

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Hanna Kirsipuu

HÜBRIDISEERUMINE PEREKONNAS KOER (*CANIS*)

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Maris Hindrikson (PhD)

Kaasjuhendaja: Kirke Raidmets (MSc)

TARTU 2025

Infoleht

Hübriidiseerumine perekonnas Koer (*Canis*)

Hübriidiseerumine on nähtus, kus toimub ristumine kahe erineva taksoni vahel. See võib olla juhuslik ja piirduda vaid mõne üksiku indiviidiga, kuid tegemist võib olla ka suuremahulise protsessiga, millel on tagajärjed tervetele liikidele. Hübriidiseerumise käigus tekivad hübriidsed isendid ning juhul kui toimub nende tagasiristumine vanemliigiga, võib vanemliiki kinnistuda teistsuguse liigi geneetiline materjal. See mõjub imetajaliikide elujõulisusele erinevalt ning mitmetele on see ohustav. Käesolevas uurimistöös antakse ülevaade seitsme liigi ja ühe alamliigi hübriidiseerumisest perekonnas *Canis* ning töös leitakse kokkuvõtlikult, et hübriidiseerumisest ohustatud liike seob madal arvukus ja asustustihedus, elupaikade killustumine, antropogeense toidu suurenenud kättesaadavus ja kokkupuude perekonna mõne teise arvukama liigiga. Hübriidiseerumine kahe erineva liigi vahel on soodustatud, kui liigid on sarnase kehasuuruse ja toitumisharjumustega.

Märksõnad: hübriidiseerumine, koerlased, perekond *Canis*, introgressioon, hunt, antropogeenne, kohasus, keskkond

Hybridization in the *Canis* genus

Hybridization is a phenomenon, in which two different species successfully breed. It can happen by chance and only affect a few individuals, but it can also be a widespread process, which may have consequences for the whole species. Hybridization creates hybrid individuals and if they backcross into their parental species, it may result in the fixation of another species' genetic material in the parental species. It has differing effects on the persistence of mammal species and for many it is endangering. In this thesis, a review is given of hybridization between seven species and one subspecies of *Canis*. In general, it is found that species endangered by hybridization have in common the following things: low population size and density, fragmentation of suitable habitat, the increased occurrence of anthropogenic food resources and contact with a much more abundant species of the same genus. Hybridization between two species is more likely, when they are similar in body size and dietary habits.

Key words: hybridization, canids, dog, introgression, wolf, anthropogenic, fitness, environment

Sisukord

Sissejuhatus	4
Mõisted	6
1. Hübridiseerumine	7
1.1 Hübridiseerumine looduses.....	7
1.2 Antropogeenne hübridiseerumine	8
1.3 Hübridiseerumise uurimine.....	10
2. Koerlased (<i>Canidae</i>) ja perekond Koer (<i>Canis</i>).....	11
3. Perekonda kuuluvate liikide hübridiseerumine maailmas	14
3.1 Hübridiseerumine Euraasias	14
3.2 Hübridiseerumine Aafrikas	18
3.3 Hübridiseerumine Põhja-Ameerikas.....	21
4.2 Hübridiseerumine Austraalias.....	25
5. Perekonnas toimuva hübridiseerumise analüüs.....	28
5.1 Hübridiseerumise ökoloogiline mõju.....	28
5.2 Hübridiseerumise seaduspärasused.....	30
Kokkuvõte	33
Summary.....	34
Kasutatud kirjandus	35

Sissejuhatus

Hübriidiseerumine on ristumine kahe eri taksoni vahel, olgu selleks liik või alamliik, kuid seda võib vaadelda ka populatsioonide tasemel (Adavoudi & Pilot, 2022; Edelman & Mallet, 2021). Seda peetakse laialt levinuks taimede seas, kus vähemalt 25% taimeliikidest on sellest mõjutatud (Arnold, 1997; Stull et al., 2023) ning loomadel on seda samuti täheldatud, sealhulgas lindudel, kaladel, kahepaiksetel ja putukatel (Väli et al., 2010; Brauer et al., 2023; Mezhzherin et al., 2024; Mallet et al., 2007). Aina rohkem on hakatud uurima hübriidiseerumise esinemist imetajate seas ning selle osatähtsust liikide kujunemises (Abbott *et al.*, 2013; Adavoudi & Pilot, 2022; Nolte & Tautz, 2010; Seehausen, 2004). Hübriidiseerumisega seondub ka teine mõiste – introgressioon, kus hübriidsete isendite tagasiristumisel suureneb teisele liigile omase DNA osakaal vanemliigi genoomis (Aguillon et al., 2022; Anderson & Hubricht, 1938). Hübriidide teke ning introgressioon vanempopulatsioonidesse võib mõjuda populatsioonide elujõulisusele nii positiivselt kui ka negatiivselt (Adavoudi & Pilot, 2022; Burke & Arnold, 2001; Edelman & Mallet, 2021; Pfennig et al., 2016; Todesco et al., 2016). Seetõttu on kasulik lisaks hübriidsete isendite käekäigule uurida, kuidas suhestub hübriidne populatsioon vanempopulatsiooniga.

Kuigi hübriidiseerumist saab uurida paljude loomarühmade näitel, on koerlased (*Canidae*) selleks hästi sobivad oma laialt kattuvate levilate, kuid ometi suure liigilise mitmekesisuse poolest (Johnson et al., 1996). Hübriidiseerumise varasemast sagedasem esinemine viitab muutustele biotilistes või abiotilistes tegurites, mis varem neid liike eraldasid (Crispo et al., 2011; Grabenstein & Taylor, 2018; Ottenburghs, 2021). Koerlased on inimestele huvipakkuvad nii majanduslike konfliktide kui ka ökosüsteemiteenuste eest, mida nad täidavad kiskjate või raipesööjatena (Ambarlı, 2019; Ćirović et al., 2016; Expósito-Granados et al., 2019; Fleming et al., 2017; Gilbert et al., 2022; Letnic et al., 2012; Ritchie et al., 2012; Wirsing & Newsome, 2021).

Töö eesmärk on anda ülevaade eri liikide hübriidiseerumisest perekonnas *Canis*. Samuti püstitan ma seaduspärasused, mis võiksid antud perekonnas hübriidiseerumist kirjeldada ning analüüsida selle toimumise ökoloogilist mõju. Hübriidiseerumisega seoses käsitletakse seitset valdavalt liigina tunnustatud koerlast (*C. lupus* ehk hallhunt, *C. aureus* ehk šaakal, *C. lupaster* ehk aafrika hunt, *C. simensis* ehk etioopia hunt, *C. latrans* ehk koiott, *C. lycaon* ehk idahunt, *C. rufus* ehk tumehunt) ja üht kodukoera alamliiki (*C. familiaris dingo* ehk dingo). Dingo on töösse kaasatud, kuna tegemist on hästi dokumenteeritud näitega varasemalt isoleeritud populatsiooni hübriidiseerumisest hilisemalt

introtuseeritud kodukoeraga (*Canis familiaris*). Liikidevaheliste seoste leidmiseks ning seega hübridiseerumise paremaks mõistmiseks on kirjeldatud liikide välimust, elupaiga- ja toitumiseelistusi. Töö alguses on kirjutatud hübridiseerumisest üldiselt, et paigutada perekonnas toimuv hübridiseerumine laiemasse konteksti. Toodud on mõistete selgitused. Töös ei ole eraldi kirjutatud hübridiseerumise ohjamisest: see nõuaks süvenemist looduskaitsepoliitikasse, mis põhjustaks töö liigset laialivalgumist.

Mõisted

1. **Introdutseeritud liik** on liik, mis on uude piirkonda (inimese poolt) asustatud.
2. **Võõrliik** on liik, mis on sattunud väljaspoole oma harilikku leviala inimese kaasabil.
3. **Sümpatria** on nähtus, mille korral ühel ja samal maa-alal asub mitu populatsiooni, alamliiki või liiki.
4. **Kohasus** on keskkonnatingimustega kohanemise ja kohastumise aste, mis avaldub edukas paljunemises ja ja viljakate isendite väheses suremuses.
5. **Heterosügootsus** on erinevate alleelide olemasolu homoloogsete kromosoomide samas lookuses. Heterosügoot on indiviid, kes vaadeldavalt genotüübilt heterosügootne. Geneetiline mitmekesisus hõlmab endas populatsioonis suurt heterosügootide osakaalu. Sellisel populatsioonil on reeglina paremad väljavaated keskkonnamuutustega toime tulemisel. (Hughes et al., 2008)
6. **Homosügootsus** on ühesuguste alleelide olemasolu homoloogsete kromosoomide samas lookuses. Tegemist on heterosügootsuse vastega.
7. **Fenotüüp** on raku või organismi nähtavad välis- ja sisetunnused, mis põhinevad genotüübi ja keskkonna koosmõjul. Käesolevas töös mõeldakse selle all eelkõige isendi morfoloogiat ehk välimust.
8. **Sugulusristumine** (ingl *inbreeding*) on ristumine isendite vahel, kes on lähisuguluses. Sugulusristumine suurendab homosügootsust populatsioonis.
9. **Välisaretus** (ingl *outbreeding*) on populatsiooni heterosügootsust suurendav paarumistüüp mitteduguluses olevate loomade vahel.
10. **Pudelikaela efekt** on geneetilise triivi erijuht, mis tuleneb populatsiooni arvukuse ajutisest olulisest vähenemisest.
11. **Ristumisbarjäär** on miski, mis hoiab populatsioone reproduktiivses isolatsioonis. Ristumisbarjääre võib jagada kaheks: presügootseteks ehk sünnieelseteks, või postsügootseteks ehk sünnijärgseteks.

