

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 599.742.11;575.222.7

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-125-134>

Поступила в редакцию 04.02.2025

Received 04.02.2025

**В. О. Молчан, К. В. Гомель, М. Е. Никифоров**

*Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,  
Минск, Республика Беларусь*

## **ГИБРИДЫ ВОЛКА И СОБАКИ В БЕЛАРУСИ: ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ОЦЕНКА ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ**

**Аннотация.** В Беларуси волк относится к категории ненормируемых охотничьих видов, охота на него разрешена круглый год. На протяжении многих лет популяция волка находится под постоянным охотничьим прессом, но при этом сохраняет умеренную численность. Однако нарушение территориальной и половой структуры популяций волков на фоне высокой численности бродячих собак и собак на свободном выгуле может привести к ряду негативных последствий, одним из которых является гибридизация. В работе представлены результаты молекулярно-генетической идентификации волчье-собачьих гибридов по данным STR-анализа и первые данные о распространении таких животных в Беларуси. Полученные сведения подтверждают наличие гибридизации волков с бродячими собаками в Беларуси, но при этом не показывают наличия какой-либо географической обусловленности либо концентрации гибридных особей в конкретных регионах страны.

**Ключевые слова:** Carnivora, Canidae, гибридизация, микросателлиты, STR, *D-loop*, митохондриальная ДНК, *Canis lupus*, *Canis familiaris*, Беларусь

**Для цитирования:** Молчан, В. О. Гибриды волка и собаки в Беларуси: идентификация и оценка частоты встречаемости / В. О. Молчан, К. В. Гомель, М. Е. Никифоров // Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 2. – С. 125–134. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-125-134>

**Vladislav O. Molchan, Kanstantsin V. Homel, Michail E. Nikiforov**

*Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,  
Minsk, Republic of Belarus*

## **WOLF-DOG HYBRIDS IN BELARUS: IDENTIFICATION AND RATE ESTIMATION**

**Abstract.** In Belarus, the wolf is classified as an unregulated hunting species, and hunting is permitted throughout the year. For many years, the wolf population has been under hunting pressure, yet a moderate proportion persists. However, the disruption of the territorial and sexual structure of the wolf population in the context of a high numbers of stray dogs and free-ranging dogs, can lead to a number of negative consequences, one of which is hybridization. The paper presents the results of molecular genetic identification of wolf-dog hybrids based on STR analysis and the first data on the prevalence of such animals in Belarus. The obtained data confirm the presence of hybridization of wolves with stray dogs in Belarus, while no data are shown on any geographical conditionality or the concentration of hybrid individuals in the regions of the country.

**Keywords:** Carnivora, Canidae, hybridization, microsatellites, STR, *D-loop*, mitochondrial DNA, *Canis lupus*, *Canis familiaris*, Belarus

**For citation:** Molchan V. O., Homel K. V., Nikiforov M. E. Wolf-dog hybrids in Belarus: identification and rate estimation. *Vestsi Natsyunal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 2, pp. 125–134 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-125-134>

**Введение.** Волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) – экологически очень пластичный вид, который обитает от тундр до полупустынь и горных районов, занимает обширные территории и расселяется на большие расстояния. Ареал обитания включает почти всю Евразию и Северную Америку. До начала XX в. волк был многочисленным и широко распространенным в Европе видом, но из-за исчезновения пригодных местообитаний, роста охотничьего пресса и снижения численности животных, являющихся объектами его добычи, началось сокращение популяции [1]. Наиболее выраженное снижение численности волка наблюдалось в странах Западной Европы, тогда как

в странах Восточной Европы сохранялись его крупные группировки, что впоследствии не могло не отразиться на региональных различиях показателей генетической структурированности и разнообразия европейской популяции.

Одним из наиболее негативных последствий сокращения численности волка является нарушение территориальной и половой структуры его группировок, что на фоне роста числа бродячих собак может приводить к нежелательной межвидовой гибридизации. Предполагается, что риск гибридизации выше в тех районах, где волки либо редки, либо подвержены высокому прессу со стороны человека, либо контактируют с большой популяцией бродячих собак [2]. Среди неблагоприятных эффектов, которые могут проявиться вслед за данным явлением, наибольшую опасность представляет нарушение эволюционных адаптаций локальных диких популяций волка из-за интрогрессивной гибридизации с бродячими собаками, что ставит под угрозу долгосрочное выживание этих популяций. К иным негативным последствиям гибридизации между волком и собакой следует отнести нарушение экологической функции волков в природе, изменение поведения по отношению к человеку и сельскохозяйственным животным, ухудшение трофейных качеств волков [2].

Во второй половине XX в. случаи регистрации гибридов волка и собаки имели место во многих странах Европы и Азии. Однако их идентификация проводилась в основном по внешним признакам. Морфологическая идентификация, на первый взгляд, более простая и дешевая, но у нее есть ряд существенных недостатков: морфологические параметры гибридов могут перекрываться внутривидовой фенотипической вариабельностью, надежность их установления зависит от опыта и профессионализма специалиста, выполняющего их определение, идентификация гибридных особей второго или более отдаленных поколений является особенно трудной [3]. С 2000-х гг. вследствие все более широкого внедрения молекулярно-генетических методов в популяционные исследования диких животных началось активное изучение межвидовой гибридизации с применением ДНК-анализа.

Гибридизация представляет собой важный эволюционный фактор и влияет на процессы видообразования и адаптации видов [4]. Но в то же время она может представлять риск для существования видов, особенно если это гибридизация с участием одомашненных представителей фауны [5, 6]. Изменение климата [7], интродукция или инвазия видов [8], трансформация среды обитания [9] и давление со стороны человека [10] увеличивают вероятность гибридизации и генетической интрогрессии между близкородственными видами, в том числе между дикими и домашними формами [11]. Такого рода гибридизация является опасной из-за последствий интенсивного искусственного отбора среди домашних животных, что может увеличивать вероятность накопления вредных аллелей и нарушать коадаптивные генные комплексы или локальную адаптацию в диких популяциях животных [6, 11].

