagos B., Hall J., Healy C., Hegarty R., Honan T., Horn A., Houde N., Hughes L., Hunnicutt L., Husby M., Jester B., Jones C., Kamat A., Kanga B., Kells C., Khazanovich D., Kieu A. C., Kisner P., Kumar M., Lance K., Landers T., Lara M., Lee W., Leger J.-P., Lennon N., Leuper L., LeVine S., Liu J., Liu X., Lokyitsang Y., Lokyitsang T., Lui A., Macdonald J., Major J., Marabella R., Maru K., Matthews C., McDonough S., Mehta T., Meldrim J., Melnikov A., Meneus L., Mihalev A., Mihova T., Miller K., Mittelman R., Mlenga V., Mulrain L., Munson G., Navidi A., Naylor J., Nguyen T., Nguyen N., Nguyen C., Nguyen T., Nicol R., Norbu N., Norbu C., Novod N., Nyima T., Olandt P., O'Neill B., O'Neill K., Osman S., Oyono L., Patti C., Perrin D., Phunkhang P., Pierre F., Priest M., Rachupka A., Raghuraman S., Rameau R., Ray V., Raymond C., Rege F., Rise C., Rogers J., Rogov P., Sahalie J., Settipalli S., Sharpe T., Shea T., Sheehan M., Sherpa N., Shi J., Shih D., Sloan J., Smith C., Sparrow T., Stalker J., Stange-Thomann N., Stavropoulos S., Stone C., Stone S., Sykes S., Tchuinga P., Tenzing P., Tesfaye S., Thoulutsang D., Thoulutsang Y., Topham K., Topping I., Tsamla T., Vassiliev H., Venkataraman V., Vo A., Wangchuk T., Wangdi T., Weiland M., Wilkinson J., Wilson A., Yadav S., Yang S., Yang X., Young G., Yu Q., Zainoun J., Zembek L., Zimmer A., Lander E. S., Platform B. S. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog // *Nature*. 2005. V. 438. N. 7069. P. 803-819. DOI: 10.1038/nature04338.

114. Lobo D., López-Bao J.V., Godinho R. The population bottleneck of the Iberian wolf impacted genetic diversity but not admixture with domestic dogs: A

- temporal genomic approach // *Molecular Ecology*. 2023. V. 32. N. 22. P. 5986-5999. DOI: 10.1111/mec.17171.
115. Lobo D., Morales H.E., Van O.C., López-Bao J.V., Silva P., Llaneza L., Pacheco C., Castro D., Hernández-Alonso G., Pacheco G., Archer J., Gilbert M.T.P., Ferrand N., Godinho R. Ancient dog introgression into the Iberian wolf genome may have facilitated adaptation to human-dominated landscapes // *Genome Research*. 2025. V. 35. N. 3. P. 432-445. DOI: 10.1101/gr.279093.124.
116. Loog L., Thalmann O., Sinding M.-H.S., Schuenemann V.J., Perri A., Germonpré M., Bocherens H., Witt K.E., Samaniego Castruita J.A., Velasco M.S., Lundstrøm I.K.C., Wales N., Sonet G., Frantz L., Schroeder H., Budd J., Jimenez E.-L., Fedorov S., Gasparyan B., Kandel A.W., Lázníčková-Galetová M., Napierala H., Uerpmann H.-P., Nikolskiy P.A., Pavlova E.Y., Pitulko V.V., Herzig K.-H., Malhi R.S., Willerslev E., Hansen A.J., Dobney K., Gilbert M.T.P., Krause J., Larson G., Eriksson A., Manica A. Ancient DNA suggests modern wolves trace their origin to a Late Pleistocene expansion from Beringia // *Molecular Ecology*. 2020. V. 29. N. 9. P. 1596-1610. DOI: 10.1111/mec.15329.
117. Lorenzini R., Fanelli R., Grifoni G., Scholl F., Fico R. Wolf-dog crossbreeding: "Smelling" a hybrid may not be easy // *Mammalian Biology*. 2014. V. 79. N. 2. P. 149-156. DOI: 10.1016/j.mambio.2013.07.080.
118. Lucchini V., Galov A., Randi E. Evidence of genetic distinction and long-term population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines // *Molecular Ecology*. 2004. V. 13. N. 3. P. 523-536. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2004.02077.x.
119. Lynch M., Ritland K. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers // *Genetics*. 1999. V. 152. N. 4. P. 1753-1766. DOI: 10.1093/genetics/152.4.1753.
120. Massicotte P., South A. rnatuarearth: World Map Data from Natural Earth, R package version 1.0.1 // 2023