Mõistete seletamisel on kasutatud: <https://eki.ee/>

1. Hübridiseerumine

1.1 Hübridiseerumine looduses

Hübridiseerumine esineb looduses hübriidsoonides, kus üksteisest muidu geneetiliselt erinevad populatsioonid puutuvad kokku ning ristuvad (Barton & Hewitt, 1985). Näiteks halljänes (*Lepus europaeus*) ja valgejänes (*L. timidus*) Lõuna-Soomes (Pohjoismäki et al., 2021) või hallvares (*Corvus cornix*) ja mustvares (*C. corone*) Ida-Saksamaal (Poelstra et al., 2014). Kuid see võib toimuda ka juhuslikult koduloomade ja nende metsikute eellaste vahel (Ottenburghs, 2021; Twardek et al., 2017; Randi, 2008). Juhul kui hübriidsed järglased on viljakad, on hübridiseerumine oma olemuselt geenivool kahe kvantitatiivselt erineva populatsiooni vahel (Barton & Hewitt, 1985; Gompert & Buerkle, 2016), mille mõju ei piirdu ainult hübriidsete isendite tekkega, vaid millel on samuti mõju vanempopulatsioonidele.

Geenivoolu iseloomustab geneetilise materjali vahetus eri populatsioonide vahel. Seega toimub ka introgressiooniga hübridiseerumisel aegapikku alleelide koosseisu muutus. Geneetiliseks hägustumiseks (ingl *genetic swamping*) nimetatakse suurema osa vanemliigi genofondist asendumist hübriidsega (Gibson et al., 2019a; Roberts et al., 2010; Todesco et al., 2016). Seda soodustab vanemliigi madal arvukus ja asustustihedus (Gibson et al., 2019b; Lawson et al., 2017; Roberts et al., 2010; Ward et al., 2012). See võib tuua endaga kaasa isendite pikaajalise kohasuse vähenemise, kuna lõhutakse kohalikud geenikompleksid ning geneetiline mitmekesisus võib kahaneda hübriidsete alleelide ülekaaluka kinnistumise tõttu (Colella et al., 2019; Baack & Rieseberg, 2007; Edmands, 2007). Ohustatud liikidel peetakse geneetilist hägustumist, mille puhul toimub ristumine inimese poolt introductseeritud võõrliigiga, suureks probleemiks, kuna siis võib väiksema arvukusega liik geneetiliselt välja surra (Rhymer & Simberloff, 1996; Todesco et al., 2016). Seda ohtu on täheldatud näiteks šoti metssassi (*Felis silvestris silvestris*) ulatuslikul segunemisel kodukassiga (*F. catus domesticus*) (Howard-McCombe et al., 2023). Isegi kui introgressiooni ei toimu, s.t hübriidid kahe liigi vahel on steriilsed (ehk jääb ära populatsioonidevaheline geenisiire), toimub siiski reproduktiivne pingutus (Adavoudi & Pilot, 2022; Todesco et al., 2016): sellisel juhul kulutavad isendid oma piiratud aega ja ressursse järglaste saamisele, kuid ometi elujõulisi järglasi ei saa. On ka võimalik, et kahele erinevale elupaigale kohastunud populatsioonide järglased ei ole lihtsalt enam kuigi hästi kohastunud kummalegi elupaigale (Stankowski et al., 2021b; Pennec et al., 2017; Westram et al., 2018).

Samas võib uute alleelide sissetoomine mõjuda hoopis turgutavalt (Adavoudi & Pilot, 2022), kõrge homosügootsusega populatsiooni puhul isegi päästvalt, mida kinnitab puuma florida alamliigi (*Puma concolor coryi*) sugulusristumise vaevuste leevenemine välisaretuse tulemusel (Onorato *et al.*, 2024). Liigi kohasuse seisukohast positiivsete tagajärgede nägemiseks ei ole tarvis tingimata sugulusristumise järgset olukorda. Introgressioonil on potentsiaal isendite toimetulekut parandada, kui mitte läbi suurenenud geneetilise mitmekesisuse, siis introdutseerides populatsiooni otseselt uusi tunnuseid, mis võivad teatud tingimustes kasulikeks osutuda (Adavoudi & Pilot, 2022; Arnold, 1997; Burke & Arnold, 2001; Grant & Grant, 1994; Pfennig *et al.*, 2016). Näiteks on lumevaestes piirkondades pruunika talvekarva esinemine Ameerika jänesel (*L. americanus*) valge kasuka asemel kohastumus, mis on tõenäoliselt tekkinud karva mittevahetava jäneseliigi (*L. californicus*) introgressiooni tõttu (Jones *et al.*, 2018) ning Põhja-Ameerika koioti-hundi hübriididel on suurema kehamassi tõttu laiem saakloomavalik, kuhu kuuluvad lisaks närilistele ka sõralised (Way & Lynn, 2016). Kuigi hübriidide kohasus võib vanemliikide omale vahelmiste tunnuste tõttu alla jääda, võivad need teatud olukordades olla just kõige kasulikud (Stankowski *et al.*, 2021b). Näiteks on soojalembese ja külmalembese kalaliigi hübriididel populatsioonil rohkemate adaptiivsete alleelide tõttu paremad väljavaated veetemperatuuri muutustega toimetulemisel (Brauer *et al.*, 2023).

1.2 Antropogeenne hübriidiseerumine

Inimtegevus võib mõjutada hübriidiseerumise toimumist ja sagedust (Grabenstein & Taylor, 2018; Ottenburghs, 2021; Crispo *et al.*, 2011; Stankowski *et al.*, 2021a). Hübriidiseerumist, mida põhjustab inimõju, nimetatakse antropogeenseks hübriidiseerumiseks (Grabenstein & Taylor, 2018). Üks võimalus selleks on maastiku kujundamine, mille tulemusel muutuvad elupaikade tingimused ja piirid, näiteks põllumajandustegevuse või inimasustuse laiendamisel või veerežiimi muutmisel (Crispo *et al.*, 2011; Grabenstein & Taylor, 2018; Ottenburghs, 2021). Eelnimetatud häiringutest mõjutatud populatsioonid on sunnitud kohandama oma elupaigakasutust ning käitumismustreid, mistõttu võivad geograafiliselt enamasti eraldatud liigid või populatsioonid sagedamini kokku puutuda (Ottenburghs, 2021; Garroway *et al.*, 2010; Grabenstein & Taylor, 2018; Carantón-Ayala *et al.*, 2018). Näiteks on leitud, et vihmametsa raiejärgseid avamaastikke kasutavad korruga mitmed eri ökoloogilistest nišsidest nahkhiireliigid toitumispaikade ja lennukoridoridena (Willig *et al.*, 2007). Tihti kaasneb intensiivse inimtegevusega suurulukite asurkondade vähenemine ja killustumine, mis

raskendab isenditel liigikaaslasest sigimispartneri leidmist ning soodustab võimalusel paardumist arvukama sugulasliigiga (Schwartz et al., 2004; Ward et al., 1999; Hindrikson et al., 2012). Analoogses olukorras on Antarktika taastuvad hülgepopulatsioonid, kus teadaolevalt hübriidiseeruvad kolm erinevat merikaru (*Arctocephalus* spp.) liiki (Lancaster et al., 2006). Kahepaiksete ja kalade puhul on täheldatud otsesest inimõju liigisisesele signaliseerimisele läbi müra-, valgus- või keemilise reostuse, mis põhjustab käitumuslike ristumisbarjääride nõrgenemist ja seega häirib partnerivalikut (Ward & Blum, 2012; Candolin et al., 2007; Fisher et al., 2006; Lamb & Avise, 1986; van der Sluijs et al., 2011).

Inimestega kaasnevad koduloomad, kuid koduloomade levik ei piirdu ainult inimasustusega. Koduloomad võivad avaldada oma tegevuse ja liikumisega mõju ka looduslikele ökosüsteemidele, seda kas vabalt ringi liikudes või tehistingimustest põgenedes (Twardek et al., 2017; Wierzbowska et al., 2016a; Woods et al., 2003; Anderson et al., 2019). Teatud lemmikloomade pidamisel on liikumispiirangute puudumine tavapärane, näiteks kodukassi puhul, kellega hübriidiseerumine ohustab Euroopa metskassi (*F. silvestris*) ja tema alamliikide geneetilist omapära (Howard-McCombe et al., 2023; Le Roux et al., 2015; Oliveira et al., 2008; Pierpaoli et al., 2003). Esineb ka vabapidamisel kodukoeri, kelle puhul on Euroopas täheldatud laialdast hübriidiseerumist hundiga (Kusak et al., 2018; Salvatori et al., 2019; Torres et al., 2017). Euroopas on tuvastatud ka metssea (*Sus scrofa*) hübriidiseerumist kodusega (Goedbloed et al., 2013; Iacolina et al., 2018) ning arvatakse, et introgressioon võib lihtsustada metsseal uute alade hõivamist läbi inimpeglikkuse vähendamise ja viljakuse suurendamise (Frantz et al., 2013; Fulgione et al., 2016).