Оценка уровня антропогенной гибридизации с собакой становится все более актуальной для сохранения и управления локальными популяциями волка, а генетическая идентификация является наиболее надежным способом выявления гибридных особей, что подтверждается проведенными исследованиями на основе микросателлитов в Италии [12] и полногеномного анализа в Фенноскандии [13].

Проблема опосредованной человеком межвидовой гибридизации, которая представляет прямую угрозу чистоте генофонда, коснулась многих популяционных группировок волков по всей Европе. Согласно данным из Болгарии [14], доказательства гибридизации с дикими собаками нашли у 10 из 92 исследованных волков (10,9 %). При этом авторы также указывали на признаки смешения волков и местных популяций золотистого шакала (*C. aureus* Linnaeus, 1758), но последствия такого смешения оказались намного менее выраженными. Исследования в Италии показали, что частота обратных скрещиваний между итальянским волком и собакой составила 87,5 %, что намного выше, чем частота гибридов F1 и F2 – 12,5 % [15]. Полученные данные позволили авторам предположить, что события гибридизации происходили в регионе исследований несколько поколений назад. В Португалии среди 93 иберийских волков выявили одну особь, которая была определена как гибрид волка и собаки, что составляет 1,1 % [16]. На территории восточно-румынских Карпат с использованием панели SNP, оптимизированной для обнаружения

гибридов, выявили низкий уровень смешения волков и домашних собак: из 127 предполагаемых генотипов волков 123 были однозначно отнесены к кластеру волков и 2 – к кластеру собак, еще 2 особи имели низкие показатели индивидуальной принадлежности, что может указывать на их смешанную природу [17]. Исследования с использованием 11 аутосомных микросателлитных маркеров 74 особей волков из Эстонии и Латвии и 21 особи собак из Эстонии подтвердили гибридное происхождение 6 особей из Эстонии и 2 из Латвии, имевших яркие морфологические признаки гибридизации, а также представили первые данные из Европы о гибридизации между самками собак и самцами волков [18]. Полевые наблюдения и генетический анализ, проведенные латвийскими учеными в другом исследовании [19], также свидетельствуют о распространении случаев скрещивания волков и собак, в том числе были выявлены гаплотипы контрольного региона мтДНК, которые могут быть использованы в качестве генетических маркеров материнских линий для обнаружения событий гибридизации. Исследования на основе анализа 11 аутосомных микросателлитов с использованием 101 образца из популяции волков и 32 образцов собак показали относительно низкий уровень гибридизации в центре европейской части России (около 3 %) [20].

В Беларуси чистота популяций диких волков до настоящего времени была выяснена недостаточно. Случаи вероятной гибридизации волков и собак отмечались в разных районах страны в период с 1980-х по 2000-е гг. Предполагается, что гибридизация происходила и ранее, но довольно редко. Однако в исследованиях начала 2000-х гг. не выявлено собачьей родословной ни для одного из изученных образцов волка [21]. Стоит отметить, что начиная с 2010 г. в различных регионах Беларуси участились случаи регистрации особей волков с морфологически яркими признаками гибридизации [22]. Некоторые исследователи объясняют это факт наличием богатой кормовой базы для бродячих собак и низкой плотностью популяции волка [23].

Цель настоящей работы – оценить наличие и распространение волче-собачьих гибридов в Беларуси с использованием молекулярно-генетических методов.

**Материалы и методы исследования.** В исследовании использовали 141 образец биологического материала от волков и 144 образца биоматериала от бродячих собак, которые были собраны

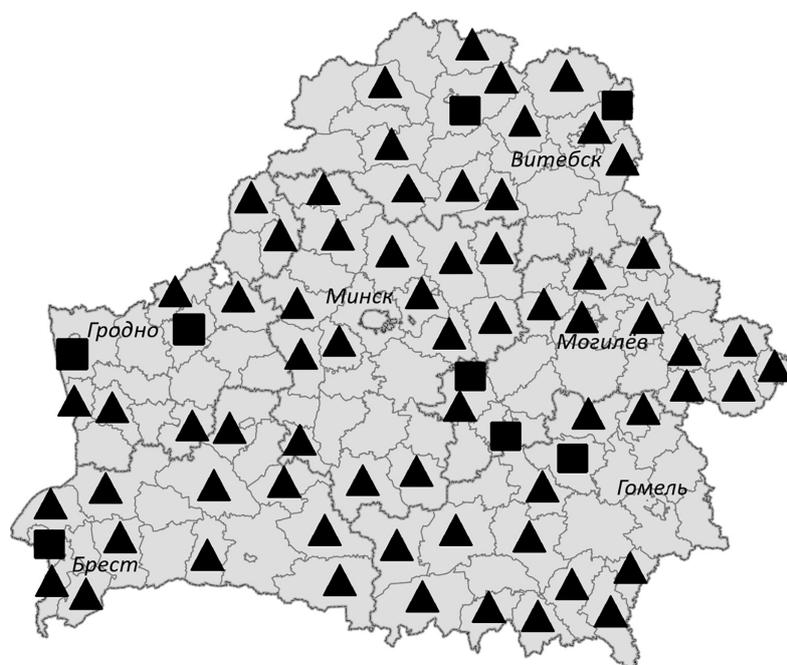


Рис. 1. Карта географического происхождения генетических образцов волка и бродячих собак, использованных в настоящем исследовании: треугольниками обозначены районы сбора образцов от волков; квадратами – районы сбора образцов от бродячих собак