121. Matsumura S., Inoshima Y., Ishiguro N. Reconstructing the colonization history of lost wolf lineages by the analysis of the mitochondrial genome // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2014. V. 80. P. 105-112. DOI: 10.1016/j.ympev.2014.08.004.
122. Mech L.D., Boitani L. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press, 2010. 448 p.
123. Mijangos J.L., Berry O.F., Pacioni C., Georges A. dartR v2: An accessible genetic analysis platform for conservation, ecology and agriculture // *Methods in Ecology and Evolution*. 2022. V. 13. P. 2150–2158. DOI: 10.1111/2041-210x.13918.
124. Miklósi Á. *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*. Oxford: Oxford University Press, 2014.
125. Montana L., Caniglia R., Galaverni M., Fabbri E., Randi E. A new mitochondrial haplotype confirms the distinctiveness of the Italian wolf (*Canis lupus*) population // *Mammalian Biology*. 2017. V. 84. P. 30-34. DOI: 10.1016/j.mambio.2017.01.005.
126. Neff M.W., Broman K.W., Mellersh C.S., Ray K., Acland G.M., Aguirre G.D., Ziegle J.S., Ostrander E. A., Rine J. A second-generation genetic linkage map of the domestic dog, *Canis familiaris* // *Genetics*. 1999. V. 151. N. 2. P. 803-820. DOI: 10.1093/genetics/151.2.803.
127. Nowak R.M. Another look at wolf taxonomy // (L.N. Carbyn, S.H. Fritts and D. R. Seip, ed.) *Ecology and conservation of wolves in a changing world: proceedings of the second North American symposium on wolves*. Edmonton: Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, 1985. C. 375-397.
128. Nychka D., Furrer R., Paige J., Sain S. *fields: Tools for spatial data*, R package version 16.3.1 // 2021.
129. Ostrander E.A., Sprague G.F., Jr., Rine J. Identification and characterization of dinucleotide repeat (CA)_n markers for genetic mapping in dog // *Genomics*. 1993. V. 16. N. 1. P. 207-213. DOI: 10.1006/geno.1993.1160.

130. Paradis E. pegas: an R package for population genetics with an integrated–modular approach // *Bioinformatics*. 2010. V. 26. P. 419-420. DOI: 10.1093/bioinformatics/btp696.
131. Peakall R., Smouse P.E. genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes*. 2006. V. 6. N. 1. P. 288-295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x.
132. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // *Bioinformatics*. 2012. V. 28. N. 19. P. 2537-2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460.
133. Pebesma E. Simple features for R: standardized support for spatial vector data // *The R Journal*. 2018. V. 10. N. 1. P. 439-446. DOI: 10.32614/rj-2018-009.
134. Pebesma E., Bivand R. *Spatial Data Science: With applications in R*. New York: Chapman and Hall/CRC, 2023.
135. Perri A. R., Mitchell K. J., Mouton A., Álvarez-Carretero S., Hulme-Beaman A., Haile J., Jamieson A., Meachen J., Lin A.T., Schubert B.W., Ameen C., Antipina E.E., Bover P., Brace S., Carmagnini A., Carøe C., Samaniego Castruita J.A., Chatters J.C., Dobney K., dos Reis M., Evin A., Gaubert P., Gopalakrishnan S., Gower G., Heiniger H., Helgen K.M., Kapp J., Kosintsev P.A., Linderholm A., Ozga A.T., Presslee S., Salis A.T., Saremi N.F., Shew C., Skerry K., Taranenko D.E., Thompson M., Sablin M.V., Kuzmin Y.V., Collins M.J., Sinding M.-H.S., Gilbert M.T.P., Stone A. C., Shapiro B., Van Valkenburgh B., Wayne R.K., Larson G., Cooper A., Frantz L. A.F. Dire wolves were the last of an ancient New World canid lineage // *Nature*. 2021. V. 591. N. 7848. P. 87-91. DOI: 10.1038/s41586-020-03082-x.
136. Pew J., Wang J., Muir P., Frasier T. related: an R package for analyzing pairwise relatedness data based on codominant molecular markers, R package version 1.0 // 2015.
137. Pilot M., Branicki W., Jędrzejewski W., Goszczyński J., Jędrzejewska B., Dykyy I., Shkvryra M., Tsingarska E. Phylogeographic history of grey wolves