Inimtegevus on muutnud liikide levilaid tervel maakeral, seda kas kaudselt kliimamuutuste tulemusel (Chen et al., 2011; Garroway et al., 2010; Taylor et al., 2014; Jansson & Pehrson, 2007) või otseselt liikide transportimise kaudu (Biedrzycka et al., 2012; Gryz et al., 2024; Kauhala & Kowalczyk, 2011; Zalewski et al., 2010). Mõlemad viisid tekitavad uusi hübriidiseerumiskoldeid. Kohastumused külma toime tulemiseks põhjapoolsetel aladel kaotavad pehmemate tingimuste korral määrava tähtsuse, mis tähendab soojalembeliste liikide leviku laienemist ning uute kontaktalade tekkimist (Chen et al., 2011; Jansson & Pehrson, 2007; Pfennig et al., 2016). Niimoodi on täheldatud sümpatria suurenemist lendorava (*Glaucomys*), helehamstrike (*Peromyscus*) ja tihase (*Poecile*) liikide vahel (Garroway et al., 2010; Garcia-Elfring et al., 2017; Taylor et al., 2014). Hirvlaste seltsi kuuluvad inimestele majanduslikult huvipakkuvad ulukid ning mitmeid liike on Euroopasse introdutseeritud jahitava asurkonna suurendamise eesmärgil (Biedrzycka et al., 2012; Gryz et al., 2024; Iacolina et al.,

2019; Sykes, 2004; Goodman et al., 1999): seetõttu on Euroopas levinud invasiivne hirveliik tähnihirv (*Cervus nippon*), kes ühtlasi hübriidiseerub punahirvega (*C. elaphus*), kellega tal muidu oma looduslikus levialas kokkupuude puudub (Biedrzycka et al., 2012; Goodman et al., 1999; Senn & Pemberton, 2009).

1.3 Hübriidiseerumise uurimine

Molekulaargeneetilised meetodid võimaldavad hübriidide tuvastamisel jõuda usaldusväärsemate tulemusteni, kui morfoloogial põhinevad uuringud, sest kuigi hübriididele võivad olla iseloomulikud teatud fenotüübilised tunnused, ei pruugi need igal juhul avalduda ning hübriidne ristand võib omada vanemliigile tüüpilist välimust (Galaverni et al., 2017; Russell et al., 2019; Väli et al., 2010; Allendorf et al., 2001). Selleks, et tuvastada hübriidiseerumist tuginedes DNA analüüsile, tuleb koguda uuritavatelt isenditelt bioloogilist materjali. Imetajate hübriidiseerumise uurimisel saab välja tuua neli peamist geneetilise info andmeallikat (Adavoudi & Pilot, 2022; Browett et al., 2020; Randi, 2008; Twyford & Ennos, 2012), kusjuures mõnikord kasutatakse markereid mitmest allikast, seda selleks, et kindlaks teha hübriidiseerumise suund (hübriidse looma ema ja isa):

- täisgenoom,
- mitokondriaalse DNA (mtDNA) fragmendid,
- Y-kromosoomi markerid,
- mikrosateliidid,
- üksiku nukleotiidi polümorfismid (SNP).

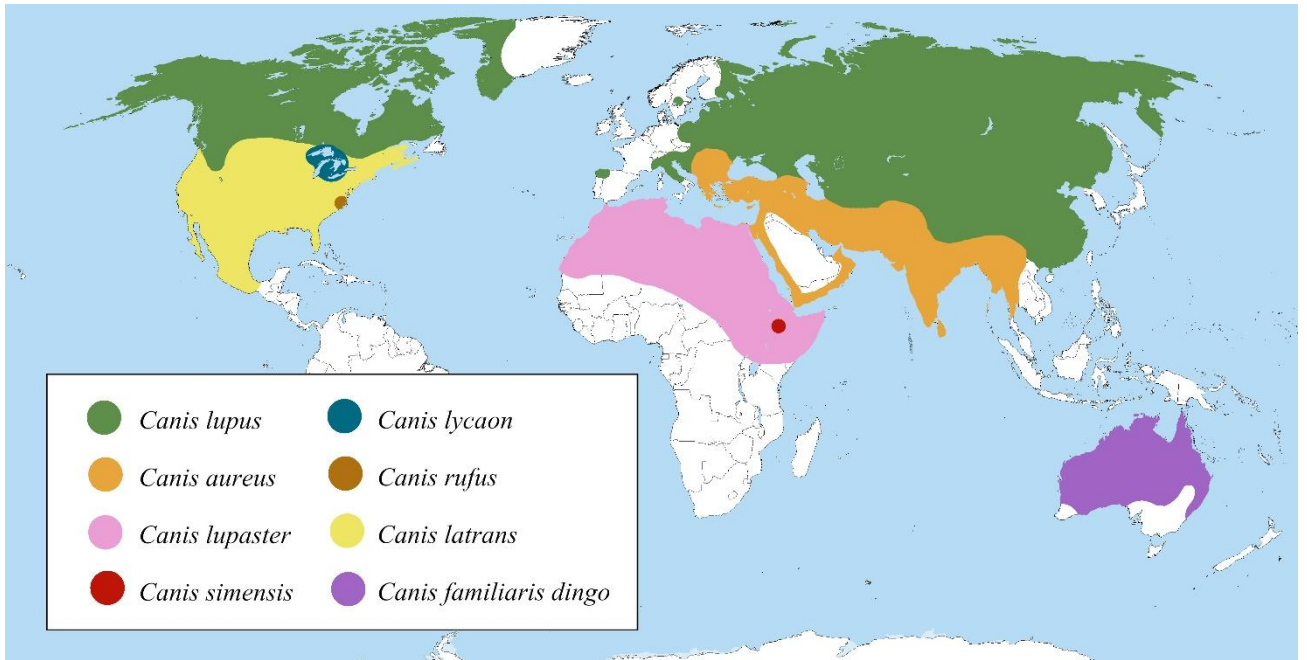
Juba üksikisendi tasemel hõlmavad eelnimetatud täisgenoomijärjestused endas massilist andmehulka, mille töötlemisel tulevad kasuks sõltuvalt eesmärgist erinevad tarkvarad. Hübriidiseerumise ja introgressiooni määramiseks kasutatavaid tarkvaru saab jagada kahte leeri (Kong & Kubatko, 2020): populatsioonide klasterdamisel põhinevad tarkvarad ning alleelimustrite esinemissageduste analüüsil põhinevad tarkvarad. Klasterdamine kujutab endast isendite paigutamist gruppidesse, kus grupisisene geneetiline sarnasus oleks võimalikult suur ning grupiväline võimalikult väike (Pritchard *et al.*, 2000). Sellisel põhimõttel töötavad programmid on näiteks STRUCTURE ja ADMIXTURE (Alexander et al., 2009; Pritchard et al., 2000). Seevastu programm HyDe tuvastab hübriidiseerumise leides kõrvalekaldeid vanempopulatsioonist võrreldes alleelide esinemissagedusi (Blischak *et al.*, 2018).

2. Koerlased (*Canidae*) ja perekond Koer (*Canis*)

Koerlased (*Canidae*) on kiskjaliste (*Carnivora*) seltsi kuuluv sugukond. Koerlaste hulka kuuluvad hundid, koiotid, šaakalid, rebased, punahundid, hüaankoerad, kährikud ja muud nende sugulased. Fülogeneetiliselt jagatakse koerlased nelja rühma: hundilaadsed koerlased, rebaselaadsed koerlased, Lõuna-Ameerika koerlased ja hallrebaselaadsed koerlased. Need rühmad on monofüleetilised, s.t et kõigil hundilaadsetel koerlastel on ühine eellane. Kuid tuleb märkida, et koerlaste nimetused ei reeda alati rühma, kuhu nad kuuluvad: kõik „rebased“ ei ole monofüleetilised, vaid on jaotatavad kolme eri rühma vahel. Perekondi on koerlaste sugukonnas kokku 13 ja liike 37, kuid need arvud on muutumises. (Perini et al., 2010a; Tedford et al., 2009; Zrzavý et al., 2018)

Koerlaste sugukonda kuulub kolm alamsugukonda: *Hesperocyoninae*, *Borophaginae* ja *Caninae*, kuid esimesed kaks on väljasurnud. Kõik tänapäeva koerlased kuuluvad *Caninae* alamsugukonda, mis kujunes välja umbes 30 miljonit aastat tagasi Põhja-Ameerikas. Koerlased jõudsid Euroopasse läbi Beringi väina 6 miljonit aastat tagasi ja Lõuna-Ameerikasse läbi Panama maakitsuse umbes 3 miljonit aastat tagasi. Iga väljarändega kaasnes mitmekesisustumine perekondadeks ja liikideks. Nüüdseks on koerlased levinud kõigil mandritel, välja arvatud Antarktikas. Koera (*Canis*) perekond sai alguse Põhja-Ameerikas 5-6 miljonit aastat tagasi koiotilaadsest eellasest, kuid valdav enamus perekonna liikidest on välja kujunenud Euraasias. Perekond kuulub hundilaadsete koerlaste rühma ja selle esindajateks on hundid, koiott ja harilik šaakal. Perekonnas on kirjeldatud üle kahekümne liigi või alamliigi. (Castelló, 2018; Wang & Tedford, 2008)

Perekonna *Canis* liikide vahel saab toimuda hübriidiseerumine mitmel põhjusel, näiteks seetõttu, et kõigil perekonna esindajatel on võrdselt 78 kromosoomi. Neil ei esine postsügootseid barjääre ja hübriidsed järglased on viljakad. Vaatamata tingimustelt väga erinevatele levikualadele (Joonis 1) on perekonda kuuluvad liigid oma eluviisilt sarnased: nad on kõik laia toiduspektriga, kuigi võivad rohkem või vähem lihatoidule spetsialiseeruda. Perekonna liigid on karjalise eluviisiga ja sarnaselt perekondliku sotsiaalse struktuuriga. Nad on väga hea levimisvõimega, suutes läbida pikki maismaadistantse ning on võimelised asustama mitmesuguseid elupaiku ja kohandama oma toitumisharjumusi vastavalt toiduobjektide kättesaadavusele. Ometi on perekonna liikide seas välja kujunenud selgelt eristatavad populatsioonid. (Castelló, 2018; Porto et al., 2019; Wang & Tedford, 2008)



Joonis 1. Töös käsitletavate liikide levilad. Kaardi joonistamiseks võetud baas:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:A_large_blank_world_map_with_oceans_marked_in_blue.PNG, *Canis dingo* levila lisamisel kasutatud informatsioon:

<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dingo-Distribution-Fleming.png>, *Canis lycaon* ja *Canis rufus* levila lisamisel kasutatud informatsioon:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Distribution_of_North_American_Canis_2.png

Ülejäänud liikide levila põhineb: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Canis_distribution.png

Nähtavuse parandamiseks on *C. rufuse* ja *C. lycaoni* levila kaardil tegelikkusest veidi suurendatud.