Fig. 1. Map of the geographic origin of the wolf and stray dog genetic samples used in this study: triangles indicate areas where wolf samples were collected; squares indicate areas where stray dog samples were collected

в период с 1980 по 2024 г. от животных, погибших на дорогах или добытых в процессе законной охоты. Кроме того, часть исследованного биоматериала предоставлена специалистами по таксидермии и сотрудниками коммунальных служб. Биоматериал волков получен из 65 районов всех административных областей Беларуси: 17 образцов из Брестской обл., 31 – из Витебской, 39 – из Гомельской, 13 – из Гродненской, 23 – из Минской и 18 – из Могилёвской обл. Биоматериал бродячих собак собран из 8 районов 5 административных областей Беларуси (кроме Минской): 29 образцов – из Брестской обл., 31 – из Витебской, 14 – из Гомельской, 16 – из Гродненской и 54 – из Могилёвской обл. Все образцы сохраняются в низкотемпературных условиях. Географическое распределение образцов в соответствии с административными районами представлено на рис. 1.

Для экстракции ДНК использовался набор Animal and Fungi DNA Preparation – Solution Kit (Jena Bioscience, Германия). Все манипуляции проводились согласно протоколу производителя. Качественные и количественные показатели выделенной ДНК оценивали на спектрофотометре NanoPhotometer P 330 UV/Vis (IMPLEN, Германия). Разработанная микросателлитная панель состоит из 20 локусов, которые были распределены по 4 мультиплексам согласно ожидаемым диапазонам размеров фрагментов и флуоресцентным меткам (см. таблицу).

#### Микросателлитные мультиплексы для исследования генетического разнообразия волка

##### Microsatellite multiplexes for the study of wolf genetic diversity

Мультиплекс, смесь	Наименование локуса	Диапазон размеров, п. н.	Длина мотива	Последовательность праймеров (5'-3'), прямой/обратный
MP1	FH2848	224–244	Di	CAAAACCAACCCATTCACCTC/GTCACAAGGACTTTTCTCCTG
	C09.474	111–133	Di	TTAAGCCTTATTTTGTGTTGGG/TCCAGGAAGTGTCTGCAGG
	C20.446	180–200	Di	CTGGGTATTTACCCAAAGAAA/TTTCATTCCTTTTAATGGCTGA
	REN247 M23	263–283	Di	TGGTAACACCAAGGCTTTCC/TGTCTTTTCCATGGTGGTGA
	Dbar1	183–274	Di	CATGATCCTGGTCCCACGTA/TGTTTCAATGTGCTATGCACTG
MP2	C20.253	95–125	Di	AATGGCAGGATTTTCTTTTGC/ATCTTTGGACGAATGGATAAGG
	C27.442	158–172	Di	CCAAGAACAGCCTAAGCTGG/ACACATACACGCCAATTCA
	C13.758	220–244	Di	AAGCATCCAGAATCCCTGG/GTTGATTGGGAGATAATCCACA
	INU30	136–156	Di	GGCTCCATGCTCAAGTCTGT/CATTGAAAGGGAATGCTGGT
	CPH9	133–163	Di	CAGAGACTGCCACTTAAACACAC/AAAGTTCTCAAATACCATTGTGTACA
MP3	C04.140	132–160	Di	CAGAGGTGGCATAGGGTGAT/TCGAAGCCAGAGAATGACT
	АНTh171	216–240	Di	AGGTGCAGAGCACTCACTCA/CCCATCCACAGTTTCACTTTT
	АНTk253	280–300	Di	ACATTTGTGGGCATTGGGGCTG/TGCACATGGAGGACAAGCACGC
	CPH2	87–113	Di	TTCTGTTGTTATCGGCACCA/TTCTTGAGAACAGTGTCTCTCG
	АНТ111	72–92	Di	CCATACCCAGGATAGTTGAT/CCATCCTGAGGCTAGCTGTG
MP4	АНТ132	170–182	Di	CGTCCCTATGTTTAACTACA/TTGTTGCAAATGGCAAGATT
	INRA21	87–103	Di	ATGTAGTTGAGATTTCTCCTACGG/TAATGGCTGATTTATTTGGTGG
	VWF	138–192	Hexa	CTCCCCTTCTCTACCTCCACCTCTAA/CAGAGGTCAGCAAGGTTACTATTGTG
	C14.866	221–257	Di	TGTCATAATAGTTGGAATGAC/TTAGAGCTTACTCATGATATCTG
Вне смеси	PEZ5	95–119	Tetra	GCTATCTTGTTCACACAGC/TCACTGTATACAACATTGTC

Концентрация всех использованных праймеров была приведена к 5 пмоль/мкл. Амплификацию каждой группы микросателлитных локусов проводили в составе отдельных реакционных смесей финальным объемом 25 мкл. Мультиплексы были амплифицированы методом Touchdown PCR при следующих условиях [24]: первичная денатурация – 94 °C 8 мин; 16 циклов с условием снижения температуры отжига на 0,5 °C за цикл – 94 °C 45 мин, 60 °C 1 мин, 65 °C 1 мин; далее 16 циклов – 94 °C 45 с, 52 °C 1 мин, 65 °C 1 мин и 20 мин элонгации при 65 °C. Отдельный ПЦР-протокол использовался для локуса PEZ5: 94 °C 4 мин; 29 циклов – 94 °C 30 с, 56 °C 45 с, 72 °C 1 мин. Определение размеров фрагментов проводили на основании массы

ампликонов посредством их автоматизированного разделения в линейном полиакриламиде на генетическом анализаторе GenomeLab GeXP (Beckman Coulter, США).