- in Europe // *BMC Evolutionary Biology*. 2010. V. 10. N. 1. e104. DOI: 10.1186/1471-2148-10-104.
138. Pilot M., Dąbrowski M.J., Hayrapetyan V., Yavruyan E. G., Kopalani N., Tsingarska E., Bujalska B., Kamiński S., Bogdanowicz W. Genetic variability of the grey wolf *Canis lupus* in the Caucasus in comparison with Europe and the Middle East: distinct or intermediary population? // *PLoS One*. 2014. V. 9. N. 4. e93828. DOI: 10.1371/journal.pone.0093828.
139. Pilot M., Jedrzejewski W., Branicki W., Sidorovich V.E., Jedrzejewska B., Stachura K., Funk S.M. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves // *Molecular Ecology*. 2006. V. 15. N. 14. P. 4533-4553. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.03110.x.
140. Pilot M., Moura A.E., Okhlopkov I.M., Mamaev N.V., Manaseryan N.H., Hayrapetyan V., Kopalani N., Tsingarska E., Alagaili A.N., Mohammed O. B., Ostrander E. A., Bogdanowicz W. Human-modified canids in human-modified landscapes: The evolutionary consequences of hybridization for grey wolves and free-ranging domestic dogs // *Evolutionary Applications*. 2021. V. 14. N. 10. P. 2433-2456. DOI: 10.1111/eva.13257.
141. Polly P.D., Wesley-Hunt G.D., Heinrich R.E., Davis G., Houde P. Earliest known carnivoran auditory bulla and support for a recent origin of crown-group Carnivora (Eutheria, Mammalia) // *Palaeontology*. 2006. V. 49. N. 5. P. 1019-1027. DOI: 10.1111/j.1475-4983.2006.00586.x.
142. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data // *Genetics*. 2000. V. 155. N. 2. P. 945-959. DOI: 10.1093/genetics/155.2.945.
143. Puechmaille S.J. The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem // *Molecular Ecology Resources*. 2016. V. 16. N. 3. P. 608-627. DOI: 10.1111/1755-0998.12512.

144. Queller D.C., Goodnight K.F. Estimating relatedness using genetic markers // *Evolution*. 1989. V. 43. N. 2. P. 258-275. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1989.tb04226.x.
145. R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing // 2022.
146. Ramirez O., Altet L., Enseñat C., Vilà C., Sanchez A., Ruiz A. Genetic assessment of the Iberian wolf *Canis lupus signatus* captive breeding program // *Conservation Genetics*. 2006. V. 7. N. 6. P. 861-878. DOI: 10.1007/s10592-006-9123-z.
147. Randall D.A., Pollinger J.P., Argaw K., Macdonald D.W., Wayne R.K. Fine-scale genetic structure in Ethiopian wolves imposed by sociality, migration, and population bottlenecks // *Conservation Genetics*. 2010. V. 11. N. 1. P. 89-101. DOI: 10.1007/s10592-009-0005-z
148. Randi E., Lucchini V., Christensen M., Mucci N., Funk S., Dolf G., Loeschcke V. Mitochondrial DNA variability in Italian and East European wolves: detecting the consequences of small population size and hybridization // *Conservation Biology*. 2001. V. 14. P. 464-473. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2000.98280.x.
149. Rhymer J.M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1996. V. 27. P. 83-109. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83.
150. Ripple W.J., Beschta R.L., Fortin J.K., Robbins C.T. Trophic cascades from wolves to grizzly bears in Yellowstone // *Journal of Animal Ecology*. 2014. V. 83. N. 1. P. 223-233. DOI: 10.1111/1365-2656.12123.
151. Rosenberger K., Schumacher E., Brown A., Hoban S. Proportional sampling strategy often captures more genetic diversity when population sizes vary // *Biological Conservation*. 2021. V. 261. e109261. DOI: 10.1016/j.biocon.2021.109261.
152. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A. DnaSP 6: DNA sequence

- polymorphism analysis of large data sets // *Molecular Biology and Evolution*. 2017. V. 34. N. 12. P. 3299-3302. DOI: 10.1093/molbev/msx248.
153. Sarabia C., Salado I., Fernández-Gil A., vonHoldt B.M., Hofreiter M., Vilà C., Leonard J.A. Potential adaptive introgression from dogs in Iberian grey wolves (*Canis lupus*) // *Molecular Ecology*. 2025. V. 34. N. 12. e17639. DOI: 10.1111/mec.17639.
154. Sardella R., Bertè D., Iurino D. A., Cherin M., Tagliacozzo A. The wolf from Grotta Romanelli (Apulia, Italy) and its implications in the evolutionary history of *Canis lupus* in the Late Pleistocene of Southern Italy // *Quaternary International*. 2014. V. 328-329. P. 179-195. DOI: 10.1016/j.quaint.2013.11.016.
155. Sastre N., Vilà C., Salinas M., Bologov V. V., Urios V., Sánchez A., Francino O., Ramírez O. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations // *Conservation Genetics*. 2011. V. 12. N. 3. P. 701-712. DOI: 10.1007/s10592-010-0177-6.
156. Scaketti M., Sujii P.S., Alves-Pereira A., Schwarcz K.D., Francisconi A.F., Moro M.S., Moreno Martins K.K., de Jesus T.A., de Souza G.B.F., Zucchi M. I. Sample Size Impact (SaSii): An R script for estimating optimal sample sizes in population genetics and population genomics studies // *PLoS One*. 2025. V. 20. N. 2. e0316634. DOI: 10.1371/journal.pone.0316634.
157. Schultz A.J., Strickland K., Cristescu R.H., Hanger J., de Villiers D., Frère C. H. Testing the effectiveness of genetic monitoring using genetic non-invasive sampling // *Ecology and Evolution*. 2022. V. 12. N. 1. e8459. DOI: 10.1002/ece3.8459.
158. Schulz-Kornas E., Skiba M.H., Kaiser T.M. Prey size reflected in tooth wear: a comparison of two wolf populations from Sweden and Alaska // *Interface Focus*. 2024. V. 14. N. 3. P. e20230070. DOI: 10.1098/rsfs.2023.0070.
159. Shakarashvili M., Kopaliani N., Gurielidze Z., Dekanoidze D., Ninua L., Tarkhnishvili D. Population genetic structure and dispersal patterns of grey