Iga liik puutub kokku ka kodukoeraga, kelle levilat kaardil eraldi kujutatud ei ole.

Kuigi perekonda iseloomustavad ühised tunnused, ei pärsi see populatsioonide eristumist läbi kohastumise kohalikele oludele (Chavez et al., 2022; Perini et al., 2010b; Porto et al., 2023). Perekonna liigilist mitmekesisust kirjeldab hästi näiteks kehasuurus (Brugal & Boudadi-Maligne, 2011; Porto et al., 2023; Tangredi & Lawler, 2024), mis on otseselt seotud isendite energeetiliste vajadusega ning seega mõjutab ka toitumist ja elupaigakasutust (Carbone et al., 2007; Gittleman & Harvey, 1982; Jetz et al., 2004). Kuid ei ole olemas ühte optimaalset kehasuurust, see varieerub sõltuvalt keskkonnatingimustest (Porto & Machado, 2025; Tangredi & Lawler, 2024; Zurano et al., 2017). Tuleb arvestada ka biotiliste teguritega, ehk populatsioonide eristumist ja liikide välja

kujunemist mõjutavad juba olemasolevad kooslused (de Moura Bubadué et al., 2016; Marciszak et al., 2023; Porto et al., 2023; Silvestro et al., 2015). Näiteks survestab toidubaasi kattumine populatsioone üksteisest eristuma läbi muutuste kehasuuruses või toitumisharjumustes (Donadio & Buskirk, 2006; Jonathan Davies et al., 2007; Koepfli et al., 2015; Marciszak et al., 2023; Meachen et al., 2014). Lisaks sellele kasutavad perekonna liigid sotsiaalsete loomadena lõhna-, vokaal- ja käitumuslikke signaale, et suhelda liigikaaslastega, tuvastada sugulusastet ja valida partnerit (Castelló, 2018; Hinton et al., 2018; Mech & Boitani, 2003). See kõik tähendab, et liigivaheliste barjääride kujunemisele aitab kaasa ka mittejuhuslik partnerivalik. Niimoodi saavad tekkida heterogeensed populatsioonid, mis on arenenud vabade nišside võimalikult edukaks hõivamiseks ja mis on vaatamata sümpatriale suures osas reproduktiivselt eraldatud.

3. Perekonda kuuluvate liikide hübriidiseerumine maailmas

3.1 Hübriidiseerumine Euraasias

Hallhunt (*Canis lupus*) on suur koerlane, kelle levila on Euraasia ja Põhja-Ameerika (Phillips et al., 2018). Hunti on suurkiskja ja mitmetes Euroopa riikides ning Ameerikas on ta ka jahiluk (Linnell & Boitani, 2011; Musiani & Paquet, 2004). Hundid on karjalise eluviisiga monogaamsed loomad (Mech & Boitani, 2003). Karja põhistruktuur jaguneb enamasti vanempaariks ning nende järglasteks. Enamasti sigib karjas vaid vanempaar, nii et suguküpsuse saavutamisel peavad järglased karjast lahkuma ja paarilise otsima. Hundikarjade keskmiselt kõrgem isendite arv (6-8) võrreldes teiste perekonna liikidega seisneb selles, et uued kutsikaid saadakse enne noorloomade lahkumist. Noorloomad, kes ei ole veel karjast lahkunud, abistavad vanemaid jahipidamisel ning n-ö „lastehoidmisel“. Hundikarjal on oma koduterritoorium, kus kari toitub ja puhkab, ning millele võõraste isendite sissetungi üldjuhul ei sallita (Mech & Boitani, 2003). Hallhunt on toitub valdavalt sõralistest nagu põder (*Alces alces*), punahirv (*Cervus elaphus*), metskits (*Capreolus capreolus*) ja metssiga (*Sus scrofa*) (Capitani et al., 2004; Jędrzejewski et al., 2012; Newsome et al., 2016; S. Nowak et al., 2011; Octenjak et al., 2020; Zlatanova et al., 2014). Suurulukite osakaal toidumises on tavaliselt üle 80%, väiksemaid saakloomi või muud materjali tarbitakse vähe.

Kodukoer (*C. lupus familiaris*), edaspidi koer, on alamliigina tekkinud hundi kodustamise tulemusel enam kui 16 000 a.t (Perri, 2016; Freedman et al., 2014; Vilà et al., 1997a), kuid kindla eellaspopulatsiooni suhtes puudub konsensus (Frantz et al., 2016; Thalmann et al., 2013; Ding et al., 2012; vonHoldt et al., 2010; Boyko et al., 2009; Savolainen et al., 2002). Koer on hundiga väga lähedalt suguluses (Wayne & vonHoldt, 2012) ning võimeline saada viljakaid järglasi (Vilà et al., 1997b). Inimene on teadlikult koeri tõuaretuse eesmärgil huntidega ristanud (Smetanová et al., 2015), kuid lisaks sellele esineb huntide ristumist koertega ka otsese inimosaluseta (Fan et al., 2016; Pilot et al., 2018). Käesoleval sajandil on täheldatud laialdast hundi-koera hübriidiseerumist paljudes Euroopa populatsioonides (Hindrikson et al., 2017; Salvatori et al., 2020). Silmapaistva näitena saab tuua Kesk-Itaalia 13 hundikarja geneetilise seire, kus 72-st isendist tuvastati mikrosatelliitlookuste abil 22 hübriidse päritoluga isendit, mis teeb hübriidide osakaaluks koguni 30.6% (Salvatori et al., 2019). Ka Skandinaavia, Baltimaade ja Ibeeria poolsaare populatsioonide kohta on viidud läbi sarnased uuringud ning kinnitatud hundi-koera hübriidide levik looduses (Vilà et al., 2003; Hindrikson et al., 2012; Andersone, Lucchini, & Ozoliņš, 2002; Torres et al., 2017; Sarabia et al., 2025).

Koer on hundile toidukonkurent, kuid samas ka saakloom, mistõttu on hundi-koera suhted antagonistlikud ehk vaenulikud ning tüüpilisel juhul lõpeb omavaheline kohtumine koera surmaga hundi poolt (Lescureux & Linnell, 2014; Wierzbowska et al., 2016a; Vanak & Gompper, 2009b; Gompper, 2014). Sellegipoolest võib väga madala asustustiheduse korral hunt valida sigimispartneriks koera (Godinho et al., 2011; Hindrikson et al., 2012; Verardi et al., 2006). Kokkupuuted toimuvad enamjaolt vabalt peetavate või hulkuvate koertega (Hindrikson et al., 2012; Wierzbowska et al., 2016a) ning vabamate koerapidamistavadega maades, kus kodukoerte liikumisvabadus ei ole piiratud, on hundi-koera hübriidide osakaal suurem (Godinho et al., 2011; Salvatori et al., 2019, 2020; Torres et al., 2017). Taolise sigimiskäitumise põhjusteks on ka järsud muutused hundikarja koosseisus, näiteks sigiva isendi surm (Borg et al., 2015; Brainerd et al., 2008; Hindrikson et al., 2012; Gehring et al., 2003). Sellisel juhul otsitakse asenduspartnerit, karjaga võivad liituda võõrad isendid ning kontroll liikmete sigimise üle nõrgeneb (Caniglia et al., 2014; Hindrikson et al., 2012; Jędrzejewski et al., 2005; Rutledge et al., 2010). Lisaks loomulikule suremusele piirab hundi arvukust olulisel määral inimese põhjustatud suremus, kuhu alla kuulub jahipidamine, salaküttimine ja kokkupõrked liiklusvahenditega (Brainerd et al., 2008; Cassidy et al., 2023; Moura et al., 2014; Musto et al., 2021). Täiskasvanud isendite enneaegne surm häirib hundikarja dünaamikat ja vähendab huntide asustustihedust, mistõttu peetakse hundi küttimist üheks hübriidiseerumist soodustavaks teguriks (Andersone, Lucchini, & Ozoliņš, 2002; Hindrikson et al., 2012; Moura et al., 2014).

Hübriidi sigimisel looduslikust vanempopulatsioonist isendiga, ehk tagasiristumisel, toimub koera genoomi introgressioon hundipopulatsiooni (Salvatori *et al.*, 2019). Introgressioon ei ole sümmeetriline protsess: teatud regioonid hundi genoomis pärivad koertele iseloomulikke allelele suurema sagedusega (Galaverni *et al.*, 2017). Tugevama surve all olevad geenid on näiteks transmembraanse transpordiga seonduvad, samas suhteliselt muutumata jäävad immuunvastusega seotud geenid (Galaverni et al., 2017). Koertele omaste haplotüüpide puudumine hübriidsete isendite mtDNAs on näidanud, et enamasti toimub ristumine emase hundi ja isase koera vahel (Andersone *et al.*, 2002; Godinho *et al.*, 2011; Randi *et al.*, 2000; Vilà *et al.*, 2003), kuid vastupidine olukord võib samuti aset leida, kuigi seda on näidatud erakordselt harva (Hindrikson et al., 2012; Muñoz-Fuentes et al., 2010). Põhjastena tuuakse isaste huntide antisotsiaalsemat käitumist koerte suhtes ning ka huntide ja koerte erinevaid sigimissüsteeme: isased koerad on erinevalt emastest huntidest aasta läbi viljakad, mis lihtsustab sedapidi paaritumist (Hindrikson et al., 2012; Godinho et al., 2011). Hübriidse

päritoluga on seostatud ka teatud fenotüüpilisi tunnuseid: heledad küünised, melanism või albinism, viienda varba olemasolu tagakäppadel, vanuse kohta ebatavalised kehamõõtmed (Galaverni et al., 2017; Kusak et al., 2018). Sellegipoolest on hübriidseid isendeid ainuvõimalik tuvastada kasutades geneetilisi markereid, kuna selgesti eristatavad fenotüübilised tunnused võivad tagasiristumisel kaduda (Galaverni et al., 2017; Lorenzini et al., 2014), mille tõttu tekivad hübriidide määramisel välimuse alusel vead.

