

УДК 575.174.015.3

## ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВОЛКА, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ

© 2022 г. П. А. Казимиров<sup>1</sup>, Д. В. Политов<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: dmitri\_p@inbox.ru

Поступила в редакцию 09.07.2022 г.

После доработки 19.07.2022 г.

Принята к публикации 20.07.2022 г.

Обзор посвящен анализу популяционно-генетических исследований волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) с применением молекулярных подходов. Рассмотрена внутривидовая систематика вида, современное состояние внутривидовой генетической изменчивости и дифференциации в разных частях ареала с фокусом на популяции Палеарктики, а также факторы, оказывающие на них влияние, в частности антропогенное воздействие. Затронуты вопросы гибридизации волка с домашними собаками.

**Ключевые слова:** волк, генетика популяций, внутривидовая изменчивость, межпопуляционная дифференциация, подвиды, миграции, гибридизация волка с собакой

**DOI:** 10.31857/S0042132422050076

### ВВЕДЕНИЕ

Волк, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – самый важный для человека из крупных хищников. Вид обитает в широком спектре условий Северного полушария в Старом и Новом Свете. При этом исторический ареал его был шире современного (Волк. Происхождение..., 1985). Состояние популяций волка в разных его частях сильно различается, от полного истребления (Япония, большинство штатов США) или попыток реинтродукции (Йеллоустон), или естественного восстановления на ранее “защищенных” от волка территориях (Скандинавия и др.) до процветания, увеличения численности и усиления конфликта с человеком (Россия, Казахстан, Финляндия и др.). Обитание волка в таких разных природных зонах, как арктические пустыни, тундра, экотон тундра–тайга, таежные, смешанные и широколиственные леса (в том числе горные), субальпийский пояс, лесостепи, степи, полупустыни и пустыни в определенном смысле уникально, поскольку этими условиями практически исчерпывается спектр возможных наземных биогеоценозов. Универсализм в питании и оппортунизм в репродукции (способность находить или создавать в почти любом экотопе места для размножения) у такого крупного хищника, а также широкий спектр физиолого-биохимических адаптаций, развитых до подобной степени, фактически не имеют аналогов среди млекопитающих. Кроме того, волк является активным мигрантом, и, хотя многие размножающиеся пары и семьи занимают свои участки на протяжении десятков лет, другие

особи способны преодолевать сотни и даже тысячи километров в ходе natalной миграции и успешно создавать семьи на новых территориях, существенно удаленных от места рождения (Fabbri et al., 2007). В данном контексте встает вопрос о природе подобных адаптаций, ее генетических основах, практическом применении знаний о внутривидовой популяционной структуре волка. Данные об уровнях внутри- и межвидовой генетической изменчивости по молекулярно-генетическим маркерам и ее распределении по ареалу являются основой как мер контроля численности волка в регионах с его высокой численностью, так и разработки стратегии охраны генофондов при низкой плотности популяций в других регионах.

### ЦЕНТР ПРОИСХОЖДЕНИЯ СОВРЕМЕННОГО ВОЛКА

Популяции древних волков существовали в Северном полушарии, по крайней мере, на протяжении 300 тыс. лет (Sotnikova, Rook, 2010). В позднем плейстоцене, в период последнего максимума оледенения, ареал волка был весьма широк. Однако на большей части Евразии и Северной Америки популяции не были представлены волком современного типа, который появился на территории Берингии около 25 тыс. лет назад и начал активно распространяться из района севера Азиатской Пацифики, вытесняя ныне вымершие плейстоценовые формы и расширяя ареал *Canis lupus* на

запад на всю Евразию и на восток в Новый Свет (Loog et al., 2020).

### ВНУТРИВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА ВОЛКА

Вопрос внутривидового таксономического деления волка весьма объемён, в полной мере не может быть рассмотрен в данном обзоре и заслуживает отдельного самостоятельного освещения. Однако мы не считаем возможным полностью опустить его в данной статье, поэтому приводим здесь краткое описание проблемы.

С момента представления первой полноценной системы подвидов волка (Росcock, 1935), внутривидовое деление *Canis lupus* не раз пересматривалось. Так, на территории Евразии различными авторами выделялось вплоть до 15 подвидов (Гептнер и др., 1967; Волк. Происхождение..., 1985; Mech, 1974; Nowak, 1995). Большинство предложенных систем подвидового деления основываются на привязке подвидов к экологическим зонам и на ассоциированных с ними морфологических адаптациях. При этом наличие данных о расселении волков на дальние расстояния, в том числе в другие биотопы, ставит вопрос о том, какими именно механизмами — генетическими или эпигенетическими — обусловлена данная морфологическая изменчивость. Иными словами, обусловлен ли внешний облик волка, в том числе комплекс потенциально адаптивно значимых его признаков, канализацией индивидуального развития в определенных условиях среды или же это результат дарвиновского отбора в череде поколений и при частичной или полной изоляции тех или иных популяционных группировок? От того, какие факторы вызывают фенотипическое своеобразие той или иной фенотипической вариации волка, зависит в конечном итоге и решение вопроса о ее таксономическом статусе. В любом случае первым этапом в познании генетической структуры вида является анализ с помощью определения изменчивости структурных генов и некодирующей ДНК, то есть стандартных молекулярно-генетических маркеров “старого поколения”. В последние годы во многих странах и особенно для некоторых международных консорциумов появилась возможность дополнять эти данные полногеномными или полученными по панелям однонуклеотидных полиморфизмов (SNP, Single Nucleotide Polymorphisms). Эпигенетические подходы, в частности анализ дифференциальной экспрессии генов, пока весьма ограниченно применяются для определения статуса экотипов волка и его внутривидовой структуры.

Наиболее развернутая для волка Палеарктики система подвидов включает: тундряного волка *C. l. albus* Kerr 1792, обыкновенного, или лесного *C. l. lupus* (Linnaeus, 1758), иберийского *C. l. signatus*, апеннинского *C. l. italicus* Altobello, 1921, кавказского *C. l. cubanensis* Ognev 1923, степного *C. l. camp-*

*estris* Dwigubski, 1804, монгольского/тибетского *C. l. chanco* Gray, 1863 и пустынного *C. l. desertorum* Bogdanov, 1882. Иногда выделяется также сибирский лесной подвид *C. l. altaicus* и некоторые другие, менее признанные. Что касается волка южных регионов Азии, где вследствие преследования человеком и исчезновения диких территорий ареал волка в XX в. оказался фрагментированным, выделяются не только подвиды (азиатский или азиатский (индийский) волк *C. l. pallipes* Sykes 1831, арабийский *C. l. arabs* Росcock 1934), но и, в частности, для Индостана, новые виды, например, гималайский (*C. himalayaensis* Aggarwal, Kivisild, Ramadevi & Singh, 2003) и индийский (*C. indica* Aggarwal, Kivisild, Ramadevi & Singh, 2003). Эти волки рассматриваются некоторыми специалистами одними из наиболее древних в Евразии на основании изменчивости их мтДНК (Aggarwal et al., 2007). Однако, следует отметить, что существуют существенные отклонения от данной системы как в сторону объединения подвидов (Corbet, 1979), так и в сторону дробительства (Суворов, Кириенко, 2008).