- wolfs (*Canis lupus*) and golden jackals (*Canis aureus*) in Georgia, the Caucasus // *Journal of Zoology*. 2020. V. 312. N. 4. P. 227-238. DOI: 10.1111/jzo.12831.
160. Shibuya H., Collins B.K., Huang T. H.-M., Johnson G.S. A polymorphic (AGGAAT), tandem repeat in an intron of the canine von Willebrand factor gene // *Animal Genetics*. 1994. V. 25. N. 2. P. 122-122. DOI: 10.1111/j.1365-2052.1994.tb00094.x.
161. Silva P., Galaverni M., Ortega-Del Vecchyo D., Fan Z., Caniglia R., Fabbri E., Randi E., Wayne R., Godinho R. Genomic evidence for the Old divergence of Southern European wolf populations // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020. V. 287. N. 1931. e20201206. DOI: 10.1098/rspb.2020.1206.
162. Sinding M.-H.S., Gopalakrishan S., Vieira F.G., Samaniego Castruita J.A., Raundrup K., Heide Jørgensen M.P., Meldgaard M., Petersen B., Sicheritz-Ponten T., Mikkelsen J.B., Marquard-Petersen U., Dietz R., Sonne C., Dalén L., Bachmann L., Wiig Ø., Hansen A. J., Gilbert M.T.P. Population genomics of grey wolves and wolf-like canids in North America // *PLOS Genetics*. 2018. V. 14. N. 11. e1007745. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007745.
163. Skoglund P., Ersmark E., Palkopoulou E., Dalén L. Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds // *Current Biology*. 2015. V. 25. N. 11. P. 1515-1519. DOI: 10.1016/j.cub.2015.04.019.
164. Smith M.F., Patton J.L. Variation in mitochondrial cytochrome b sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) // *Molecular Biology and Evolution*. 1991. V. 8. N. 1. P. 85-103. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040638.
165. Šnjegota D., Niedziałkowska M., Vik Stronen A., Borowik T., Plis K., Arakelyan M., Ćirović D., Danila G., Djan M., Ghazaryan A., Gurielidze Z., Hayrapetyan T., Hegyeli Z., Karamanlidis A.A., Kopaliani N., Kusak J., Politov D., Talala M., Tsingarska E., Jędrzejewska B. The role of the Caucasus, Carpathian, and Dinaric–Balkan regions in preserving wolf genetic diversity //

- Mammalian Biology. 2023. V. 103. N. 3. P. 303-315. DOI: 10.1007/s42991-023-00357-4.
166. Šnjegota D., Stronen A.V., Boljte B., Ćirović D., Djan M., Huber D., Jelenčič M., Konec M., Kusak J., Skrbinšek T. Population genetic structure of wolves in the northwestern Dinaric-Balkan region // Ecology and Evolution. 2021. V. 11. N. 24. P. 18492-18504. DOI: 10.1002/ece3.8444.
167. Srinivas Y., Jhala Y. Genetic diversity, structure, and demographic histories of unique and ancient wolf lineages in India // Conservation Genetics. 2024. V. 25. N. 1. P. 33-48. DOI: 10.1007/s10592-023-01553-y.
168. Stolzenburg W. Where the Wild Things Were: Life, Death, and Ecological Wreckage in a Land of Vanishing Predators. Bloomsbury USA, 2009.
169. Sundqvist A.-K., Ellegren H., Olivier M., Vilà C. Y chromosome haplotyping in Scandinavian wolves (*Canis lupus*) based on microsatellite markers // Molecular Ecology. 2001. V. 10. N. 8. P. 1959-1966. DOI: 10.1046/j.1365-294X.2001.01326.x.
170. Szewczyk M., Nowak C., Hulva P., Mergeay J., Stronen A.V., Bolfiková B. Č., Czarnomska S.D., Diserens T.A., Fenchuk V., Figura M., de Groot A., Haidt A., Hansen M.M., Jansman H., Kluth G., Kwiatkowska I., Lubińska K., Michaux J.R., Niedźwiecka N., Nowak S., Olsen K., Reinhardt I., Romański M., Schley L., Smith S., Špinkytė-Bačkaitienė R., Stachyra P., Stępnia K.M., Sunde P., Thomsen P.F., Zwijacz-Kozica T., Mysłajek R.W. Genetic support for the current discrete conservation unit of the Central European wolf population // Wildlife Biology. 2021. V. 2021. N. 2. wlb.00809. DOI: 10.2981/wlb.00809.
171. Szewczyk M., Nowak S., Niedźwiecka N., Hulva P., Špinkytė-Bačkaitienė R., Demjanovičová K., Bolfiková B.Č., Antal V., Fenchuk V., Figura M., Tomczak P., Stachyra P., Stępnia K.M., Zwijacz-Kozica T., Mysłajek R.W. Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe // Scientific Reports. 2019. V. 9. N. 1. e19003. DOI: 10.1038/s41598-019-55273-w.