Harilik šaakal ehk šaakal või kuldšaakal (*C. aureus*) on väikese suurusega koerlane, kelle levila on Euraasias, ulatudes Lõuna- ja Kesk-Aasiast Balkanimaade ja Põhja-Aafrikani (Moehlman & Hayssen, 2018; Kebede, 2017; Negi, 2014). Šaakal sarnaneb välimuselt hundiga, kuid tal on lühikesed jalad, piklik keha, lühem saba ja peenem pea. Erinevalt tumeselg-šaakalist (*Lupulella mesomelas*) ja vöötšaakalist (*L. adusta*), kes kuuluvad perekonda *Lupulella*, kuulub kuldšaakal perekonda *Canis* ning on seega teiste *Canis* perekonna liikmetele fülogeneetiliselt lähedamal (Atickem et al., 2018; Bardeleben et al., 2005). Šaakal on oportunistlik generalist ning pigem raipesööja kui murdja (Lange et al., 2021; Ćirović et al., 2016). Kõigesööjana toitub ta pisiimetejatest, selgrootutest, toidujäätmetest, puu- ja juurviljadest, kusjuures toiduobjektide osakaal varieerub suuresti olenevalt nende kättesaadavusest (Aleksandra & Duško, 2015a; Ćirović et al., 2014a; Raichev et al., 2013a). Šaakalid on monogaamsed ning elavad perekondlikes sotsiaalsetes üksustes, kutsikaid kasvatatakse paaris (Moehlman & Hayssen, 2018; Kebede, 2017; Negi, 2014). Šaakal võib käia toiduotsingutel nii üksinda kui ka paaris või koos oma karjaga, kellega koostöös saab murda suuremaid saakloomi (Admasu et al., 2004). Nad on territoriaalsed ja märgistavad oma kodupiirkonda häälitsuste, uriini või väljaheidetega (Moehlman & Hayssen, 2018).

Šaakal on laia ökoloogilise niššiga liik ja asustab elupaigana rohumaid, poolkõrbi, märgalasid, metsi ja savanne, kuhu sobivad ka heterogeensed inimajandatavad maastikud nagu põllumaad ja karjamaad, kus on võimalik võsastikes varjuda ning pisinäriolistest toituda (Yusefi et al., 2021; Šálek et al., 2014; Jaeger et al., 2007; Kebede, 2017). Inimasulatega kokkupuudet on kinnitanud šaakali toitumisharjumiste uuringud, kus on leitud, et antropogeense päritoluga toiduobjektid nagu prügi, põllukultuurid ning loomsed jäätmed täiendavad oluliselt šaakali toiduspektrit (Aleksandra & Duško, 2015b; Ćirović et al., 2014b; Raichev et al., 2013b; Lange et al., 2021). Siiski väldib šaakal inimestega otsest kontakti (Fenton et al., 2021; Pantelić et al., 2024) ning võimalik, et ka kodukoeri (Giannatos et al., 2005). Šaakali- ja koeravahelist hübriidiseerumist ei ole uuritud nii põhjalikult kui hundi- ja koera oma ning näiteid on vähe. Horvaatias tuvastati mitokondriaalseid, Y-kromosoomi ja

mikrosateliitseid markereid kasutades kolm šaakali ja koera hübriidi (Galov et al., 2015). Tegemist oli ühe esimese generatsiooni hübriidiga (F1) ning kahe tagasiristunud isendiga, mis tõestab introgressiooni võimalikkust. Hübriidiseerumine oli toimunud emase šaakali ja isase koera vahel. Sarnane töö viidi läbi ka Ungaris, kus uuriti 31 isendit, 11 neist ebatüüpilise välimusega (Ninausz et al., 2023): nende hulgast tuvastati kolm hilisemat ristumist šaakali ja koera vahel, kuid suure tõenäosusega tulenes veel kaheksa isendi valge värvus mutatsioonist, mis pärineb varasemast ristumisest koeraga. Samas Iraanis ja Sloveenias ei ole leitud tõestust šaakali hübriidiseerumisest koeraga vaatamata kõrgele liikide omavahelisele kokkupuutele (Yusefi et al., 2021; Stronen et al., 2020). Võimalik, et koertega hübriidiseerumine võib sagedana seoses šaakali leviku laienemisega Euroopa inimasustatud aladele ning seega kokkupuudete sagedamisega vabaltpeetavate koertega. Samuti võib hübriidiseerumist soodustada sarnaselt hundile šaakali liigikaaslasest partneri surm või partnerite vähesus (Galov et al., 2015; Ninausz et al., 2023; Csányi et al., 2023).

Šaakali levila on viimastel aastakümnetel looduslikult laienenud Põhja- ja Kesk-Euroopasse: näiteks on nende olemasolu kinnitatud Tšehhis, Slovakkias, Poolas, Lätis, Leedus, Eestis kui ka Soomes (Pyšková et al., 2016; Guimarães et al., 2019; Kowalczyk et al., 2015; Paulauskas et al., 2018; Männil & Ranc, 2022; Kojola et al., 2024). Üheks leviku laienemise põhjuseks peetakse hallhundi madalseisu Euroopas, kuna hunt on šaakali loodusliku vaenlasena tema arvukuse reguleerija (Krofel et al., 2017). Seda nähtust, kus suurkiskjad piiravad otseselt või kaudselt keskmise suurusega või väikekiskjate arvukust, nimetatakse gildisiseseks konkurentsiks (Davis et al., 2021; Newsome et al., 2017; Fedriani et al., 2000). Kuna šaakal on omnivoor, ei ole ta niivõrd mõjutatud hundiga toidubaasi kattumisest, kui just otseselt hundi poolt murdmisest (Krofel et al., 2017; Kojola et al., 2024; Männil & Ranc, 2022). Šaakal on samuti jahiuluk, kuid oluliselt elupaiga- ja toiduleplikum ning võimeline koloniseerima elupaiku, kust hundid on välja kütitud (Stoyanov, 2012; Krofel et al., 2017; Kojola et al., 2024). Selle kinnituseks on leitud, et šaakalite levik on negatiivses seoses huntide omaga ning huntide levila laienedes šaakalid taanduvad neilt aladelt (Krofel et al., 2017; Karamanlidis et al., 2023; Trbojević et al., 2018). Eelnimetatud ökoloogilistel suhetel tuginedes pole üllatav, et sõltumata sümpatria olemasolust, ei ole Euroopas ulatuslikku šaakali ja hallhundi hübriidiseerumist täheldatud (Kazimirov et al., 2024; Stronen et al., 2020; Moura et al., 2014).

3.2 Hübridiseerumine Aafrikas

Aafrika hunt (*C. lupaster*, sün. *C. anthus*) on väikese suurusega koerlane, keda leidub Aafrikas Saheli piirkonnast põhjapoolsele (Koepfli et al., 2015; Viranta et al., 2017; Hoffmann & Atickem, 2018). Tema tüüpilisteks elupaikadeks on poolkõrbed, savannid ja rohumaad. Nii nagu kõik perekonna esindajad, on ka aafrika hunt karjalise eluviisiga. Vanempaarile kuulub kindel territoorium ja kutsikaid kasvatatakse koos. Aafrika hunt eristub šaakalist suurema kehasuuruse, pikemate jalgade, laiemate ja ümaramate kõrvade, aga samuti ka erinevuste tõttu kolju- ja hammaste kujus, kuid tema fenotüüp on levila ulatuses tugevasti varieeruv ning võib isendist sõltuvalt rohkem või vähem meenutada šaakalit (Gaubert et al., 2012; Koepfli et al., 2015; Viranta et al., 2017). Aafrika hunti peeti pikalt šaakali alamliigiks, kuid 2011. aastal selgusid esimesed tõendid, et aafrika hundi mitokondriaalne DNA on šaakalist piisavalt erinev, et pälvida liigina ümberklassifitseerimine (Rueness et al., 2011). Edasised uuringud kasutasid aafrika hundi fülogeneetilise staatuse määramiseks lisaks mtDNA-le ka mikrosatelliitseid markereid, autosoomseid kui ka sugukromosoomide geenijärjestusi ja täisgenoomi sekveneerimisest tuletatud SNP-sid, ning nende tulemused toetasid aafrika hundi eraldi liigiks määramist (Gaubert et al., 2012; Koepfli et al., 2015). Aafrika hundi geneetilist sarnasust šaakali asemel hallhundiga põhjendatakse sellega, et aafrika hundi puhul on tegu 1,3 miljonit aastat tagasi Aafrikasse levinud hallhuntide eellaspopulatsiooniga, mis sarnaselt šaakalile omandas väiksema kehasuuruse ja omnivoorsema toitumise, et vältida suuremate kiskjatega konkureerimist (Rueness et al., 2011; Gaubert et al., 2012; Koepfli et al., 2015).