Стандартизация размеров аллелей выполнена с использованием программы TANDEM v.1.09 [25]. Данные фрагментного анализа оценивали на предмет ошибок генотипирования (нулевые аллели, статтеры, выпадение больших аллелей) с помощью программного обеспечения Micro-Checker v.2.2.3 [26]. Дополнительная оценка частоты нулевых аллелей проведена в программе Genepop v.4.7.5 [27] с применением метода максимального правдоподобия (maximum likelihood estimation of null allele frequency). Анализ совпадения генотипов и оценку отклонения частоты генотипов для исследуемых микросателлитных локусов от равновесия Харди – Вайнберга (HWE) проводили с помощью программы GenAlEx v.6.501 [28].

Для выявления гибридов использовали две программы: NewHybrids совместно с пакетом R [29] и Structure v.2.4.3 [30]. Отнесение особи к гибридной производилось на основе обобщающего анализа полученных данных из двух программ.

**Результаты и их обсуждение.** В результате оценки 20 микросателлитных локусов было принято решение исключить из анализа локус Dbar1 по причине отсутствия данных аллельных размеров для 35 % образцов из выборки бродячих собак и локус AHT132 из-за низких значений для показателей популяционной подразделенности *Dest* и *Gst*.

Байесовский анализ индивидуальной принадлежности выполнялся в программе Structure v.2.4.3 [30]. Он включал 10 симуляций для двух генетических популяций ( $K = 2$ ) с 300 000 итераций Марковской цепи Монте-Карло (MCMC) после периода инициации в 100 000 итераций. Использовалась модель смешанного происхождения (admixture model), коррелирующие частоты аллелей, не учитывались географические данные происхождения индивидов и референсные данные. С помощью веб-приложения CLUMPAK [31] мы усреднили результаты программы Structure и получили показатели индивидуальной принадлежности ( $q_i$ ) к генетическим кластерам для каждого отдельного образца волка и собаки, а также обобщенное графическое представление результатов из программы Structure (рис. 2).

Байесовский анализ 141 особи, изначально отнесенной к волку, и 144 особей, определенных как собаки, показал, что наиболее вероятное число генетических кластеров  $K = 2$  (рис. 2). Далее на основании полученных данных прогонов (run) определили пороговые значения участия генетических кластеров ( $q_i$ ) для анализируемых особей. Изначально за пороговое значение для отнесения особи к «чистой» было взято  $q_i \geq 0,99$ . Значения  $q_i < 0,9$  и, соответственно,  $q_i > 0,1$  однозначно использовались для отнесения особи к гибридной по данным анализа в программе Structure.

Для особей с пороговыми значениями  $q_i \geq 0,90$  и  $q_i < 0,99$  решение об отнесении к гибриду волка и собаки делалось с учетом данных из программы Newhybrids: особь относилась к гибридной при суммарной вероятности гибридных генотипических классов равной или больше 0,70. Данное значение выбрано по результатам моделирования и направлено на уменьшение доли ошибки первого рода (на основании моделирования, при данном значении апостериорной вероятности средняя доля ошибки первого рода составляет 3,75 %) – неверной классификации «чистой» особи как гибридной.

В связи с тем, что точное отнесение особи к конкретному гибриднему классу в программе Structure практически невозможно, эту задачу решали в программе Newhybrids, в которой

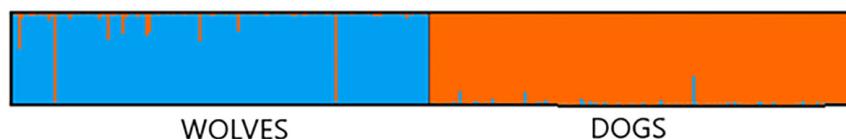


Рис. 2. Принадлежность исследуемых особей к генетическим кластерам волков (wolves, синий цвет) и собак (dogs, оранжевый цвет) по данным байесовского анализа в программе Structure при  $K = 2$  на основании генотипических данных по 18 микросателлитным локусам

Fig. 2. Belonging of individuals to the genetic clusters of wolves (blue) and dogs (orange) according to Bayesian analysis in the program Structure with  $K = 2$  based on genotypic data for 18 microsatellite loci

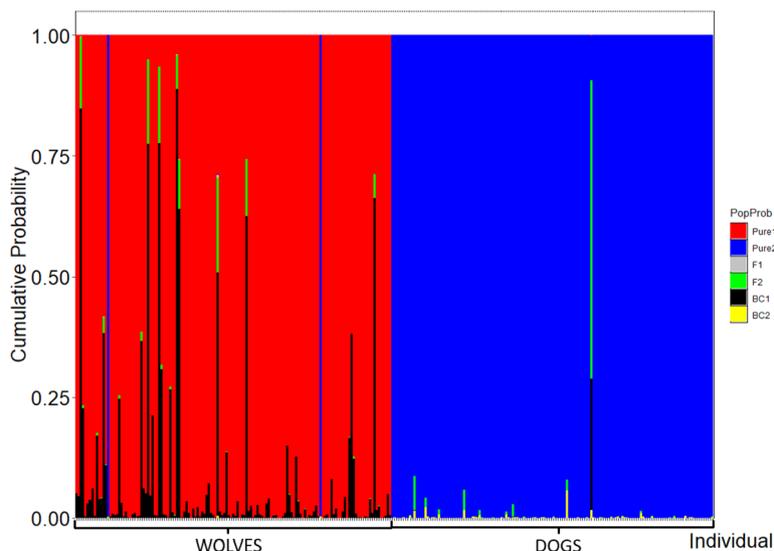


Рис. 3. Апостериорная вероятность отнесения особей волков и бродячих собак из Беларуси к одному из шести генотипических классов по данным анализа в программе Newhybrids: референсные данные «чистых» особей волков (wolves) и бродячих собак (dogs)

Fig. 3. Posterior probability of classifying individuals of wolves and stray dogs from Belarus into 1 of 6 genotypic classes according to the analysis in the program Newhybrids: reference data of “pure” wolves and stray dogs

пороги апостериорной вероятности принадлежности к «чистым» волкам составили 0,61–1, а к «чистым» собакам – 0,91–1. Итоговый график апостериорной вероятности отнесения особей волков и бродячих собак из Беларуси к одному из 6 генотипических классов, по данным анализа исследуемых образцов волков и собак в программе Newhybrids, представлен на рис. 3. Полученные результаты совпали с результатами исследования в программе Structure с учетом определенных выше пороговых значений.