172. Szyrwelski B.E., Kretschmer R., Matzenbacher C.A., Ferrari F., Alievi M. M., de Freitas T.R.O. Hybridization in canids - a case study of pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) and domestic dog (*Canis lupus familiaris*) Hybrid // *Animals: an Open Access Journal from MDPI*. 2023. V. 13. N. 15. e2505. DOI: 10.3390/ani13152505.
173. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. V. 123. N. 3. P. 585-595. DOI: 10.1093/genetics/123.3.585.
174. Tebelmann H., Ganslosser U. Differences in boldness between Eurasian and American wolves (*Canis lupus*) might be based on adaptive mechanisms // *Ecology and Evolution*. 2024. V. 14. N. 8. e70178. DOI: 10.1002/ece3.70178.
175. Tedford R. H., Wang X., Taylor B. E. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 2009. V. 2009. N. 325. P. 1-218. DOI: 10.1206/574.1.
176. Tennekes M. tmap: Thematic Maps in R // *Journal of Statistical Software*. 2018. V. 84. N. 6. P. 1-39. DOI: 10.18637/jss.v084.i06.
177. Tensen L., Fischer K. Evaluating hybrid speciation and swamping in wild carnivores with a decision-tree approach // *Conservation Biology: The Journal of The Society for Conservation Biology*. 2024. V. 38. N. 1. e14197. DOI: 10.1111/cobi.14197.
178. Thalmann O., Shapiro B., Cui P., Schuenemann V.J., Sawyer S. K., Greenfield D. L., Germonpré M.B., Sablin M.V., López-Giráldez F., Domingo-Roura X., Napierala H., Uerpmann H.P., Loponte D.M., Acosta A.A., Giemsch L., Schmitz R. W., Worthington B., Buikstra J.E., Druzhkova A., Graphodatsky A. S., Ovodov N.D., Wahlberg N., Freedman A. H., Schweizer R.M., Koepfli K.P., Leonard J.A., Meyer M., Krause J., Pääbo S., Green R.E., Wayne R.K. Complete mitochondrial genomes of ancient canids suggest a European origin of domestic dogs // *Science*. 2013. V. 342. N. 6160. P. 871-874. DOI: 10.1126/science.1243650.

179. Thioulouse J., Dray S., Dufour A.B., Siberchicot A., Jombart T., Pavoine S. *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. Springer, 2018.
180. Toonen R.J., Hughes S. Increased throughput for fragment analysis on an ABI PRISM 377 automated sequencer using a membrane comb and STRand software // *Biotechniques*. 2001. V. 31. N. 6. P. 1320-1324. DOI:
181. Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., von Haeseler A., Minh B. Q. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis // *Nucleic Acids Research*. 2016. V. 44. N. 1. P. 232-235. DOI: 10.1093/nar/gkw256.
182. Tsuda K., Kikkawa Y., Yonekawa H., Tanabe Y. Extensive interbreeding occurred among multiple matriarchal ancestors during the domestication of dogs: evidence from inter- and intraspecies polymorphisms in the D-loop region of mitochondrial DNA between dogs and wolves // *Genes and Genetic Systems*. 1997. V. 72. N. 4. P. 229-38. DOI: 10.1266/ggs.72.229.
183. Vilà C., Savolainen P., Maldonado J.E., Amorim I.R., Rice J.E., Honeycutt R.L., Crandall K.A., Lundeberg J., Wayne R.K. Multiple and ancient origins of the domestic dog // *Science*. 1997. V. 276. N. 5319. P. 1687-1689. DOI: 10.1126/science.276.5319.1687.
184. Vilaça S.T., Donaldson M.E., Benazzo A., Wheeldon T.J., Vizzari M.T., Bertorelle G., Patterson B.R., Kyle C.J. Tracing Eastern Wolf origins from whole-genome data in context of extensive hybridization // *Molecular Biology and Evolution*. 2023. V. 40. N. 4. P. msad055. DOI: 10.1093/molbev/msad055.
185. vonHoldt B., Fan Z., Ortega-Del V.D., Wayne R.K. EPAS1 variants in high altitude Tibetan wolves were selectively introgressed into highland dogs // *PeerJ*. 2017. V. 5. P. e3522. DOI: 10.7717/peerj.3522.
186. vonHoldt B. M., Hinton J. W., Shutt A.C., Murphy S.M., Karlin M.L., Adams J.R., Waits L.P., Brzeski K.E. Reviving ghost alleles: Genetically admixed coyotes along the American Gulf Coast are critical for saving the endangered red wolf // *Science Advances*. 2022. V. 8. N. 26. P. eabn7731. DOI: 10.1126/sciadv.abn7731.