Aafrika hunt elab sümpatrias šaakalite, kodukoortega ja vähesel määral ka etioopia hundiga (*C. simensis*) ning olles samast perekonnast, on võimeline hübridiseeruma kõigi nimetatud liikidega. Aafrika hundi, kui hiljuti tunnustatud liigi ökoloogiast on vähe teada. Tegemist on samuti generalistiga, kuid arvatakse, et võrreldes šaakaliga on hundil loomse toidu osakaal suurem ja et hunt jahib tihedamini pisinäriolistest suuremaid loomi (Eddine et al., 2017; Gaubert et al., 2012; Gutema et al., 2019; Boukheroufa et al., 2020). See aga ei tähenda, et neil toidubaas vähemalt osaliselt ei kattuks ja gildisest konkurentsi ei esineks (Gaubert et al., 2012; Paúl et al., 2020). Tõestust šaakali päritolu geenivoolule leiti samas töös, mis ühtlasi toetas aafrika hundi eristamist šaakalist (Gaubert et al., 2012), kuid teadmised täpsemate mehhanismide kohta puuduvad. Senegalis ja Etioopias tuvastati mitokondriaalseid, Y-kromosoomi ja mikrosatelliitseid markereid kasutades hübridiseerumine emaste huntide ja isaste külakoorte vahel (Mallil et al., 2020). Aafrika huntide hulgas on märgatud ka melanistlikke isendeid (Saleh et al., 2018), kelle ebatüüpiline välimus võib hallhundi näitel tuleneda

introgressioonist koeraga (Anderson et al., 2009). Aafrika hundi ja kodukoera kokkupuude võib olla murettekitav, kuna koerad levitavad erinevaid aafrika hundile nakkuvaid haiguseid ning introgressioon kaotaks hundi geneetilist eripära (Mallil et al., 2020).

Etioopia hunt (*C. simensis*) on samuti Aafrika koerlane, kuid tema levila on palju piiratum, kui aafrika hundil. Teda leidub Etioopia mägismaadel ning tema elupaikadeks on kõrgmäestiku rohumaad (Macdonald & Sillero-Zubiri, 1997). Tegemist on ohustatud endeemse liigiga, kelle arvukuseks on hinnatud alla 500 isendi (Sillero-Zubiri & Marino, 2011). Etioopia hunt on silmapaistva välimusega, meenutades erkpunase karvastiku ja pika kitsa koonuga rohkem rebast kui hunti, kuid ta on nii rebasest kui ka aafrika hundist suurem (Macdonald & Sillero-Zubiri, 1997). Etioopia hunt ei ole generalist, nagu eelnimetatud liigid, vaid on spetsialiseerunud ökoloogiaga kiskja (Marino et al., 2010; Sillero-Zubiri, 2011; Yihune & Bekele, 2014). Tema saakloomadeks on ülekaalukalt kaks kaevuvat närilist: *Tachyoryctes macrocephalus* ja *Tachyoryctes splendens*, keda ta varitsusrünnakutega püüab (Marino et al., 2010; Sillero-Zubiri, 2011). Meelissaakloomade puudumisel sööb etioopia hunt teisi närilisi, peamiselt mitmesuguseid rotte, vähesel määral on täheldatud toitumist ka jänesetest, lammastest või antilopidest (Ashenafi et al., 2005; Sillero-Zubiri & Gottelli, 1995). Etioopia hundid on karjalise eluviisiga ning kasvatavad kutsikaid ühiselt, kuid peavad jahti üksinda (Macdonald & Sillero-Zubiri, 1997). Etioopia hunti ohustab elupaiga kadu või selle kvaliteedi langus, näiteks maastiku põllumaaks harimine (Marino et al., 2024; Sillero-Zubiri & Marino, 2011). Lisaks sellele ohustab teda ka inimeste poolt tagakiusamine ja kodukoerte levitatud haigused (Genbere, 2017; Marino et al., 2006; Laurenson et al., 1998).

Etioopia hundi olemasolu Aafrika mandril tuleneb sarnaselt aafrika hundiga hallhundi eellase kunagisest levikust Aafrikasse, kuid etioopia hunt lahkes sellest eellasest enne aafrika hunti ning kohustus eluks kõrgmäestikes (Koepfli et al., 2015; Gottelli et al., 2004, 1994). Etioopia ja aafrika hundi vahel on siiski toimunud geenivool, kusjuures aafrika hundi geneetilise struktuuri kujunemises võis hübriidiseerumine etioopia hundiga olulist rolli mängida (Gopalakrishnan et al., 2018). Sellegipoolest on tänapäeval etioopia hundi levila oluliselt väiksem ning tegemist on kahe väga erineva nišši liigiga. Kuigi aafrika hundi toiduobjektide hulka kuuluvad samuti närilised, ei ole ta nende püüdmises niivõrd edukas (Gutema et al., 2019). Selle asemel liigub ta kergema vaevaga inimõjutatud maastikel, kus toitub lisaks närilistele muudest loomadest, raipest ja inimjätmetest (Gutema et al., 2018, 2019; Yirga et al., 2017). Etioopia hunt aga kasutab enamasti puutumatuid kaitsealasid ja kütib seal närilisi (Gutema et al., 2018, 2019; Ashenafi et al., 2005). Seega juhul kui

säilivad terviklikult etioopia hundi meelissaakliikide (*T. macrocephalus* ja *T. splendens*) elupaigad, ei oma need kaks liiki üksteise käekäigule erilist mõju (Atickem & Stenseth, 2022). Kui nad siiski kokku puutuvad, on huntidevahelised interaktsioonid antagonistlikud, kusjuures etioopia hundid peletavad aafrika hunte oma toitumisaladelt minema (Gutema et al., 2018). Väljaspool kaitsealasid aga domineerib aafrika hunt.

Etioopia hundi elupaikadega piirnevad inimasustused, kus peetakse enamasti valve-eesmärkidel kodukoeri (Atickem et al., 2010; Macdonald & Sillero-Zubiri, 1997). Koerte liikumisvabadust ei piirata ning seega on nad otseses kontaktis kohaliku faunaga, sealhulgas etioopia hundiga (Perry et al., 2018). Emaste etioopia huntide ristumine isaste kodukoertega on teada ning selle problemaatilisus seisneb võimalikus negatiivses mõjus etioopia hundi kohastumustele (Gottelli et al., 1994; Macdonald & Sillero-Zubiri, 1997). Kuid veelgi enam ohustab etioopia hunte kokkupuude koerte kui haigusvektoritega: marutaudi puhangute tulemusel on alates 1980ndatest hävinud umbes kolmveerand Etioopia huntidest (N. Johnson et al., 2010; Randall et al., 2004; Sillero-Zubiri et al., 1996). Lisaks sellele on huntidele levinud koerte katk, adenoviirus ja parvoviirus (Laurenson et al., 1998; Macdonald & Sillero-Zubiri, 1997). Haiguspuhangutega on kaasnenud etioopia huntide geneetilise mitmekesisuse langus pudelikaela efekti tõttu (Gottelli et al., 2013; Randall et al., 2010). Nende seisundit on üritatud parandada vaksineerimisprogrammide ja kaitsealade laiendamisega, kuid huntide arvukus on endiselt langustrendis (Marino et al., 2024; Sillero-Zubiri et al., 2016; Kennedy et al., 2011; Sillero-Zubiri & Marino, 2011).

3.3 Hübridiseerumine Põhja-Ameerikas

Koiott (*C. latrans*) on keskmise suurusega laia levikuga Põhja- ja Kesk-Ameerika koerlane (Bekoff & Gese, 2003; Hody & Kays, 2018). Koioti ökoloogia on võrreldav šaakaliga, sest ka koiott on hundist väiksem keskmise troofilise taseme kiskja ja generalist (Gompper, 2002). Koiott kohandab oma toitumise vastavalt aastaajale ja toidukonkurentide survele (Dumond et al., 2001; Morey et al., 2007; Poessel et al., 2017; Ward et al., 2018). Ta toitub peamiselt loomsest materjalist: närilistest, jäneselistest ja raipest (Hayward et al., 2023; Jensen et al., 2022; Ward et al., 2018), kuid suudab edukalt jahti pidada ka sõralistele, näiteks valgesaba- (*Odocoileus virginianus*) ja mustsaba-hirvele (*O. hemionus*) (Chitwood et al., 2014; Patterson & Messier, 2003; Hayward et al., 2023). Soojematel aastaegadel lisanduvad lüliljalgsed ja taimne materjal (Andelt et al., 1987; Korschgen, 1957; Poessel et al., 2017). Koioti elupaikadeks sobivad nii metsad kui ka avamaastikud (Laundre & Hernández, 2003; Gese et al., 1988a; Messier & Barrette, 1982), samuti on ta edukas põllumaadel või lausa linnastunud aladel (Hinton, Manen, et al., 2015; Grinder & Krausman, 2001).

Koioti sotsiaalkäitumine on paindlik, kuna isendite seotus karjaga varieerub, s.t koiotid võivad elada nii üksikult kui ka kuni kümneisendiliste karjade liikmetena (Bekoff & Gese, 2003; Bekoff & Wells, 1980; Messier & Barrette, 1982). Sigimiseks moodustatakse talvel monogaamsed paarid ning kevadel kasvatatakse koos kutsikaid (Andelt, 1985; Bekoff & Wells, 1980). Noorloomad võivad jääda vanemate juurde ja osaleda järgmise kutsikapõlvkonna ühises kasvatamises ning territooriumi kaitsmises või siis hajuda varakult, mistõttu vanempaarist arvukamat karja ei moodustu (Bekoff & Wells, 2010; Gese, 2001; Harrison, 1992). Mitte-sigiv koiott võib olla ka täiesti üksikeluviisiline: sellistel isenditel puudub koduterritoorium ja nad on rändava eluviisiga (Bekoff & Wells, 1980; Gese et al., 1988b, 1989). Tänapäevani puudub konsensus selle suhtes, mis täpselt mõjutab koiotikarjade kujunemist. Levinum hüpotees seisneb selles, et karjasuurus sõltub suurulukite kättesaadavusest toiduna (Bekoff & Wells, 1980; Bowen, 1981; Gese et al., 1988c), kuid selle suhtes on vastakaid arvamusi (Patterson & Messier, 2001; Andelt, 1985; Messier & Barrette, 1982).