По результатам обобщающего анализа было установлено 7 особей гибридного происхождения в выборке волков (4,96 %) и 1 особь – в выборке бродячих собак (0,69 %). Данные, полученные в программе Newhybrids, также подтверждаются значениями индивидуальных долей принадлежности ( $q_i$ ) исследуемых особей к генетическим кластерам волков и собак в программе Structure. Выявленные гибридные особи волков были добыты в период с 2016 по 2024 г. в 6 районах 4 административных областей Беларуси. Ими являлись: взрослый самец волка черного окраса, который был добыт в апреле 2024 г. в Витебском р-не Витебской обл. (CL185); 2 щенка волка, переданные в 2016 г. из Ивьевского р-на (CL53; CL55); взрослая самка волка, добытая в 2021 г. на территории Слонимского р-на Гродненской обл. (CL83); 2 взрослых самца волка, добытые в 2022 г. на территориях Клецкого (CL109) и Солигорского (CL110) р-нов Минской обл., и волк, добытый в 2024 г. на территории Чаусского р-на Могилёвской обл. (CL151).

При этом в популяции волка все гибриды оказались результатом обратного скрещивания гибридных особей F1 с «чистыми» волками. Доля гибридов с волком среди бродячих собак составила 0,69 % – была зарегистрирована лишь 1 гибридная особь второго поколения. Таким образом, среди всех выявленных гибридов доля особей, произошедших от обратного скрещивания между волками и гибридными особями первого поколения, составила 87,5 %, второго поколения – 12,5 %, тогда как гибриды F1 и беккроссы между собаками и гибридами F1 не выявлены. Данная особенность делает наш результат схожим с ситуацией в итальянской популяции волка [15] и позволяет предположить, что события гибридизации в Беларуси происходили несколько поколений назад.

Следует отметить, что выявленные гибридные особи из выборки волков в результате проведенного ранее анализа контрольного региона (D-loop) мтДНК были идентифицированы как волки [32]. Также в коллекции биоматериала бродячих собак, использованной в работе, была выявлена 1 гибридная особь второго поколения, которая являлась взрослым самцом, добытым в 2022 г. на территории Бобруйского р-на Могилёвской обл. (CF94) (рис. 4).

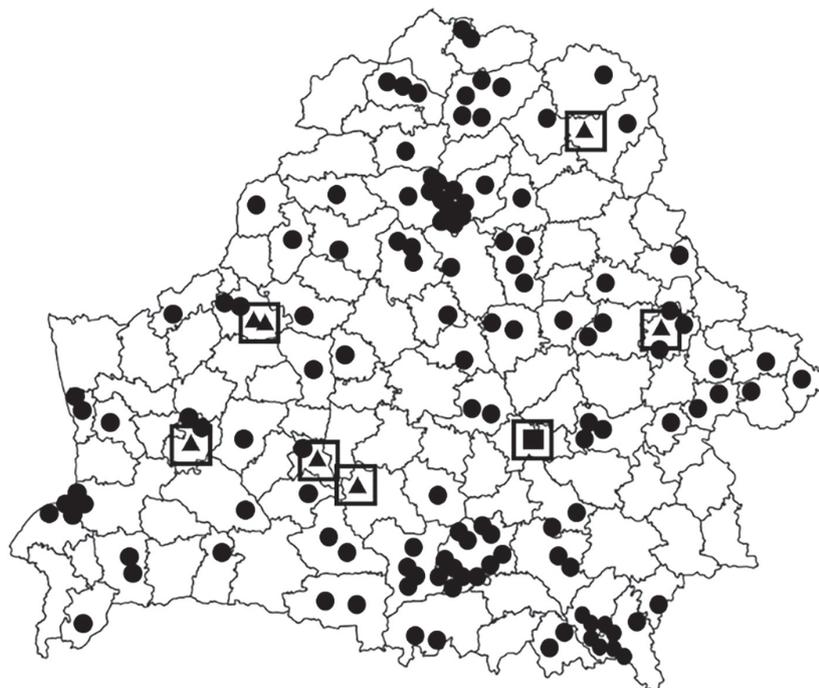


Рис. 4. Карта распределения исследованных образцов волков и установленных волче-собачьих гибридов: кругами обозначены особи волка; треугольниками – гибридные особи из выборки волков; квадратом – гибридная особь из выборки бродячих собак

Fig. 4. Allocations map of the studied wolf samples and identified wolf-dog hybrids: circles represent wolf individuals; triangles represent hybrid individuals from a sample of wolves; squares represent a hybrid individual from a sample of stray dogs

Считаем необходимым также отметить, что в исследованной выборке «чистых» волков было выявлено 2 образца от особей собак (CL87 и TH170), для которых, видимо, имело место ошибочное видовое определение передавшей данный образец стороной, что свидетельствует о наличии трудностей (а иногда и невозможности) даже для охотников в точном определении волкоподобных собак, а тем более гибридов, по морфолого-фенотипическим признакам.