187. vonHoldt B.M., Pollinger J.P., Earl D.A., Parker H.G., Ostrander E.A., Wayne R.K. Identification of recent hybridization between gray wolves and domesticated dogs by SNP genotyping // *Mammalian Genome: Official Journal of the International Mammalian Genome Society*. 2013. V. 24. N. 1-2. P. 80-88. DOI: 10.1007/s00335-012-9432-0.
188. Wang G.D., Zhang M., Wang X., Yang M.A., Cao P., Liu F., Lu H., Feng X., Skoglund P., Wang L., Fu Q., Zhang Y.P. Genomic approaches reveal an endemic subpopulation of gray wolves in Southern China // *iScience*. 2019. V. 20. P. 110-118. DOI: 10.1016/j.isci.2019.09.008.
189. Wang I.J. Examining the full effects of landscape heterogeneity on spatial genetic variation: a multiple matrix regression approach for quantifying geographic and ecological isolation // *Evolution*. 2013. V. 67. N. 12. P. 3403-3411. DOI: 10.1111/evo.12134.
190. Wang J. An estimator for pairwise relatedness using molecular markers // *Genetics*. 2002. V. 160. N. 3. P. 1203-1215. DOI: 10.1093/genetics/160.3.1203.
191. Wang X., Damuth J. Cope's rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids // *Science*. 2004. V. 306. P. 101-104. DOI: 10.1126/science.1102417.
192. Wang X., Tedford R.H., AntN M. *Dogs: their fossil relatives and evolutionary history*. New-York: Columbia University Press, 2008. 232 p.
193. Wasserman T., Cushman S., Schwartz M., Wallin D. Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics: *Martes americana* in northern Idaho // *Landscape Ecology*. 2010. V. 25. P. 1601-1612. DOI: 10.1007/s10980-010-9525-7.
194. Wayne R.K., vonHoldt B.M. Evolutionary genomics of dog domestication // *Mammalian Genome*. 2012. V. 23. N. 1. P. 3-18. DOI: 10.1007/s00335-011-9386-7.
195. Werhahn G., Senn H., Kaden J., Joshi J., Bhattarai S., Kusi N., Sillero-Zubiri C., Macdonald D.W. Phylogenetic evidence for the ancient Himalayan wolf: towards a clarification of its taxonomic status based on genetic sampling from

- western Nepal // Royal Society Open Science. 2017. V. 4. N. 6. P. e170186. DOI: DOI:10.1098/rsos.170186.
196. Werhahn G., Senn H., Macdonald D.W., Sillero-Zubiri C. The diversity in the genus *Canis* challenges conservation biology: a review of available data on asian wolves // Frontiers in Ecology and Evolution. 2022. V. 10. P. e782528. DOI: 10.3389/fevo.2022.782528.
 197. Wesley-Hunt G.D., and Flynn J.J. Phylogeny of the carnivora: Basal relationships among the carnivoramorphans, and assessment of the position of 'miacoidea' relative to carnivora // Journal of Systematic Palaeontology. 2005. V. 3. N. 1. P. 1-28. DOI: 10.1017/S1477201904001518.
 198. Westgate J.A., Pearce G.W., Preece S.J., Schweger C.E., Morlan R.E., Pearce N.J.G., Perkins T.W. Tephrochronology, magnetostratigraphy and mammalian faunas of Middle and Early Pleistocene sediments at two sites on the Old Crow River, northern Yukon Territory, Canada // Quaternary Research. 2017. V. 79. N. 1. P. 75-85. DOI: 10.1016/j.yqres.2012.09.003.
 199. Wickham H. ggplot2: elegant graphics for data analysis. New York: Springer-Verlag, 2016.
 200. Winter D.J. mmod: an R library for the calculation of population differentiation statistics // Molecular Ecology Resources. 2012. V. 12. N. 6. P. 1158-1160. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2012.03174.x
 201. Winter D.J. rentrez: an R package for the NCBI eUtils API // The R Journal. 2017. V. 9. N. 2. P. 520-526. DOI: 10.32614/RJ-2017-058.
 202. Yang Z. Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: approximate methods // Journal of Molecular Evolution. 1994. V. 39. N. 3. P. 306-314. DOI: 10.1007/BF00160154.
 203. Zhang H., Zhang J., Zhao C., Chen L., Sha W., Liu G. Complete mitochondrial genome of *Canis lupus campestris* // Mitochondrial DNA. 2015. V. 26. N. 2. P. 255-6. DOI: 10.3109/19401736.2013.823186.
 204. Zhang W., Fan Z., Han E., Hou R., Zhang L., Galaverni M., Huang J., Liu H., Silva P., Li P., Pollinger J.P., Du L., Zhang X., Yue B., Wayne R.K., Zhang Z.