Широкое применение молекулярно-генетических методов также не привнесло ясности, а в некоторых случаях еще более размыло понятие подвидов. В качестве примера можно привести иберийского волка *C. l. signatus*, который в одних работах рассматривается как подвид (Pires et al., 2017), в других же — как популяция (Hindrikson et al., 2017). При этом данный подвид не признается таксономическим справочником (Mammalian species..., 2005), но, в то же время, присутствует как подвид в таксономической системе NCBI (National Center for Biotechnology Information) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/www-tax.cgi?id=425934>).

Как и для южноазиатских волков, при рассмотрении таксономического статуса некоторых популяций волка Нового Света дебаты выходят уже на уровень видов. Так, восточный волк или североамериканский лесной волк рассматривается одними исследователями как подвид серого волка — *Canis lupus lycaon* — или красного волка — *C. rufus lycaon* — другими же — как отдельный вид — *C. lycaon* Schreber, 1775 (Beeland, 2013). Однако, что касается волков Востока Северной Америки, давно установлено, что они представляют собой комплекс гибридных форм, образованных волком и койотом, *Canis latrans* Say, 1823, и их своеобразие представляет собой скорее результат сложных процессов интрогрессии, чем изоляции и локальной адаптации (Nowak, Federoff, 2002).

### К ВОПРОСУ О ВОЛКО-СОБАЧИХ ГИБРИДАХ

Еще одна проблема, непосредственно связанная с изменением генетической структуры локальных популяций волка, которую мы затронем здесь лишь

поверхностно, поскольку она заслуживает отдельного тщательного обсуждения — гибридизация волка с домашними собаками *C. l. familiaris*. Возможность скрещивания волка с собаками с последующим образованием фертильных гибридов приводит к “утечке” искусственно отобранных аллелей в дикие популяции, что может привести к снижению общей приспособленности популяции (Wayne, Brown, 2001; Mallet, 2005). Частота гибридизации с собаками зависит, в том числе, от плотности популяции волка и наличия возможности взаимодействия с собаками (Mech, Voitani, 2006; Lorenzini et al., 2014). Наиболее проблемными регионами по данным факторам являются европейские популяции, в которых, как следствие, наблюдается высокая частота гибридизации с собаками (Anderson et al., 2002; Randi, Lucchini, 2002; Fabbri et al., 2014).

### ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

В 2015 году в Финляндии за добычу трех волков были заключены в тюрьму 12 человек. Осужденные заявляли о своей невиновности, ссылаясь на то, что добытые животные были гибридами волка и собаки (Peltola, Heikkilä, 2018). Регулярно добываемые в Европе волки-меланисты и другие фенотипически девиантные особи, как предполагается, могут быть потомками искусственно разводимых и периодически убегающих в природу североамериканских волков или волко-собачьих гибридов с их участием, так что в целом для европейских популяций процент особей, содержащих ту или иную, иногда небольшую, пропорцию собачьих генов был оценен в 62% с помощью обширной панели SNP (Pilot et al., 2018).

Эти примеры наглядно иллюстрируют, что вопросы внутривидовой дифференциации и гибридизации представляют не только научную ценность, но имеют также значительный законодательный вес — для установления любых правил природопользования необходима возможность четко определить спектр животных, к которым применимы данные предписания.

### ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

#### *Европа*

С начала нашей эры популяция волка на территории Европы подвергалась активному антропогенному воздействию. Между средневековьем и началом XX в. расширение территорий, отведенных под сельское хозяйство, совершенствование методов добычи и придание охоте на волка хорошо организованного характера позволила полностью уничтожить популяции хищника на территории некоторых стран (Mallinson, 1978). Так, в Англии и Шотландии волк был уничтожен в 1684 г., в Ирландии — около 1970 г., во Франции —

к концу 1927 г., в Дании — в 1772 г., в Баварии — в 1847 г., в Швейцарии — в конце XVIII века, в Скандинавии — в 1960 г. В Восточной Европе, Пиренейском полуострове и Италии компании по уничтожению волка имели менее организованный характер и не привели к полному уничтожению хищника (Voitani, 1995), чему способствовало, впрочем, обитание волка этих регионов в горных или обширных лесных биотопах, где он менее уязвим.

Такой мощный антропогенный пресс привел к тому, что ареал волка на территории Европы фрагментирован с хорошо обособленными популяциями. Тем не менее, способность волка к расселению на большие расстояния позволяет ему преодолевать “ничейную землю” и мигрировать между популяциями (Hindrikson et al., 2017).

Во многих популяциях Европы до сих пор наблюдается пониженное генетическое разнообразие, вызванное эффектом “бутылочного горлышка” и дальнейшим инбридингом (Wayne et al., 1992; Ellegren, 1999; Flagstad et al., 2003; Lucchini et al., 2004; Jędrzejewski et al., 2005; Liberg et al., 2005; Aspi et al., 2006; Gomerčić et al., 2010; vonHoldt et al., 2010). При этом законодательство, касающееся статуса волка и его охраны, различается в странах Европы. Этот факт добавляет напряжения к уже местами довольно острому вопросу сохранения, защиты и реинтродукции волка (Ciucci et al., 2009; Deinet et al., 2013; Reinhardt et al., 2013; Ražen et al., 2016; Åkesson et al., 2021)

#### *Иберийский (Пиренейский) полуостров*

Популяция волка на Северо-Западе Иберийского п-ва находится в шатком равновесии. На 2007 г. численность популяции оценивалась в 2500 особей по данным “Large Carnivore Initiative for Europe” (Large Carnivore Initiative for Europe > Large carnivores > Wolf (lcie.org)). Как в Португалии, так и в Испании выдвигаются аргументы о признании волка уязвимым видом и о проведении мероприятий по его защите (Torres, Fonseca, 2016; Ordiz et al., 2022). При этом наблюдается устойчиво высокое внутривидовое генетическое разнообразие. Так, в исследовании 2006 г., проведенном по 13 микросателлитным маркерам, минимальные значения ожидаемой гетерозиготности составили 0.44 (Ramirez et al., 2006), а в 2018 г. — 0.57 по 46 микросателлитам (0.48 при дроблении популяции на более мелкие кластеры) (Silva et al., 2018).

Внутри иберийской популяции наблюдается довольно интересная популяционная структура — популяция подразделена на четыре обособленных кластера. При этом каких-то явных факторов, которые могли бы ограничить миграцию особей между кластерами или как-то объяснить малые дистанции расселения, не выявлено (Silva et al., 2018). Сто-

ит отметить, что, хотя в начале XXI в. свидетельств гибридизации волка с собакой на Иберийском п-ве не было обнаружено (Ramirez et al., 2006), несколькими годами спустя уже были описаны множественные встречи волко-собачьих гибридов (Godinho et al., 2011). Хотя такие тенденции и могут свидетельствовать об увеличении антропогенного влияния на популяцию, стоит отметить малый размер выборки в работе 2006 г. — 20 диких волков, по сравнению с работой 2011 г. — 208 диких волков, а также расширенный спектр используемых в более поздней работе микросателлитных маркеров.