Koiott elab sümpatrias hallhundiga, kelle levila hõlmab suures osas Kanadat ja USA põhjaosa, kuid lisaks temale ja kodukoerale leidub Ameerikas veel kaks tähelepanuväärset koerlast, kes on mõõtmel hundi ja koioti vahepealsed: idahunt (*Canis lycaon*) ja tumehunt (*Canis rufus*). Idahundi levila on Kanadas ja Põhja-USAs Suure Järvistu regioonis (COSEWIC, 2015) ning tumehunt leidub USA idaosas Põhja-Carolina osariigi kaitsealal (Phillips, 2018). Mõlemad liigid on ohustatud ja nende

tunnustamine liigina on olnud suhteliselt hiljutine. Hallhundile sarnase välimuse tõttu on idahunti ajalooliselt peetud hallhundi alamliigiks (*Canis lupus lycaon*) (Goldman & Young, 1944). 19. sajandi teises pooles hakati uurima Kanada huntide mtDNA genotüüpe ning leiti, et huntidel esinesid koiotile omased mtDNA genotüübid (Lehman et al., 1991). Koiottide puhul sarnast olukorda ei tuvastatud, seega arvati, et tegemist oli hübriidse koioti ja hundi populatsiooniga, kus isaste huntide ristumine emaste koiottidega oli põhjustanud koioti geneetilise materjali introgressiooni hundi genoomi. Aastal 2000 avaldati artikkel, kus võrreldi idahundi ja tumehundi mtDNA-d ja mikrosatelliitide allelele ning leiti, et need kaks liiki ei sarnanenud üksteisega koiottidega hübriidiseerumisest päritud alleelide poolest, vaid klasterdusid kokku ka siis, kui koiotile omased alleelid välja arvata (Wilson et al., 2000). Autorite meelest viitas see ühisele evolutsioonilisele liinile, mis lahknes koiottidest 150 000 – 300 000 aastat tagasi ning esindab Põhja-Ameerika põliseid koerlasi, erinevalt hallhundist, kes lahknes koiotist 1-2 miljonit aastat tagasi ning kujunes liigina välja Euraasias ja seejärel koloniseeris Ameerika. Sarnast idahundi ja tumehundi eristumist hallhundist on toetanud mitmed teised autorid (Kyle et al., 2006; Rutledge et al., 2012, 2015; Heppenheimer et al., 2018), kuid samas on sellele ka vastu vaieldud (Koblmüller et al., 2009; vonHoldt et al., 2011, 2016). Siis pooldatakse seisukohta, et idahunt ja tumehunt on suhteliselt hiljuti hallhundi ja koioti hübriidiseerumise tulemusel tekkinud liigid, ning et nad ei oma siiski hallhundist lahknenud populatsioonile kohaselt piisavalt unikaalseid allelele. Nende kahe liigi taksonoomia ja päritolu ei ole veel läbinisti selge, kuid kindel on see, et nende populatsioonigeneetika on tugevasti mõjutatud hübriidiseerumisest nii koioti kui ka hallhundiga (T. J. Wheeldon et al., 2010; T. Wheeldon & White, 2008; Wilson et al., 2012; Roy et al., 1994).

Idahunt on koiottidest kitsama elupaigaeelistusega, vältides inimest ja eelistades metsi ning märgalasid (COSEWIC, 2015; T. Oliveira et al., 2020; Otis et al., 2017). Peamisteks saakloomadeks on tal põder, valgesaba-hirv ja kobras (Forbes & Theberge, 1996; Messier & Crête, 1985; Voigt et al., 1976). Tegemist on kaitsealuse liigiga, kelle arvukuseks peetakse alla 1000 isendi (COSEWIC, 2015). Idahuntide madalseis on inimtekkeline, põhjusteks 19.-20. sajandil olnud väga kõrge küttimeisurve ja tänapäevane elupaikade killustatus (COSEWIC, 2015; Benson et al., 2024; Rutledge et al., 2017; Kyle et al., 2006). Samas on koiottide arvukus ja levila ajas suurenenud (Hody & Kays, 2018; Bozarth et al., 2011; Hidalgo-Mihart et al., 2004). Üheks põhjuseks peetakse metsamaastike asendumine koiottidele soodsamate avamaastikega, kuid lisaks sellele võib koiottide leviku laienemine olla seotud ka idahuntide üleküttimisega, kuna nende puudumisel puudub ka konkurents suurema kiskjaga (Koblmüller et al., 2009; Leonard & Wayne, 2007; Kyle et al., 2006; Lehman et al., 1991).

Hallhuntide näitel on teada, et hundid murravad koiotte ning mõjutavad nende toidu- ja ruumikasutust (Shores et al., 2019; Berger et al., 2008; Berger & Gese, 2007; Arjo & Pletscher, 1999). Idahuntide puhul on aga oodatavatele antagonistlikele suhetele vastuoluliselt täheldatud väga levinud hübriidiseerumist koiottidega, kus praktiliselt kõikide uuritud isendite mtDNA-s on märke introgressioonist (Vilaça et al., 2023; Wilson et al., 2012; Koblmüller et al., 2009). Hübriidiseerumise toimumise ebatavalise sageduse põhjendamiseks on püsitatud erinevaid hüpoteese: idahuntide populatsioon on koiottidest hilisemalt lahknenu ning seega on ka nende kahe liigi ristumisbarjäärid nõrgemalt välja kujunenud (Rutledge et al., 2012; Wilson et al., 2000), või on tegemist hübriidsooniga Kagu-Kanadas, kus elupaikade muutlikkuse ja varieeruva hundi-koioti arvukuse tõttu on olnud huntide ja koiottide hübriidiseerumine soodustatud (Heppenheimer et al., 2018; Koblmüller et al., 2009; vonHoldt et al., 2011). Koioti ja idahundi introgressioonil on täheldatud kohasust suurendavaid eeliseid mõlemale osapoolle: suurema kehasuurusega koiotid on ka suuremate saakloomade küttemises edukad (Way & Lynn, 2016; Benson & Patterson, 2013; Kays et al., 2009) ning koiottide plastilisem sotsiaal- ja toitumiskäitumine võib aidata idahundil paremini toime tulla tema jaoks ebasoodsates tingimustes (Kyle et al., 2006).

Tumehunt (*C. rufus*) on väga ohustatud Põhja-Ameerikas leiduv koerlane (Paradiso & Nowak, 1972; Phillips, 2018). Enne Põhja-Ameerika koloniseerimist Eurooplaste poolt oli tumehunt levinud terve Põhja-Ameerika kaguosa piires (Hinton et al., 2013), kuid üleküütmise tõttu leidub tänapäeval looduses ainult üks asurkond Põhja-Carolina looduspargis, mille suuruseks hinnatakse vaid 17-19 isendit (USFWS, 2024). Ka see asurkond eksisteerib kaitsepingutuste ja taasisustamise tulemusel, kuna aastatel 1980-1987 oli tumehunt looduses välja surnud (Hinton et al., 2013). Tumehundi kaitse jõustus 1973. aastal USA-s sätestatud Ohustatud Liikide Seadusega, mil algas huntide ümberasustamine ja säilitamine tehistingimustes (Hinton et al., 2013). Tumehundile on iseloomulik punakat tooni lühike karvkate, suured kõrvad ja pikad jalad (Paradiso & Nowak, 1972). Teadmised tumehundi ökoloogia kohta põhinevad häiritud vähearvukal populatsioonil, seega ei pruugi need täielikult kajastada tumehundi käitumist küttemiseelsetes tingimustes. Sellegipoolest on teada, et tumehunt toitub sõralistest, jäneselistest, närilistest ja pesukarudest (Dellinger et al., 2011; McVey et al., 2013). Tumehunt liigub nii metsades, märgaladel kui ka põllumajanduslikel maastikel (Hinton, Proctor, et al., 2016; Chadwick et al., 2010; Hinton & Chamberlain, 2010). Tundub, et hunt eelistab põllumajanduslikke maastikke, kuid kohandab oma elupaigakasutust sõltuvalt inimtihedusest (Dellinger et al., 2013). Tumehunt on territoriaalne, karjalise eluviisiga ja monogaamne, tüüpiline on

varasematest pesakondadest abiliste olemasolu (Hinton, Proctor, et al., 2016; Sparkman et al., 2010, 2012). Tumehundi fülogenees põhjustab idahundile sarnaselt debatte: kas tegemist on varasemalt Põhja-Ameerikas evolutsioneerunud hallhundist eraldiseisva liigiga (Sacks et al., 2021; Murphy et al., 2019; Wilson et al., 2000; Nowak, 2002, 1992, 1979) või hilisemalt hallhundi ja koioti hübriidiseerumise tulemusel kujunenud ökotüübiga (vonHoldt et al., 2016, 2011; Reich et al., 1999; Roy et al., 1996, 1994).