Hypoxia adaptations in the grey wolf (*Canis lupus chanco*) from Qinghai-Tibet Plateau // PLOS Genetics. 2014. V. 10. N. 7. P. e1004466. DOI: 10.1371/journal.pgen.1004466.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1 Приложения. Размер выборок и число полученных ядерных и митохондриальных генотипов

Код	Регион	Всего образцов	Число генотипов по микросателлитам	Число митохондриальных последовательностей
Eur	Архангельская область	22	19	8
Eur	Республика Чувашия	4	2	3
Eur	Калужская область	10	8	8
Eur	Республика Карелия	11	7	9
Eur	Республика Коми	4	0	4
Eur	Ленинградская область	10	1	10
Eur	Республика Марий Эл	11	3	9
Eur	Мурманская область	1	0	1
Eur	Ненецкий АО	6	5	4
Eur	Нижегородская область	10	7	8
Eur	Новгородская область	33	25	16
Eur	Пермский край	41	40	15
Eur	Смоленская область	15	15	5
Eur	Тверская область	18	15	10
Eur	Вологодская область	35	25	14
Eur	Рязанская область	3	3	0
Eur	Республика Башкортостан	1	1	0
Eur	Удмуртская Республика	2	2	0
Eur	Республика Мордовия	2	2	0
Eur	Республика Татарстан	1	1	0
Eur	Тульская область	2	2	0
Sau	Республика Адыгея	9	7	5
Sau	Чеченская Республика	8	8	3
Sau	Республика Крым	5	0	5
Sau	Республика Ингушетия	2	0	2
Sau	Республика Калмыкия	11	11	1
Sau	Кабардино-Балкарская Республика	5	4	2
Sau	Краснодарский край	1	1	1
Sau	Ставропольский край	48	46	14
Sau	Атырауская область (Республика Казахстан)	11	11	3
Sau	Актюбинская область (Республика Казахстан)	4	4	0
Sau	Ростовская область	3	3	0

Код	Регион	Всего образцов	Число генотипов по микросателлитам	Число митохондриальных последовательностей
KZ	Жамбылская область (Республика Казахстан)	1	1	1
KZ	Карагандинская область (Республика Казахстан)	39	39	3
KZ	Костанайская область (Республика Казахстан)	9	9	0
KZ	Абайская область (Республика Казахстан)	9	9	0
KZ	Северо Казахстанская область (Республика Казахстан)	8	8	0
KZ	Актюбинская область (Республика Казахстан)	8	8	1
TrUr	Республика Алтай	60	60	12
TrUr	Иркутская область	2	2	2
TrUr	Республика Хакасия	17	13	7
TrUr	Красноярский край (кроме северных районов)	13	10	9
TrUr	Курганская область	24	19	13
TrUr	Тюменская область (кроме ЯНАО и ХМАО)	12	8	7
TrUr	Республика Тыва	12	12	2
TrUr	Алтайский край	20	20	0
TrUr	Республика Казахстан	1	1	0
TrUr	Омская область	4	4	0
ZB	Амурская область	9	9	7
ZB	Республика Бурятия	14	14	8
ZB	Еврейская автономная область	2	2	2
ZB	Забайкальский край	5	5	3
Sib	Красноярский край - Туруханский и Эвенкийский районы	8	8	6
Sib	Якутия	70	66	22
Chuk	Чукотский АО	83	80	25
Chuk	Камчатский край (Пенжинский район, Корякия)	4	4	2

Таблица 2 Приложения. Список референсных последовательностей для вошедших в итоговый анализ гаплотипов контрольного региона мтДНК, описанных по литературным источникам