### Италия

Итальянская популяция волка подошла крайне близко к исчезновению — в 1970-х гг. численность составляла всего около 100 особей (Mech, Voitani, 2006). Такое снижение численности вкупе с высокой степенью изолированности популяции привело к значительному снижению генетического разнообразия. Так, уровни внутривидового генетического разнообразия, определенные по ядерным маркерам, в итальянской популяции ниже на 33–42%, по сравнению с другими европейскими популяциями — работа 2004 г. по 18 микросателлитным маркерам показала для Италии самые низкие среди исследованных восьми популяций уровни наблюдаемой ( $H_O$ ) и ожидаемой ( $H_E$ ) гетерозиготности ( $H_O$  для Италии  $0.44 \pm 0.21$  при средних значениях  $0.56 \pm 0.09$ ) (Lucchini et al., 2004); работа 2014 г. по широкому спектру SNP (33958 аутомных и 651 на X-хромосоме) так же показала для итальянской популяции наименьшие уровни гетерозиготности ( $H_O$  для Италии  $0.161 \pm 0.010$ , среди других исследованных популяций только у иберийской популяции это значение меньше  $0.2 - 0.173 \pm 0.010$ ) (Pilot et al., 2014b). Исследования митохондриальных маркеров показали в итальянской популяции присутствие двух гаплотипов (WH14 и WH19), причем оба были уникальными, не отмеченными в других регионах (Montana et al., 2017).

В конце XX в. итальянские волки реколонизировали территорию Альп, сформировав новую популяцию (Fabbri et al., 2007). В настоящее время численность альпийской популяции растет, как и внутривидовое генетическое разнообразие. Данный процесс происходит, в том числе, за счет дальних миграций. Так, динамичный генетический мониторинг популяции с использованием анализа контрольного региона митохондриальной ДНК и 16 аутомных микросателлитных маркеров показал присутствие стай, в которых наблюдаемая гетерозиготность была выше ожидаемой ( $H_O = 0.79$ ;  $H_E = 0.56$ ), а также случаи повышения уровня наблюдаемой гетерозиготности внутри стаи после зарегистрированных миграций (с  $0.59$  до  $0.64$ ) (Magucco et al., 2022).

Исследование гибридизации волков с собаками на территории Италии с использованием 18 микросателлитных маркеров и дополнительного секвенирования контрольного региона мтДНК у выявленных гибридов показал, что 6.5% волков несут гибридные генотипы. Однако авторы отмечают, что результаты сильно варьировались в зависимости от используемых маркеров (Lorenzini et al., 2014). Недавние работы выявили еще более высокие частоты гибридов — до 26% (Caniglia et al., 2020) и даже до 50% в Центральной Италии (Salvatori et al., 2019).

### Динаро-Балканы

Балканский п-ов и Динарское нагорье в частности, являются местами обитания для одной из наиболее крупных популяций волка в Европе (Chapron et al., 2014). Динаро-Балканская популяция также демонстрирует одни из наивысших уровней внутривидового генетического разнообразия, как по митохондриальным — шесть гаплотипов в Болгарии, четыре — в Хорватии, включая один уникальный, гаплотипическое разнообразие для Хорватии  $0.711 \pm 0.018$  (Randi et al., 2000; Gomerčić et al., 2010), так и по ядерным маркерам — при анализе 18 микросателлитных маркеров  $H_O$  достигает  $0.74$ ,  $H_E = 0.75$  (Šnjegota et al., 2018). Высокие уровни генетического разнообразия вкупе с географическим положением привели к тому, что Динаро-Балканская популяция послужила важным источником мигрантов для популяций Италии (Ražen et al., 2016).

Исследования внутривидового генетического разнообразия с использованием микросателлитных маркеров показали присутствие трех генетических кластеров внутри Динаро-Балканской популяции — Словения и север Хорватии; юг Хорватии и Босния и Герцеговина; Сербия. В популяции Словении и севера Хорватии наблюдалось снижение внутривидового генетического разнообразия, в частности эффективного размера популяции. Такие результаты соотносятся с историческими данными — популяция Словении больше других пострадала от антропогенного пресса в конце XX в. (Šnjegota et al., 2021).

### Карпаты

В Карпатах также обитает одна из крупнейших европейских популяций волка, которая является важным источником генетического разнообразия для восстанавливающихся популяций Европы (Gula et al., 2009; Hindrikson et al., 2017). В ряде исследований описано разделение карпатской популяции на северный и южный генетические кластеры, как по мтДНК, так и по аутомным микросателлитным маркерам (Pilot et al., 2006; Stronen et al., 2013, 2015), однако последние исследования с использованием массивных баз аутомных SNP (65 000 маркеров) показали, что кластеризация

между северными и южными регионами, хотя и присутствует, недостаточно выражена для достоверного выделения двух генетических кластеров. Это же исследование показало “переходный” характер генотипов волков из Молдавии, находящейся на стыке двух кластеров – генотипы молдавских волков представляют собой смесь генотипов, относящихся к северному и южному кластерам. Оба кластера также показывают схожие уровни генетического разнообразия –  $H_O = 0.230$ ,  $H_E = 0.234$ , 77.03% полиморфных локусов на юге;  $H_O = 0.231$ ,  $H_E = 0.229$ , 71.18% полиморфных локусов на севере (Ericson et al., 2020).

#### *Центральная Европа и Прибалтика*

Популяции центральноевропейских равнин и балканского региона представляют собой крайне интересную популяционно-генетическую задачу – две популяции, ранее явно представлявшие собой независимые популяционно-географические единицы, вследствие расширения ареалов более не разделены географически. Стоит понимать, что определение популяционных единиц несет не только научную ценность, но и служит глубоко практической цели формирования природоохранных стратегий, где популяции являются основой для выделения единиц природопользования (Conservation units/management units). Используемая в настоящее время система популяций для территории Европы (на которую опирается и этот обзор) была предложена в 2008 г. группой экспертов “Large Carnivore Initiative for Europe” и основывается, в том числе, на характеристике ареалов и непрерывности присутствия волка на территории популяции (Linnell et al., 2008). Авторы сообщения отмечают, что границы популяций необходимо будет пересматривать в будущем по мере расширения ареалов обитания волка и расширения базы доступных данных.

В 2020 г. было выдвинуто предложение объединить центральноевропейскую и балканскую популяции в единую популяционную единицу (Gula et al., 2020). Работа основывается, в первую очередь, на том факте, что популяции связаны миграционными коридорами, а также на схожести природных условий в ареалах популяций. Работа также ссылается на ряд популяционно-генетических исследований, показывающих отсутствие разделения популяций на отдельные кластеры (Pilot et al., 2010; Czarnomska et al., 2013; Stronen et al., 2013). Чуть меньше года спустя в ответ на это предложение выходит ответная статья, поддерживающая сохранение устоявшейся системы популяций (Szewczyk et al., 2021). Авторы указывают на крайне ограниченный размер выборки с центральноевропейских равнин в статьях, на которые ссылается Гула с соавт. (стоит также отметить, что часть авторов статьи-опровержения также участвовали

в написании статей, на которые ссылается Гула с соавт.). Авторы также приводят ряд своих исследований, которые были “опущены” в работе (Gula et al., 2020) и которые демонстрируют существование двух независимых генетических кластеров – центральноевропейского и балтийского – а также существование зоны контакта этих кластеров на территории Польши (Lesniak et al., 2017; Szewczyk et al., 2019). Авторы также отмечают, что при определении популяций и связанных с ними единиц природопользования необходимо учитывать широкий спектр факторов, включая политику природопользования в разных странах и заключают, что популяционные границы, выдвинутые в работе (Linnell et al., 2008), на данный момент все еще являются оптимальными с точки зрения сохранения и регулирования численности волка.