**Заключение.** Полученные данные предоставляют убедительные доказательства наличия гибридизации волка с бродячими собаками в Беларуси и показывают принадлежность выявленных гибридов к гибридным поколениям. Среди исследованных 141 особи волка и 144 особей бродячих собак на основании анализа по 20 микросателлитным локусам выявлены 7 и 1 гибридная особь соответственно. Характер территориального распределения выявленных гибридных особей не свидетельствует о какой-либо географической обусловленности либо концентрации гибридных особей в конкретных регионах страны. Относительно невысокий уровень гибридизации между популяциями волка и бродячих собак в Беларуси в целом согласуется с результатами исследований в различных регионах Европы в период с 2014 по 2023 г. [14–21].

Несмотря на гибридизацию, генетическая целостность популяции волков в Беларуси в настоящее время не находится под серьезной угрозой. Большая доля лесных массивов на территории страны, обилие пищевых ресурсов для волка и связь с крупными метапопуляциями вида в России и в странах Северной Европы положительно сказываются на поддержании численности популяции волка в Беларуси. В то же время усиление таких факторов, как постоянный охотничий пресс, нарушение половой и социальной структуры популяционных группировок, свободный выгул и бродяжничество собак в деревенской местности, могут привести к возрастанию частоты гибридизации. Поэтому актуальным остается контроль (мониторинг) состояния популяции волка, который заключается в том числе в периодическом анализе генетической структуры и оценке уровня гибридизации в популяции вида в стране.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Genetic variability and population structure of grey wolf (*Canis lupus*) in Serbia / M. Đan, D. Šnjegota, N. Veličković [et al.] // Russian Journal of Genetics. – 2016. – Vol. 52, N 8. – P. 821–827. <https://doi.org/10.1134/s1022795416080044>
2. Vilà, C. Hybridization between Wolves and Dogs / C. Vilà, R. K. Wayne // Conservation Biology. – 1999. – Vol. 13, N 1. – P. 195–198. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97425.x>
3. Dziech, A. Identification of Wolf-Dog Hybrids in Europe – An Overview of Genetic Studies / A. Dziech // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2021. – Vol. 9 – Art. 760160. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.760160>
4. Kays, R. Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves / R. Kays, A. Curtis, J. J. Kirchman // Biology Letters. – 2010. – Vol. 6, N 1. – P. 89–93. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0575>
5. Rhymer, J. M. Extinction by hybridization and introgression / J. M. Rhymer, D. Simberloff // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1996. – Vol. 27, N 1. – P. 83–109. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83>
6. The problems with hybrids: setting conservation guidelines / F. W. Allendorf, R. F. Leary, P. Spruell, J. K. Wenburg // Trends in Ecology & Evolution. – 2001. – Vol. 16, N 11. – P. 613–622. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(01\)02290-x](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02290-x)
7. Climate change induced hybridization in flying squirrels / C. J. Garroway, J. Bowman, T. J. Cascaden [et al.] // Global Change Biology. – 2010. – Vol. 16, N 1. – P. 113–121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01948.x>
8. Hybridization between escaped domestic and wild American mink (*Neovison vison*) / A. G. Kidd, J. Bowman, D. Lesbarrères, A. I. Schulte-Hostedde // Molecular Ecology. – 2009. – Vol. 18, N 6. – P. 1175–1186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2009.04100.x>
9. Hybridization among Caribbean damselfish species correlates with habitat degradation / S. P. Mullen, K. Little, M. Draud [et al.] // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2012. – Vol. 416–417 – P. 221–229. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.01.002>
10. Intense harvesting of eastern wolves facilitated hybridization with coyotes: Culling Facilitates Hybridization / Y. L. Rutledge, B. N. White, J. R. Row, B. R. Patterson // Ecology and Evolution. – 2011. – Vol. 2, N 1. – P. 19–33. <https://doi.org/10.1002/ece3.61>
11. Randi, E. Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives / E. Randi // Molecular Ecology. – 2007. – Vol. 17, N 1. – P. 285–293. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03417.x>
12. Differentiation of the Italian wolf and the domestic dog based on microsatellite analysis / G. Dolf, J. Schläpfer, C. Gaillard [et al.] // Genetics Selection Evolution. – 2000. – Vol. 32. – Art. 533. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-32-5-533>
13. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations / L. Smeds, J. Aspi, J. Berglund [et al.] // Evolutionary Applications. – 2020. – Vol. 14, N 3. – P. 721–734. <https://doi.org/10.1111/eva.13151>
14. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves / A. E. Moura, E. Tsingarska, M. J. Dąbrowski [et al.] // Conservation Genetics. – 2014. – Vol. 15, N 2. – P. 405–417. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0547-y>
15. Multilocus Detection of Wolf x Dog Hybridization in Italy, and Guidelines for Marker Selection / E. Randi, P. Hulva, E. Fabbri [et al.] // PLoS ONE. – 2014. – Vol. 9, N 1. – P. e86409. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086409>
16. Hybridization between wolf and domestic dog: First evidence from an endangered population in central Portugal / R. T. Torres, E. Ferreira, R. G. Rocha, C. Fonseca // Mammalian Biology. – 2017. – Vol. 86. – P. 70–74. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.05.001>
17. Assessment of genetic diversity, population structure and wolf-dog hybridisation in the Eastern Romanian Carpathian wolf population / A. Jarausch, A. von Thaden, T. Sin [et al.] // Scientific Reports. – 2023. – Vol. 13, N 1. – Art. 22574. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48741-x>
18. Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization: First Evidence from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves / M. Hindrikson, P. Männil, J. Ozolins [et al.] // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7, N 10. – P. e46465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046465>
19. Andersone, Ž. Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers / Ž. Andersone, V. Lucchini, J. Ozoliņš // Mammalian Biology. – 2002. – Vol. 67, N 2. – P. 79–90. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00012>
20. Korabev, M. P. Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf x dog hybridization in the centre of European Russia / M. P. Korabev, N. P. Korabev, P. N. Korabev // Mammalian Biology. – 2020. – Vol. 101, N 1. – P. 91–104. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00074-2>
21. North-South Differentiation and a Region of High Diversity in European Wolves (*Canis lupus*) / A. V. Stronen, B. Jędrzejewska, C. Pertoldi [et al.] // PLoS ONE. – 2013. – Vol. 8, N 10. – P. e76454. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076454>
22. Молчан, В. О. Регистрация возможных гибридов между волком (*Canis lupus lupus*) и собакой (*Canis lupus familiaris*) на территории Беларуси. / О. В. Молчан // Молодежь в науке – 2021: тез. докл. XVIII Междунар. науч. конф. молодых ученых, Минск, 27–30 сент. 2021 г.: в 2 ч. / НАН Беларуси, Совет молодых ученых; редкол.: В. Г. Гусаков (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 2021. – Ч. 1. – С. 256–258.
23. Sidorovich, V. Reproduction biology in grey wolves *Canis lupus* in Belarus: Common beliefs versus reality / V. Sidorovich, I. Rotenko. – 2<sup>nd</sup> ed. – Minsk: Chatry chverci, 2019. – 224 p.
24. Korbie, D. J. Touchdown PCR for increased specificity and sensitivity in PCR amplification / D. J. Korbie, J. S. Matlick // Nature Protocols. – 2008. – Vol. 3, N 9. – P. 1452–1456. <https://doi.org/10.1038/nprot.2008.133>
25. Matschiner, M. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows / M. Matschiner, W. Salzburger // Bioinformatics. – 2009. – Vol. 25, N 15. – P. 1982–1983. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp303>
26. MICRO - CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data / C. van Oosterhout, W. F. Hutchinson, D. P. M. Wills, P. Shipley // Molecular Ecology Notes. – 2004. – Vol. 4, N 3. – P. 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
27. Rousset, F. genepop'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux / F. Rousset // Molecular Ecology Resources. – 2008. – Vol. 8, N 1. – P. 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
28. Peakall, R. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P. E. Smouse // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 6, N 1. – P. 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>