Номер последовательности в базе NCBI GenBank	Гаплотип	Источник
AB007374.1	H86	Tsuda <i>et al.</i> , 1997
AB007376.1	H87	Tsuda <i>et al.</i> , 1997
AB499825	H88	Matsumura <i>et al.</i> , 2014
AB480736.1	H103	Matsumura <i>et al.</i> , 2014
AB499821	H104	Matsumura <i>et al.</i> , 2014
AB499823	H105	Matsumura <i>et al.</i> , 2014
AB480740.1	H106	Ishiguro <i>et al.</i> , 2009
AB480743.1	H107	Ishiguro <i>et al.</i> , 2009
AB500700.1	H108	Ishiguro <i>et al.</i> , 2009
AF008137.1	H109	Vilà <i>et al.</i> , 1997
AF008141.1	H110	Vilà <i>et al.</i> , 1997
AF115694.1	H118	Randi <i>et al.</i> , 2001
AF115696.1	H119	Randi <i>et al.</i> , 2001
AF115697.1	H120	Randi <i>et al.</i> , 2001
AF115699.1	H121	Randi <i>et al.</i> , 2001
DQ480506	H132	Björnerfeldt <i>et al.</i> , 2006
DQ480508	H133	Björnerfeldt <i>et al.</i> , 2006
KX898356.1	H150	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898355.1	H165	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898353.1	H187	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898337.1	H188	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898310.1	H189	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898311.1	H190	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898309.1	H191	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KC896375	H223	Zhang <i>et al.</i> , 2015
KF661043	H228	Thalmann <i>et al.</i> , 2013
KF661051	H229	Thalmann <i>et al.</i> , 2013
KX898338.1	H230	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898334.1	H231	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898335.1	H232	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898324.1	H244	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898329.1	H293	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898339.1	H295	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898315.1	H297	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898316.1	H298	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898325.1	H299	Ersmark <i>et al.</i> , 2016

Номер последовательности в базе NCBI GenBank	Гаплотип	Источник
KX898327.1	H300	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898330.1	H301	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898332.1	H302	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898333.1	H303	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898342.1	H304	Ersmark <i>et al.</i> , 2016
KX898351.1	H306	Ersmark <i>et al.</i> , 2016

Таблица 3 Приложения. Список черепов, использованных в краниометрическом анализе.

Номер черепа	Коллекция	Регион
01-1939	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-1955	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-1987	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-1988	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-1990	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-2018	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-2019	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-2020	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
01-2021	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
02-2021s	Воронежский заповедник	Воронежский заповедник
1146 (собака)	А.Б. Савинецкий	NA

Номер черепа	Коллекция	Регион
347 (шакал)	А.Б. Савинецкий	NA
s178057c	ЗММГУ	Республика Алтай
s31666c	ЗММГУ	Республика Дагестан
s31672	ЗММГУ	Республика Дагестан
s31674c	ЗММГУ	Республика Дагестан
S31734c	ЗММГУ	Иркутская область
s31735	ЗММГУ	Иркутская область
s-31677	ЗММГУ	Камчатский край
s-31732c	ЗММГУ	Камчатский край
s-40534c	ЗММГУ	Камчатский край
s-43834c	ЗММГУ	Камчатский край
s-43835c	ЗММГУ	Камчатский край
s-51135c	ЗММГУ	Камчатский край
s-52472c	ЗММГУ	Камчатский край
s40533c	ЗММГУ	Камчатский край
s67549c	ЗММГУ	Республика Коми
s130274c	ЗММГУ	Красноярский край
s41428c	ЗММГУ	Красноярский край
s43019c	ЗММГУ	Красноярский край
s45253c	ЗММГУ	Красноярский край
s188010c	ЗММГУ	Мурманская область
s188011c	ЗММГУ	Мурманская область
s52221c	ЗММГУ	Омская область
s52222c	ЗММГУ	Омская область
67549c	ЗММГУ	Печоро-Илычский заповедник
s51025c	ЗММГУ	Саратовская область

Номер черепа	Коллекция	Регион
s51030c	ЗММГУ	Саратовская область
s51041c	ЗММГУ	Саратовская область
s51047c	ЗММГУ	Саратовская область
s51048c	ЗММГУ	Саратовская область
Я5с	ЗММГУ	Республика Саха (Якутия)
10С	ГДМ	Республика Саха (Якутия)
13С	ГДМ	Республика Саха (Якутия)
s112841c	ЗММГУ	Республика Саха (Якутия)
s112843c	ЗММГУ	Республика Саха (Якутия)
s31731c	ЗММГУ	Республика Саха (Якутия)
s39785c	ЗММГУ	ЯНАО
s67561c	ЗММГУ	ЯНАО
s67568c	ЗММГУ	ЯНАО
s153647c	ЗММГУ	Республика Калмыкия

Примечание. ЗММГУ – Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова,
ГДМ – Государственный Дарвиновский музей