Исследование генетического разнообразия центральноевропейских популяций с использованием 13 микросателлитных маркеров показало относительно высокие уровни ожидаемой (0.592–0.733) и наблюдаемой (0.597–0.738) гетерозиготности в регионе, где меньшие значения соответствуют недавно колонизированному региону. Авторы также отмечают различия в уровнях генетического разнообразия внутри польской популяции, где на северо-западе наблюдаются более высокие значения гетерозиготности по сравнению с южными регионами ( $H_O$  0.627 против 0.597), что также соотносится с разнообразием митохондриальных гаплотипов (Szewczyk et al., 2019).

#### *Финляндия*

Долгое время считалось, что финская популяция составляет единое целое с популяцией Северо-Запада России (Pulliainen, 1980; Mech, Voitani, 2006), однако более поздние работы указывают на обособленность популяций, несмотря на их географическую близость. Так, (Aspi et al., 2009) показали, что генетическая дистанция между финской и российской популяциями лишь ненамного меньше генетической дистанции между популяциями Финляндии и Скандинавского п-ва, описанных в (Seddon et al., 2006), при том, что последние разделены расстоянием в 600 км и соединены относительно узким миграционным коридором. Более поздние исследования, ориентированные на установление исторических трендов, показали, что в Финляндии идет снижение уровня генетического разнообразия волка на фоне сокращения популяции и уменьшения миграционного потока из соседствующих популяций. Так, по 12 микросателлитным маркерам 20% аллельных вариантов уникальны для проб, отобранных до 1960 г., хотя общий уровень гетерозиготности существенно не меняется и варьируется от 0.669 до 0.721 в течение XX в. Количество присутствующих митохондриальных гаплотипов снизилось с 5 до 3 в тече-

ние XX в. (Jansson et al., 2012, 2014). Авторы отмечают, что восстановление миграционных коридоров является приоритетной задачей для сохранения и восстановления генетического разнообразия в финской популяции.

#### *Скандинавия*

Популяция волка на Скандинавском п-ве была полностью уничтожена к 1960-м гг., хищник отсутствовал в регионе вплоть до спонтанной реколонизации с территории СССР в 1980-е. В 1983 г. впервые был зафиксирован случай размножения в заново образовавшейся популяции. К 2002 г. численность волков на территории Скандинавии достигла почти 100 особей (Flagstad et al., 2003). В настоящее время популяция составляет приблизительно 450 особей (Smeds et al., 2021).

Детальное изучение и массовое генотипирование особей в популяции позволило восстановить в полном объеме родословную популяции вплоть до 2012 г. (Åkesson et al., 2016). Таким образом, скандинавская популяция волка является крайне наглядным модельным примером для изучения генетических процессов в популяциях малых размеров. Так, на примере скандинавской популяции в очередной раз была продемонстрирована ключевая роль мигрантов в сохранении генетического разнообразия, особенно в малых недавно установившихся популяциях — на 26 микросателлитных маркерах было показано увеличение уровней ожидаемой гетерозиготности от 0.533 до 0.605 за последние 30 лет, а также увеличение количества аллелей в 23 из 26 локусов. При этом уровень генетического разнообразия все еще остается более низким, чем в популяциях Финляндии ( $H_E = 0.734$ ) и России ( $H_E = 0.756$ ) (Åkesson et al., 2016, 2021).

Интересно, что за всю историю популяции было зарегистрировано всего два случая гибридизации волка с собакой (Vilà et al., 2003; Smeds et al., 2021), а полногеномное исследование совсем не нашло свидетельств такой гибридизации (Smeds et al., 2021). Однако, нельзя исключать, что этот отрицательный вердикт следует рассматривать с учетом возможного “загрязнения” баз данных по скандинавским волкам референсными генотипами, которые значатся там “чистыми” волками, а на самом деле несут определенную долю собачьих генов. Стоит также отметить зафиксированные случаи активной охоты скандинавских волков на собак (Kojola et al., 2004).

#### *Турция*

Несмотря на широкое распространение волка на территории Турции, генетическая структура популяции на территории страны изучена относительно мало. Турецкие волки в основном включались в масштабные работы, охватывающие круп-

ные фрагменты ареала волка Европы (Randi et al., 2000; Pilot et al., 2010, 2014a).

Целенаправленное изучение генетической структуры популяции волка на территории Турции с анализом D-петли показало присутствие 7 гаплотипов на территории страны, из которых 5 встречаются также в других частях Евразии, что позволяет предположить существование достаточно разнообразной популяции на территории страны, которая, при этом, связана миграционными путями с другими популяциями (Ibiş et al., 2016).

#### *Кавказ*

Популяция Кавказского региона находится на границе между Европой и Азией. Исследование митохондриальной ДНК показало сходные уровни генетического разнообразия на Кавказе и в популяциях Восточной Европы (Pilot et al., 2010, 2014a; Moura et al., 2014). Исследование 2014 г. (Pilot et al., 2014a) показало присутствие в регионе 9 гаплотипов (число гаплотипов для Болгарии в этом же исследовании — 11), исследование 2020 г. — 12 (из них 9 уникальных) (Shakarashvili et al., 2020). Анализ популяционной структуры выявил присутствие 2–3-х генетических кластеров в зависимости от используемых маркеров (микросателлиты или мтДНК). Исследования также показали присутствие генетического обмена как с европейскими популяциями, так и с популяциями Азии, в том числе Ближнего Востока (Pilot et al., 2014a; Shakarashvili et al., 2020). Для региона также описан высокий уровень гибридизации с собаками (Pilot et al., 2014a).

#### *Аравийский полуостров*

Популяция волка на территории Саудовской Аравии изучена относительно слабо. Долгое время данные о волках этого региона ограничивались четырьмя особями неизвестного происхождения (Ellegren, 1996; Sharma et al., 2004). В 2014 г. было опубликовано исследование, включающее в себя 104 особи, ориентированное преимущественно на определение подвидовой структуры популяции с использованием секвенирования контрольного региона мтДНК и гена цитохрома *b*, которое, однако, показало отсутствие четких генетических кластеров на территории страны. Исследование показало присутствие 20 гаплотипов по гену цитохрома, 13 — для контрольного региона с гаплотипическим разнообразием 0.887 и 0.961 соответственно (Gray et al., 2014).

#### *Иран*

Генетические исследования популяции волка в Иране показали относительно высокий уровень генетического разнообразия — уровни наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, определен-

ные по 15 микросателлитным маркерам варьировались от 0.72 до 0.92 в разных частях страны (Khosravi et al., 2013). При этом также наблюдается низкий уровень гибридизации с собаками, несмотря на благоприятные для этого условия, включая большое количество диких собак (Khosravi et al., 2013; Asadi-Aghbolaghi et al., 2014)

### Гималаи

Особый интерес представляет гималайский волк, обладающий уникальными адаптациями для жизни в высокогорье (Werhahn et al., 2017). Считается, что современные гималайские волки представляют собой самостоятельную линию, отделившуюся от остальных волков во время расселения после последнего максимума оледенения (Loog et al., 2020). Современные гималайские волки выделяются в отдельную линию по комплексу маркеров, как митохондриальных, так и ядерных, при этом наблюдается регион гибридизации гималайских волков с волками окружающих популяций (Aggarwal et al., 2007; Ersmark et al., 2016; Werhahn et al., 2017, 2018, 2020).