29. *parallelnewhybrid*: an R package for the parallelization of hybrid detection using NEWHYBRIDS / B. F. Wringe, R. R. E. Stanley, N. W. Jeffery [et al.] // *Molecular Ecology Resources*. – 2017. – Vol. 17, N 1 (Spec. Iss.). – P. 91–95. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12597>
30. Pritchard, J. K. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // *Genetics*. – 2000. – Vol. 155, N 2. – P. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
31. Clumpak – Cluster Markov Packager Across K // Plant Evolution, bioinformatics, & comparative genomics. URL: <https://clumpak.tau.ac.il> (date of access: 01.12.2024).
32. Genetic diversity of mtDNA in the grey wolf population of Belarus threatened by wolf–dog admixture / V. Molchan, K. Homel, A. Valnisty [et al.] // *Theriologia Ukrainica*. – 2023. – Vol. 25. – P. 87–99. <https://doi.org/10.53452/tu2508>

## References

- Đan M., Šnjegota D., Veličković N., Stefanović M., Obreht Vidaković D., Ćirović D. Genetic variability and population structure of grey wolf (*Canis lupus*) in Serbia. *Russian Journal of Genetics*, 2016, vol. 52, no. 8, pp. 821–827. <https://doi.org/10.1134/s1022795416080044>
- Vilà C., Wayne R. K. Hybridization between Wolves and Dogs. *Conservation Biology*, 1999, vol. 13, no. 1, pp. 195–198. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97425.x>
- Dziech A. Identification of Wolf-Dog Hybrids in Europe – An Overview of Genetic Studies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, vol. 9, art. 760160. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.760160>
- Kays R., Curtis A., Kirchman J. J. Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves. *Biology Letters*, 2010, vol. 6, no. 1, pp. 89–93. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0575>
- Rhymer J. M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996, vol. 27, no. 1, pp. 83–109. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83>
- Allendorf F. W., Leary R. F., Spruell P., Wenburg J. K. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, vol. 16, no. 11, pp. 613–622. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(01\)02290-x](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02290-x)
- Garraway C. J., Bowman J., Cascaden T. J., Holloway G. L., Mahan C. G., Malcolm J. R., Steele M. A., Turner G., Wilson P. J. Climate change induced hybridization in flying squirrels. *Global Change Biology*, 2010, vol. 16, no. 1, pp. 113–121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01948.x>
- Kidd A. G., Bowman J., Lesbarrères D., Schulte-Hostedde A. I. Hybridization between escaped domestic and wild American mink (*Neovison vison*). *Molecular Ecology*, 2009, vol. 18, no. 6, pp. 1175–1186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2009.04100.x>
- Mullen S. P., Little K., Draud M., Brozek J., Itzkowitz M. Hybridization among Caribbean damselfish species correlates with habitat degradation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, vol. 416–417, pp. 221–229. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.01.002>
- Rutledge L. Y., White B. N., Row J. R., Patterson B. R. Intense harvesting of eastern wolves facilitated hybridization with coyotes: Culling Facilitates Hybridization. *Ecology and Evolution*, 2011, vol. 2, no. 1, pp. 19–33. <https://doi.org/10.1002/ece3.61>
- Randi E. Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular Ecology*, 2007, vol. 17, no. 1, pp. 285–293. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03417.x>
- Dolf G., Schläpfer J., Gaillard C., Randi E., Lucchini V., Breitenmoser U., Stahlberger-Saitbekova N. Differentiation of the Italian wolf and the domestic dog based on microsatellite analysis. *Genetics Selection Evolution*, vol. 32, art. 533. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-32-5-533>
- Smeds L., Aspi J., Berglund J., Kojola I., Tirronen K., Ellegren H. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. *Evolutionary Applications*, 2020, vol. 14, no. 3, pp. 721–734. <https://doi.org/10.1111/eva.13151>
- Moura A. E., Tsingarska E., Dąbrowski M. J., Czarnomska S. D., Jędrzejewska B., Pilot M. Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conservation Genetics*, 2014, vol. 15, no. 2, pp. 405–417. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0547-y>
- Randi E., Hulva P., Fabbri E., Galaverni M., Galov A., Kusak J., Bigi D., Černá Bolfíková B., Smetanová M., Caniglia R. Multilocus Detection of Wolf x Dog Hybridization in Italy, and Guidelines for Marker Selection. *PloS ONE*, 2014, vol. 9, no. 1, p. e86409. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086409>
- Torres T. R., Ferreira E., Rocha R. G., Fonseca C. Hybridization between wolf and domestic dog: First evidence from an endangered population in central Portugal. *Mammalian Biology*, 2017, vol. 86, pp. 70–74. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.05.001>
- Jarausch A., von Thaden A., Sin T., Corradini A., Pop M. I., Chiriac S., Gazzola A., Nowak C. Assessment of genetic diversity, population structure and wolf-dog hybridization in the Eastern Romanian Carpathian wolf population. *Scientific Reports*, 2023, vol. 13, no. 1, art. 22574. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48741-x>
- Hindrikson M., Männil P., Ozolins J., Krzywinski A., Saarma U. Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization: First Evidence from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves. *PloS ONE*, 2012, vol. 7, no. 10, p. e46465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046465>
- Andersons Ž., Lucchini V., Ozoliņš J. Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Mammalian Biology*, 2002, vol. 67, no. 2, pp. 79–90. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00012>
- 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 x dog hybridization in the centre of European Russia. *Mammalian Biology*, 2020, vol. 101, no. 1, pp. 91–104. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00074-2>
- Stronen A. V., Jędrzejewska B., Pertoldi C., Demontis D., Randi E., Niedziałkowska M., Pilot M., Sidorovich V. E., Dyky I., Kusak J., Tsingarska E., Kojola I., Karamanlidis A. A., Ornicans A., Lobkov V. A., Dumenko V., Czarnomska S. D. North-South Differentiation and a Region of High Diversity in European Wolves (*Canis lupus*). *PloS ONE*, 2013, vol. 8, no. 10, p. e76454. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076454>