При этом в гималайской популяции наблюдается относительно небольшой уровень генетического разнообразия. Так,  $H_E$ , оцененная по 17 аутосомным микросателлитам для гималайской популяции – 0.573, для иберийской популяции – 0.611 (Werhahn et al., 2018).

### Индия

Волки п-ва Индостан также резко отличаются от волков других регионов как морфологически признаками, так и генетически (Sharma et al., 2004; Aggarwal et al., 2007). Последние геномные исследования показали, что линия индийских волков является одной из наиболее рано дивергировавших линий волков с датами отделения ~110 тыс. л.н. В настоящее время, несмотря на имевший место в прошлом спорадический обмен мигрантами с африканскими и западно-азиатскими линиями канид, индийская линия имеет крайне низкие уровни генетического разнообразия (нуклеотидное разнообразие  $0.00104 \pm 0.00098$ , 33% генома в гомозиготном состоянии – показатели, лишь немного превышающие таковые для гималайских волков), что, вкуче с низкой численностью, делает ее одной из наиболее угрожаемых (Wang et al., 2022).

### Китай

Популяции волка на территории Китая также представляют интерес с точки зрения филогении. Так, геномное исследование волков южного Китая показало, что они представляют собой самостоятельную линию, сестринскую к тибетским волкам (которые также образуют самостоятельную ли-

нию (Werhahn et al., 2017). При этом исследователи обнаружили, что один из исследованных образцов несет в себе интрогрессированные варианты от некой линии канид, более удаленной от волка, чем красный волк (*Cuon alpinus*) (Wang et al., 2019).

### Россия

На территории России, по данным ФГБУ “Федеральный центр развития охотничьего хозяйства”, обитает почти 65 тыс. волков. Несмотря на довольно активное истребление волка в XX в. на территории СССР, численность его в целом оставалась на довольно высоком уровне, снижаясь лишь в отдельных районах (Волк. Происхождение..., 1985).

Долгое время популяции на территории России были охвачены генетическими исследованиями лишь фрагментарно – отдельные небольшие выборки, преимущественно с запада европейской части страны, включались в исследования, фокусирующиеся на популяциях стран Европы (Aspi et al., 2009; Sastre et al., 2011; Fan et al., 2016). В последнее десятилетие активизировалось изучение российских популяций силами отечественных ученых с использованием микросателлитных маркеров – эти исследования охватили ранее не изученные популяции Алтая и Сибири в целом (Воробьевская, Балдина, 2011; Бондарев и др., 2013; Талала и др., 2020). Также более детально, на ограниченной территории, но с привлечением сборов разных годов были изучены популяции волка центра европейской части России (Korablev et al., 2020), которые показали, что существует слабый темпоральный тренд к увеличению генетического разнообразия волка в центральной части Европейской России и невыраженность падения изменчивости после снижения численности популяции; кроме того, это исследование показало отсутствие выраженной пространственной генетической структуры на исследованной части ареала.

Проведенные исследования показывают для российского волка относительно высокие уровни генетического разнообразия, особенно в сравнении с малочисленными популяциями Европы – показатели ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности варьируются в рамках 0.61–0.91 по разным микросателлитным локусам. Такие данные позволяют говорить о российской популяции как об источнике генетического разнообразия для восстанавливающихся европейских популяций. Примером такого взаимодействия может служить реколонизация шведской популяции из СССР (Flagstad et al., 2003).

Стоит отметить, что на территории России не происходит настолько четкого разделения на популяции, как в Европе или Америке – выделяющиеся генетические кластеры перемешиваются между собой в гораздо большей степени (Талала и др.,

2020). Меньшая урбанизация территорий, особенно в Сибири, обеспечивает, во многих местах, почти беспрепятственное расселение животных. Таким образом, российские популяции, и сибирские в особенности, могут служить “полигоном” для изучения естественной популяционной структуры, минимально затронутой антропогенным влиянием и рассматриваться в качестве донорских как для естественного расселения, так и, при необходимости, для реинтродукции волка с нативной генетической структурой популяций.

На территории европейской части России наблюдается невысокая частота гибридизации волков с собаками, даже в относительно урбанизированных регионах Центральной России какие-либо следы гибридизации несут только ~3% животных (Korablev et al., 2020). Остальные регионы практически не изучены в этом отношении.

### Новый Свет

История волков Нового Света, в некотором смысле, схожа с волками Европы — массовое истребление, дальнейшее восстановление и, как следствие, крайне фрагментированный ареал, особенно в южной его части, и споры относительно природоохранного статуса (Carroll et al., 2020). При этом реинтродуцированные популяции волка сохраняют относительно высокие уровни генетического разнообразия (vonHoldt et al., 2008; Ausband, 2022).

Популяционная структура волков Нового Света хорошо изучена с помощью геномных исследований. В отдельные линии выделяются восточный волк и волки Великих Озер, представляющие собой две популяции *Canis lycaon*/*C. l. lycaon*. Для них была показана интрогрессия генома койота, *C. latrans*, которая объясняет их кластеризацию отдельно от остальных волков Северной Америки.

В пределах популяций волка Северной Америки выделяются девять генетических кластеров: Мексиканский, Тихоокеанский, Йеллоустонский, Центральный, Аляскинский, Атлантический и три арктических кластера: Западно-Арктический (побережье и о-ва Виктории), Восточно-Арктический (о-в Баффинова Земля) и Полярный (о-ва Элсмир и Гренландия) (Sinding et al., 2018).

Стоит отметить, что мексиканская популяция (часто выделяемая в отдельный подвид *C. l. baileyi* Nelson & Goldman, 1929) в данный момент страдает от сокращения численности и связанной с этим потери генетического разнообразия — полногеномные исследования показывают увеличение уровня инбридинга вплоть до  $F = 0.356$ , в то время как для остальных популяций Северной Америки характерны значения  $F = 0.005–0.03$  (Taron et al., 2021).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данный обзор позволяет заключить, что популяционная структура волка со времен формирования современной линии *Canis lupus* в позднем плейстоцене подвергается воздействию разнонаправленных факторов. С одной стороны, активная миграция и общие для всех популяций этого эврибионтного вида процессы естественного отбора способствуют интеграции видового генофонда. С другой стороны, фрагментация ареала и снижение в таких изолированных и часто маргинальных локальных популяциях эффективной численности вызывает усиление эффектов генетического дрейфа, а именно обеднение генофонда вследствие прохождения через “бутылочное горлышко” и изменение генетической структуры из-за случайного смещения аллельных, генотипических и гаплотипических частот при реколонизации — “эффект основателя”. Влияние человека заключается в прямом истреблении волков на тех территориях, где хищник имеет слишком высокую, по мнению человека, численность и вредит сельскому и охотничьему хозяйству, и снижение процента площади, где волк мог бы обитать за счет отведения агропромышленных, индустриальных и урбанизированных земель. Антропогенный пресс, таким образом, является ведущим фактором, который может приводить к генетическому обеднению, что и наблюдается в ряде регионов.

Из других последствий антропогенного воздействия на популяции волка можно отметить также изменение векторов естественного отбора в сторону выживания более толерантных к человеку особей (специализация на добывании сельскохозяйственной пищи и собак как пищи, меньшая “застенчивость” и готовность к синантропному образу жизни), а также гибридизацию волка с домашними собаками с интрогрессией аллелей собаки в генофонд волка.

Сравнительные генетические исследования на ареале в ряде случаев подтверждают обоснованность выделения подвидов (и даже новых видов) у волка, однако в отношении изученных выборок “ядра” палеарктической макропопуляции на данном этапе исследований можно заключить, что она слабо дифференцирована по молекулярным маркерам без четких границ между зонами распространения митохондриальных гаплогрупп и гаплогрупп, а также комплексов микросателлитных аллелей. Что касается исследований с применением полногеномных данных или большого числа SNP, то они уже проведены для отдельных регионов, но пока практически не затрагивают наиболее обширную часть ареала палеарктического волка — Россию и страны СНГ, на которой из-за огромной слабо изученной территории актуальны до сих пор и исследования с использованием маркеров предыдущего поколения.



## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001 и проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 18-04-01300.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование представляет собой обзор и выполнено без взятия биологического материала у животных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарев А.А., Воробьевская Е.А., Политов Д.В. О генетической дифференциации волка Сибири // Вестн. гос. аграр. ун-та. 2013. Т. 9. С. 49–56.
- Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология / Ред. Д.И. Бибииков. М.: Наука, 1985. 608 с.
- Воробьевская Е.А., Балдина С.Н. Исследование молекулярной филогенетики волка (*Canis lupus* L.) Алтая методом микросателлитных маркеров // Вестн. Моск. ун-та. Серия 16. Биология. 2011. № 2. С. 10–12.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. Млекопитающие Советского Союза. Москва: Высш. школа, 1967. 1010 с.
- Суворов А.П., Кириенко Н.Н. К вопросу о внутривидовом полиморфизме волка (*Canis lupus*), обитающего на территории России // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 3. С. 205–210.
- Талала М.С., Бондарев А.А., 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.
- Aggarwal R.K., Kivisild T., Ramadevi J., Singh L. Mitochondrial DNA coding region sequences support the phylogenetic distinction of two Indian wolf species // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2007. V. 45. № 2. P. 163–172.
- Åkesson M., Flagstad Ø., Aspi J. et al. Genetic signature of immigrants and their effect on genetic diversity in the recently established Scandinavian wolf population // Conserv. Genet. 2022. V. 23. P. 359–373.
- Åkesson M., Liberg O., Sand H. et al. Genetic rescue in a severely inbred wolf population // Mol. Ecol. 2016. V. 25. № 19. P. 4745–4756.
- Andersons Ž., Lucchini V., Ozoliņš J. Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers // Mamm. Biol. 2002. V. 67. № 2. P. 79–90.
- Asadi-Aghbolaghi M., Rezaei H., Scandura M., Kaboli M. Low gene flow between Iranian grey wolves (*Canis lupus*) and dogs documented using uniparental genetic markers // Zool. Middle East. 2014. V. 60. <https://doi.org/10.1080/09397140.2014.914708>
- Aspi J., Roininen E., Kiiskilä J. et al. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland // Conserv. Genet. 2009. V. 10. № 4. P. 815–826.
- Aspi J., Roininen E., Ruokonen M. et al. Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population // Mol. Ecol. 2006. V. 15. № 6. P. 1561–1576.
- Ausband D.E. Genetic diversity and mate selection in a reintroduced population of gray wolves // Sci. Rep. 2022. V. 12. № 1. P. 535.
- Beeland T. Tracing the origins of red wolves // The secret world of red wolves: the fight to save North America's other wolf. Chapel Hill: Univ. of North Carolina Press, 2013. P. 105–123.
- Boitani L. Ecological and cultural diversities in the evolution of wolf-human relationships / Ecology and conservation of wolves in a changing world. Edmonton, Alberta., Canada: Canadian Circumpolar Institute, Univ. of Alberta, 1995. P. 3–11.
- Bray T.C., Mohammed O.B., Butynski T.M. et al. Genetic variation and subspecific status of the grey wolf (*Canis lupus*) in Saudi Arabia // Mamm. Biol. 2014. V. 79. № 6. P. 409–413.
- Caniglia R., Galaverni M., Velli E. et al. A standardized approach to empirically define reliable assignment thresholds and appropriate management categories in deeply introgressed populations // Sci. Rep. 2020. V. 10. Art. 2862.
- Carroll C., Rohlf D.J., vonHoldt B.M. et al. Wolf delisting challenges demonstrate need for an improved framework for conserving intraspecific variation under the Endangered Species Act // BioScience. 2020. V. 71. № 1. P. 73–84.
- Chapron G., Kaczensky P., Linnell J.D. et al. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes // Science. 2014. V. 346. № 6216. P. 1517–1519.
- Ciucci P., Reggioni W., Maiorano L., Boitani L. Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps // J. Wildl. Manag. 2009. V. 73. № 8. P. 1300–1306.
- Corbet G.B. The mammals of the Palearctic region. A taxonomic review // J. Mammal. 1979. V. 60. № 3. P. 656–657.
- Czarnomska S.D., Jędrzejewska B., Borowik T. et al. Concordant mitochondrial and microsatellite DNA structuring between Polish lowland and Carpathian Mountain wolves // Conserv. Genet. 2013. V. 14. № 3. P. 573–588.
- Deinet S., Ieronymidou C., McRae L. et al. Wildlife comeback in Europe: the recovery of selected mammal and bird species / Final report to Rewilding Europe by ZSL, BirdLife International and the European Bird Census Council. London, UK: ZSL, 2013. 312 p.
- Ellegren H. The genetical history of an isolated population of the endangered grey wolf *Canis lupus*: a study of nuclear and mitochondrial polymorphisms // Phil. Trans. Royal Soc. B Biol. Sci. 1996. V. 351. № 1348. P. 1661–1669.
- Ellegren H. Inbreeding and relatedness in Scandinavian grey wolves *Canis lupus* // Hereditas. 1999. V. 130. № 3. P. 239–244.
- Ericson H.S., Fedorca A., Toderas I. et al. Genome-wide profiles indicate wolf population connectivity within the eastern Carpathian Mountains // Genetica. 2020. V. 148. № 1. P. 33–39.