22. Molchan V. O. Registration of possible hybrids between the wolf (*Canis lupus lupus*) and the dog (*Canis lupus familiaris*) in Belarus. *Molodezh' v nauke – 2021: tezisy dokladov XVIII Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii molodykh uchenykh (Minsk, 27–30 sentyabrya 2021 goda)* [Youth in Science – 2021: Abstracts of the XVIII International Scientific Conference of Young Scientists (Minsk, September 27–30, 2021)]. Minsk, 2021, vol. 1, pp. 256–258 (in Russian).
23. Sidorovich V., Rotenko I. *Reproduction biology in grey wolves Canis lupus in Belarus: Common beliefs versus reality. 2<sup>nd</sup> ed.* Minsk, Chatry chverci, 2019. 224 p. (in Russian).
24. Korbie D. J., Mattick J. S. Touchdown PCR for increased specificity and sensitivity in PCR amplification. *Nature Protocols*, 2008, vol. 3, no. 9, pp. 1452–1456. <https://doi.org/10.1038/nprot.2008.133>
25. Matschiner M., Salzburger W. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows. *Bioinformatics*, 2009, vol. 25, no. 15, pp. 1982–1983. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp303>
26. Van Oosterhout C., Hutchinson W. F., Wills D. P. M., Shipley P. MICRO - CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 2004, vol. 4, no. 3, pp. 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
27. Rousset F. genepop'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 2008, vol. 8, no. 1, pp. 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
28. Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, no. 1, pp. 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
29. Wringe B. F., Stanley R. R. E., Jeffery N. W., Anderson E. C., Bradbury I. R. *parallelnewhybrid*: an R package for the parallelization of hybrid detection using newhybrids. *Molecular Ecology Resources*, 2017, vol. 17, no. 1 (spec. iss.), pp. 91–95. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12597>
30. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics*, 2000, vol. 155, no. 2, pp. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
31. Clumpak – Cluster Markov Packager Across K. *Plant Evolution, bioinformatics, & comparative genomics*. Available at: <https://clumpak.tau.ac.il> (accessed 01.12.2024).
32. Molchan V., Homel K., Valnisty A., Nikiforov M., Kheidorova E. Genetic diversity of mtDNA in the grey wolf population of Belarus threatened by wolf–dog admixture. *Theriologia Ukrainica*, 2023, vol. 25, pp. 87–99. <https://doi.org/10.53452/tu2508>

### Информация об авторах

*Молчан Владислав Олегович* – мл. науч. сотрудник, аспирант. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: [molchan\\_vladislav@mail.ru](mailto:molchan_vladislav@mail.ru). <https://orcid.org/0000-0003-1070-1938>

*Гомель Константин Вячеславович* – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: [homelkv@gmail.com](mailto:homelkv@gmail.com). <https://orcid.org/0000-0002-2396-1387>

*Никифоров Михаил Ефимович* – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: [nikif@tut.by](mailto:nikif@tut.by). <https://orcid.org/0000-0003-1773-1128>

### Information about the authors

*Vladislav O. Molchan* – Junior Researcher, Graduate Student. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: [molchan\\_vladislav@mail.ru](mailto:molchan_vladislav@mail.ru). <https://orcid.org/0000-0003-1070-1938>

*Kanstantsin V. Homel* – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: [homelkv@gmail.com](mailto:homelkv@gmail.com). <https://orcid.org/0000-0002-2396-1387>

*Michail E. Nikiforov* – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: [nikif@tut.by](mailto:nikif@tut.by). <https://orcid.org/0000-0003-1773-1128>