- Ersmark E., Klütsch C.F.C., Chan Y.L. et al. From the past to the present: wolf phylogeography and demographic history based on the mitochondrial control region // *Front. Ecol. Evol.* 2016. V. 4. Art. 134. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00134>
- Fabbri E., Caniglia R., Kusak J. et al. Genetic structure of expanding wolf (*Canis lupus*) populations in Italy and Croatia, and the early steps of the recolonization of the Eastern Alps // *Mamm. Biol.* 2014. V. 79. № 2. P. 138–148.
- Fabbri E., Miquel C., Lucchini V. et al. From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population // *Mol. Ecol.* 2007. V. 16. № 8. P. 1661–1671.
- Fan Z., Silva P., Gronau I. et al. Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves // *Gen. Res.* 2016. V. 26. № 2. P. 163–173.
- Flagstad Ø., Walker C.W., Vilà C. et al. Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during an era of dramatic decline // *Mol. Ecol.* 2003. V. 12. № 4. P. 869–880.
- Godinho R., Llaneza L., Blanco J.C. et al. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula // *Mol. Ecol.* 2011. V. 20. № 24. P. 5154–5166.
- Gomerčić T., Sindičić M., Galov A. et al. High genetic variability of the grey wolf (*Canis lupus* L.) population from Croatia as revealed by mitochondrial DNA control region sequences // *Zool. Studies.* 2010. V. 49. № 6. P. 816–823.
- Gula R., Bojarska K., Theuerkauf J. et al. Re-evaluation of the wolf population management units in central Europe // *Wildl. Biol.* 2020. V. 2020. № 2. <https://doi.org/10.2981/wlb.00505>
- Gula R., Hausknecht R., Kuehn R. Evidence of wolf dispersal in anthropogenic habitats of the Polish Carpathian Mountains // *Biodiv. Conserv.* 2009. V. 18. № 8. P. 2173–2184.
- Hindrikson M., Remm J., Pilot M. et al. Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management // *Biol. Rev.* 2017. V. 92. № 3. P. 1601–1629.
- Ibiş O., Aksöyek E., Özcan S. et al. Genetic analysis of the Turkish gray wolf (*Canis lupus*) based on partial mitochondrial DNA sequences // *Vertebr. Zool.* 2016. V. 66. № 3. P. 427–435.
- Jansson E., Harmoinen J., Ruokonen M., Aspi J. Living on the edge: reconstructing the genetic history of the Finnish wolf population // *BMC Evol. Biol.* 2014. V. 14. № 1. P. 1–21.
- Jansson E., Ruokonen M., Kojola I., Aspi J. Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline // *Mol. Ecol.* 2012. V. 21. № 21. P. 5178–5193.
- Jędrzejewski W., Branicki W., Veit C. et al. Genetic diversity and relatedness within packs in an intensely hunted population of wolves *Canis lupus* // *Acta Theriol.* 2005. V. 50. № 1. P. 3–22.
- Khosravi R., Rezaei H.R., Kaboli M. Detecting hybridization between Iranian wild wolf (*Canis lupus pallipes*) and free-ranging domestic dog (*Canis familiaris*) by analysis of microsatellite markers // *Zool. Sci.* 2013. V. 30. № 1. P. 27–34.
- Kojola I., Ronkainen S., Hakala A. et al. Interactions between wolves *Canis lupus* and dogs *C. familiaris* in Finland // *Wildl. Biol.* 2004. V. 10. № 2. P. 101–105.
- 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 // *Mamm. Biol.* 2020. V. 101. № 1. P. 91–104.
- Lesniak I., Heckmann I., Heitlinger E. et al. Population expansion and individual age affect endoparasite richness and diversity in a recolonising large carnivore population // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. Art. 28128348.
- Liberg O., Andrén H., Pedersen H.C. et al. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population // *Biol. Lett.* 2005. V. 1. № 1. P. 17–20.
- Linnell J., Salvatory V., Boitani L. Guidelines for population level management plans for large carnivores. A large carnivore initiative for Europe report prepared for the European Commission (contract 070501/2005/424162/MAR/B2), 2008. 85 p.
- Loog L., Thalmann O., Sinding M.H.S. et al. Ancient DNA suggests modern wolves trace their origin to a Late Pleistocene expansion from Beringia // *Mol. Ecol.* 2020. V. 29. № 9. P. 1596–1610.
- Lorenzini R., Fanelli R., Grifoni G. et al. Wolf–dog crossbreeding: “smelling” a hybrid may not be easy // *Mamm. Biol.* 2014. V. 79. № 2. P. 149–156.
- Lucchini V., Galov A., Randi E. Evidence of genetic distinction and long-term population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines // *Mol. Ecol.* 2004. V. 13. № 3. P. 523–536.
- Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome // *Trends Ecol. Evol.* 2005. V. 20. № 5. P. 229–237.
- Mallinson J. The shadow of extinction: Europe’s threatened wild mammals. London: Macmillan, 1978. 224 p.
- Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference (3rd ed.) / Eds D. Wilson, D.A. Reeder. Baltimore, MD: Johns Hopkins Univ. Press, 2005. 2142 p.
- Marucco F., Pilgrim K.L., Avanzinelli E. et al. Wolf dispersal patterns in the Italian Alps and implications for wildlife diseases spreading // *Animals.* 2022. V. 12. № 10. P. 1260.
- Mech L.D. *Canis lupus* // *Mammalian Species.* 1974. V. 8235. № 37. P. 1.
- Mech L.D., Boitani L. Wolves: behavior, ecology, and conservation. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2006. 472 p.
- Montana L., Caniglia R., Galaverni M. et al. Combining phylogenetic and demographic inferences to assess the origin of the genetic diversity in an isolated wolf population // *PLoS One.* 2017. V. 12. № 5. P. 1–19.
- Moura A.E., Tsingarska E., Dąbrowski M.J. et al. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves // *Conserv. Genet.* 2014. V. 15. № 2. P. 405–417.
- Nowak R.M. Another look at wolf taxonomy / Eds L.N. Carbin, S.H. Fritts, D.R. Seip., Canada, Edmonton, Alberta: Canadian Circumpolar Institute, Univ. of Alberta, 1995. P. 375–397.
- Nowak R.M., Federoff N.E. The systematic status of the Italian wolf *Canis lupus* // *Acta Theriol.* 2002. V. 47. № 3. P. 333–338.

- Ordiz A., Canestrari D., Echegaray J. Wolf conservation and management in Spain, an open debate // *Front. Environ. Sci.* 2022. V. 10. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.781169>
- Peltola T., Heikkilä J. Outlaws or protected? DNA, hybrids, and biopolitics in a Finnish wolf-poaching case // *Soc. Animal.* 2018. V. 26. № 2. P. 197–216.
- Pilot M., Branicki W.W., Jędrzejewski W. et al. Phylogeographic history of grey wolves in Europe // *BMC Evol. Biol.* 2010. V. 10. № 1. P. 104.
- Pilot M., Dabrowski M.J., Hayrapetyan V. et al. 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.* 2014a. V. 9. № 4. P. e93828.
- Pilot M., Greco C., vonHoldt B.M. et al. Genome-wide signatures of population bottlenecks and diversifying selection in European wolves // *Heredity.* 2014b. V. 112. № 4. P. 428–442.
- Pilot M., Greco C., vonHoldt B.M. et al. Wide-spread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids // *Evol. Appl.* 2018. V. 11. P. 662–680.
- Pilot M., Jędrzejewski W., Branicki W. et al. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves // *Mol. Ecol.* 2006. V. 15. № 14. P. 4533–4553.
- Pires A.E., Amorim I.R., Borges C. et al. New insights into the genetic composition and phylogenetic relationship of wolves and dogs in the Iberian Peninsula // *Ecol. Evol.* 2017. V. 7. № 12. P. 4404–4418.
- Pocock R.I. The races of *Canis lupus* // *Proc. Zool. Soc. London.* 1935. V. 105. № 3. P. 647–686.
- Pulliaainen E. The status, structure and behaviour of populations of the wolf (*Canis l. lupus* L.) along the Fenno-Soviet border // *Ann. Zool. Fennici.* 1980. V. 17. № 2. P. 107–112.
- Ramirez O., Altet L., Enseñat C. et al. Genetic assessment of the Iberian wolf *Canis lupus signatus* captive breeding program // *Conserv. Genet.* 2006. V. 7. № 6. P. 861–878.
- Randi E., Lucchini V. Detecting rare introgression of domestic dog genes into wild wolf (*Canis lupus*) populations by Bayesian admixture analyses of microsatellite variation // *Conserv. Genet.* 2002. V. 3. № 1. P. 31–45.
- Randi E., Lucchini V., Christensen M.F. et al. Mitochondrial DNA variability in Italian and east European wolves: detecting the consequences of small population size and hybridization // *Conserv. Biol.* 2000. V. 14. № 2. P. 464–473.
- Ražen N., Brugnoli A., Castagna C. et al. Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations // *Eur. J. Wildl. Res.* 2016. V. 62. № 1. P. 137–142.
- Reinhardt I., Kluth G., Nowak S., Mystajek R.W. A review of wolf management in Poland and Germany with recommendations for future transboundary collaboration. Bonn: Bundesamt für Naturschutz (BfN) Federal Agency for Nature Conservation, 2013. 115 p.
- Salvatori V., Godinho R., Braschi C. et al. High levels of recent wolf × dog introgressive hybridization in agricultural landscapes of central Italy // *Eur. J. Wildl. Res.* 2019. V. 65. Art. 73.
- Sastre N., Vilà C., Salinas M. et al. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations // *Conserv. Genet.* 2011. V. 12. № 3. P. 701–712.
- Seddon J.M., Sundqvist A.K., Björnerfeldt S., Ellegren H. Genetic identification of immigrants to the Scandinavian wolf population // *Conserv. Genet.* 2006. V. 7. № 2. P. 225–230.
- Shakarashvili M., Kopaliani N., Gurielidze Z. et al. Population genetic structure and dispersal patterns of grey wolves (*Canis lupus*) and golden jackals (*Canis aureus*) in Georgia, the Caucasus // *J. Zool.* 2020. V. 312. № 4. P. 227–238.
- Sharma D.K., Maldonado J.E., Jhala Y.V., Fleischer R.C. Ancient wolf lineages in India // *Proc. Royal Soc. B Biol. Sci.* 2004. V. 271. № 3. P. 2–5.
- Silva P., López-Bao J.V., Llaneza L. et al. Cryptic population structure reveals low dispersal in Iberian wolves // *Sci. Rep.* 2018. V. 8. № 1. Art. 14108.
- Sinding M.H.S., Gopalakrishnan S., Vieira F.G. et al. Population genomics of grey wolves and wolf-like canids in North America // *PLoS Genet.* 2018. V. 14. № 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007745>
- Smeds L., Aspi J., Berglund J. et al. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations // *Evol. Appl.* 2021. V. 14. № 3. P. 721–734.
- Šnjegota D., Stefanović M., Veličković N. et al. Genetic characterization of grey wolves (*Canis lupus* L. 1758) from Bosnia and Herzegovina: implications for conservation // *Conserv. Genet.* 2018. V. 19. № 3. P. 755–760.
- Šnjegota D., Stronen A., Boljte B. et al. Population genetic structure of wolves in the northwestern Dinaric-Balkan region // *Ecol. Evol.* 2021. P. 18492–18504.
- Sotnikova M., Rook L. Dispersal of the Canini (Mammalia, Canidae: Caninae) across Eurasia during the Late Miocene to Early Pleistocene // *Quat. Internat.* 2010. V. 212. № 2. P. 86–97.
- Stronen A.V., Jędrzejewska B., Pertoldi C. et al. North-south differentiation and a region of high diversity in European wolves (*Canis lupus*) // *PLoS One.* 2013. V. 8. № 10. P. e76454. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076454>
- Stronen A.V., Jędrzejewska B., Pertoldi C. et al. Genome-wide analyses suggest parallel selection for universal traits may eclipse local environmental selection in a highly mobile carnivore // *Ecol. Evol.* 2015. V. 5. № 19. P. 4410–4425.
- Szewczyk M., Nowak C., Hulva P. et al. Genetic support for the current discrete conservation unit of the Central European wolf population // *Wildl. Biol.* 2021. V. 2021. № 2. <https://doi.org/10.2981/wlb.00809>
- Szewczyk M., Nowak S., Niedźwiecka N. et al. Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe // *Sci. Rep.* 2019. V. 9. № 1. Art. 19003. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55273-w>
- Taron U.H., Salado I., Escobar-Rodríguez M. et al. A sliver of the past: the decimation of the genetic diversity of the Mexican wolf // *Mol. Ecol.* 2021. V. 30. № 23. P. 6340–6354.

- Torres R.T., Fonseca C.* Perspectives on the Iberian wolf in Portugal: population trends and conservation threats // *Biodiv. Conservation*. 2016. V. 25. № 3. P. 411–425.
- Vilà C., Walker C., Sundqvist A.K. et al.* Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf–dog hybrids // *Heredity*. 2003. V. 90. № 1. P. 17–24.
- vonHoldt B.M., Stahler D.R., Bangs E.E. et al.* A novel assessment of population structure and gene flow in grey wolf populations of the Northern Rocky Mountains of the United States // *Mol. Ecol.* 2010. V. 19. № 20. P. 4412–4427.
- vonHoldt B.M., Stahler D.R., Smith D.W. et al.* The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves // *Mol. Ecol.* 2008. V. 17. № 1. P. 252–274.
- Wang G.D., Zhang M., Wang X. et al.* Genomic approaches reveal an endemic subpopulation of gray wolves in Southern China // *iScience*. 2019. V. 20. P. 110–118.
- Wang M.S., Thakur M., Jhala Y. et al.* Genome sequencing of a gray wolf from Peninsular India provides new insights into the evolution and hybridization of gray wolves // *Gen. Biol. Evol.* 2022. V. 14. № 2. P. evac012.
- Wayne R.K., Brown D.M.* Hybridization and conservation of carnivores // *Carnivore Conservation* / Eds J. Gittleman, S.M. Funk, D.W. Macdonald, R.K. Wayne. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 2001. P. 145–162.
- Wayne R.K., Lehman N., Allard M.W., Honeycutt R.L.* Mitochondrial DNA variability of the gray wolf: genetic consequences of population decline and habitat fragmentation // *Conserv. Biol.* 1992. V. 6. № 4. P. 559–569.
- Werhahn G., Liu Y., Meng Y. et al.* Himalayan wolf distribution and admixture based on multiple genetic markers // *J. Biogeogr.* 2020. V. 47. № 6. P. 1272–1285.
- Werhahn G., Senn H., Ghazali M. et al.* The unique genetic adaptation of the Himalayan wolf to high-altitudes and consequences for conservation // *Glob. Ecol. Conserv.* 2018. V. 16. Art. e00455.
- Werhahn G., Senn H., Kaden J. et al.* Phylogenetic evidence for the ancient Himalayan wolf: towards a clarification of its taxonomic status based on genetic sampling from Western Nepal // *Royal Soc. Open Sci.* 2017. V. 4. № 6. Art. 170186.

## **Intraspecific Genetic Structure of the Gray Wolf, *Canis lupus*, Linnaeus, 1758 – Current State of Knowledge**

**P. A. Kazimirov<sup>a</sup> and D. V. Politov<sup>a, \*</sup>**

<sup>a</sup>*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>\*</sup>*e-mail: dmitri\_p@inbox.ru*

The review covers population genetics studies of the gray wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) employing molecular approaches. Intraspecific systematics, the current state of intrapopulation genetic diversity and differentiation in various parts of the range are reviewed with special attention to populations of the Palearctic as well as to main underlying factors including anthropogenic pressure. The review also concerns the issues of wolf–dog hybridization.

**Keywords:** wolf, population genetics, intra-population diversity, among-population differentiation, subspecies, migrations, wolf–dog hybridization