Koiott on hetkel ainus hübriidiseerumisvõimeline koerlane, kellega tumehunt elab sümpatrias ning seega on nende kahe liigi vahelist dünaamikat palju uuritud, kuid on teadmata, kui levinud oli see varasema tervikliku tumehundi populatsiooni puhul (Hinton et al., 2013). Tasub märkida, et kui tumehundi levila on alati olnud Põhja-Ameerika kagu- ja idaosas, siis koioti levila on viimastel aastasadel oluliselt suurenenud, olles enne 20. sajandit piiritletud Põhja-Ameerika kesk- ja lääneosaga (Hody & Kays, 2018) ning seega puutusid need kaks koerlast tänapäevaga võrreldes palju vähem kokku (McVey et al., 2013). Alles 20. sajandi teises pooles leiti, et säilinud tumehundi populatsioon oli suures osas hübriidne (Paradiso, 1968; Paradiso & Nowak, 1972; Wayne & Jenks, 1991): koioti introgressioonist võrdlemisi puutumatuks ja seega aretusprogrammi kõlbulikuks tunnistati 43-st isendist vaid 14 (Hinton et al., 2013). Põhja-Carolina kaitsealuse populatsiooni põhjal on leitud, et hübriidiseerumine toimub eelkõige esmasigijate emaste huntide ja isaste koiottide vahel (Bohling & Waits, 2015). Samuti leiti, et hübriidiseerumissündmustest 78%-le eelnes hundi varasema partneri kaotus, kusjuures 61% surmadest olid inimese poolt põhjustatud. Antropogeenne suremus on tumehuntide puhul püsivalt ülekaalus (Hinton, Brzeski, et al., 2015; Hinton, White, et al., 2016) ning huntide teadlikult või teadmata maha laskmine moodustab umbes veerandi surmajuhtumitest (Murray et al., 2015). See toetab hüpoteesi, et koioti ja tumehundi hübriidiseerumine on looduses pigem ebatüüpiline ning oli inimese poolt soodustatud, kuna madala tumehundi asustustihedusega alal jooksuajal ootamatult paariliseta jäänud hunt on sunnitud pesakonna edukaks kasvatamiseks ja territooriumi kindlustamiseks otsima koiotist paarilise.

Taastatud populatsioonis on koiottide kõrgele ja tumehundi madalale arvukusele vaatamata hübriidiseerumissagedus oodatavast madalam: 2016. aastal määrati hübriidide osakaaluks populatsioonis vaid 4% (Bohling et al., 2016). Selline tulemus on osaliselt tumehundi majandamise ja kaitse eest vastutava USA riigiasutuse USFWS (United States Fish and Wildlife Service) intensiivsest hübriidide ohjamistegevuse tulemus (Gese et al., 2015), kuid lisaks sellele eelistavad tumehundid partnerivalikul liigikaaslasi (Hinton et al., 2018). Ka on tähelepanuväärne, et tumehunt

eelistab partnerina pigem tumehundi-koioti hübriide, kui puhtaid koiotte ning sarnaselt valivad ka hübriidid ise. Eelistus võib olla kujunenud erinevustest tumehuntide ja koiottide kehasuuruses (Hinton et al., 2018): tumehundid on koiottidest suuremad (Hinton & Chamberlain, 2014) ning seega vajavad nad kõrgema energiavajaduse rahuldamiseks ka toitumiseks tõenäoliselt suuremaid elupaiku (Hinton et al., 2017). Monogaamsete vanemhoolega imetajatel on kasumlik valida ressursside omandamises võrdselt võimekat partnerit, koiott aga ei suudaks hundikarja jaoks rahuldavat karjaterritooriumi kaitsta ja hoida. Seetõttu kehtib seos, et väiksemad hundid hübriidiseeruvad meelsamini koiottidega, kuna nemad on võimelised kohanema koiotipartnerist tuleneva vähenenud ruumikasutusega (Hinton et al., 2018).

4.2 Hübriidiseerumine Austraalias

Dingo (*Canis familiaris dingo*) on keskmise suurusega koerlane, kes on levinud üle kogu Austraalia mandri (Purcell, 2010; Smith, 2015). Tüüpiline dingo on välimuselt sitke kehaehitusega, kikkis kõrvadega, pika koonuga, sirge sabaga ja oranžika tiheda karvkattega, kuid värvus võib varieeruda: see võib olla ka valge, must või kirju (Newsome et al., 2013; Smith, 2015). Dingo asustab kõikvõimalikke elupaiku: kõrbeid, rohumaid, märgalaid ja metsi (Morrant et al., 2017; Purcell, 2010; Smith, 2015). Samuti võib ta elada inimasustuste läheduses ja tarbida toidujäätmeid (Allen, Goulet, et al., 2013; Newsome et al., 2014; Smith & Vague, 2017). Dingo on karjalise eluviisiga ja sarnaneb sotsiaalselt struktuurilt rohkem hundi kui koeraga: ta moodustab püsivaid monogaamseid paare ja mõlemad vanemad osalevad kutsikate kasvatamises (Purcell, 2010; Smith, 2015). Dingo poegib üks kord aastas, kutsikad sünnivad juunis-augustis (Purcell, 2010; Smith, 2015).

Dingo on Austraalia tippkiskja ning peab jahti nii üksinda kui ka koos karjaga. Ta eelistab keskmise suurusega imetajaid ning seega on tema tüüpilisteks saakloomadeks kukkurloomad nagu kangurud (*Macropus* spp., *Wallabia bicolor*), possumid (*Trichosurus* spp.) ja bandikuudid ehk kukkurmägrad (*Isoodon* spp.) (Allen et al., 2016; L. Allen et al., 2012; Brook & Kutt, 2011; Tatler et al., 2019). Dingo murrab ka invasiivseid loomi, keda on Euroopast Austraaliasse toodud, näiteks küülik (*Oryctolagus cuniculus*), metssiga (*S. scrofa*) ja koduhiir (*Mus musculus*) (Brook & Kutt, 2011; Vernes et al., 2001; Whitehouse, 1977). Lisaks sellele sööb ta võimalusel ka putukaid, roomajad ja linde (Behrendorff et al., 2016; Doherty et al., 2019). Seega võib öelda, et tegemist on generalistliku liigiga, kes on võimeline kasutama mitmesuguseid toiduallikaid. Enamjaolt ei peeta dingot invasiivseks, kuna dingo

on Austraalias ainsana võimeline kängurude arvukust kiskjana reguleerima ning seega asendab ta väljasurnud põliste kiskjate ökoloogilist rolli (Glen et al., 2007; Letnic et al., 2012, 2013). Kuid on autoreid, kes ei nõustu dingo käsitlemisega Austraalia ökosüsteemide osana, leides, et dingo ohustab endeemseid kukkurloomi ja on seotud varasemate väljasuremisega (Allen, Fleming, et al., 2013; Fleming et al., 2012).

Inimesed asustasid Austraalia 65 000 aastat tagasi (Clarkson et al., 2017) ja on teada, et kodustatud koerad olid mandril olemas hiljemalt 3500 aastat tagasi (Milham & Thompson, 1976). Hinnatakse, et täpsemalt toodi koerad Austraaliasse laevadega umbes 5000 – 10 000 aastat tagasi (Fillios & Taçon, 2016; Sacks et al., 2013; Savolainen et al., 2004; Zhang et al., 2020), aga on pakutud ka varasemaid ajavahemikke (Oskarsson et al., 2011). Koerad olid Austraalia pärismaalaste seltsilised või kasutati neid valvuritena, kuid mitte jahikoerte ega toiduallikana (Smith & and Litchfield, 2009). Ekstreemsete kliimatingimuste tõttu puudusid Austraalia põlistel rahvastel eeldused paikse põllumajandusühiskonna tekkeks (Flood, 2019). Küttemisel-korilusel põhinev eluviis aga tähendas seda, et koerte eest polnud mõistlik erilist hoolt kanda, vaid oodati, et loomad rahuldaksid oma eluvajadused ise (Smith & and Litchfield, 2009). Samuti ei tegelenud pärismaalased ühegi looma tõuaretusega. Koerad võisid küll inimestega koos eksisteerida, kuid nad ei sõltunud nendest.

18. sajandil ristsid Euroopa loodusuurijad neid Austraaliale omaseid pool-metsistunud koeri dingodeks (Meyer et al., 1793). Nüüdseks on täpsustatud, et tegemist on primitiivse koeratõuga, kes pärineb algselt väikesest Kagu-Aasia introductseeritud kodukoera populatsioonist ja kes on pärast isolatsiooni mandri koerapopulatsioonidest omandanud kohastumused Austraalia fauna edukaks küttemiseks ja inimtoeta järglaste kasvatamiseks (Ardalan et al., 2012; Field et al., 2022; Savolainen et al., 2004; vonHoldt et al., 2010; Zhang et al., 2020). Dingol on olnud mitmeid erinevaid taksonoomilisi nimetusi. Juhul kui rõhutatakse koera pärinemist hallhundist, on kasutatud nimetust *Canis lupus dingo* (Jackson et al., 2017a). Käesoleval sajandil on soovitatav nimetuselt eristada looduslikke liike kodustatud liikidest, s.t et parem on kodukoera puhul *Canis familiaris* ja mitte *Canis lupus familiaris*, ning seega on dingo kui koera alamtüübi nimetuseks võetud *Canis familiaris dingo* või lihtsalt *Canis familiaris* (Gentry et al., 2004; Jackson et al., 2017b; Jackson et al., 2020). Mõned autorid on pooldanud dingo käsitlemist eraldi liigina, ehk nimetuseks oleks *Canis dingo* (Crowther et al., 2014; B. Smith et al., 2019), kuid sellele on vastu vaieldud (Jackson et al., 2019, 2020).

Dingo on kodukoeraga sarnane, kuid nende vahel on märgatavad erinevused (Ballard & Wilson, 2019; Smith, 2015; Zhang et al., 2020): metsikud kodukoerad püsivad alati inimeste lähedustes, kuid dingod tulevad looduses toime täiesti inimosalusetä; nad on ükskõiksed inimsoovide suhtes ja neid ei ole soovitatav lemmikloomadena pidada; dingod vajavad lihatoitu, kuna nad ei ole võimelised tärklist seedima; kodukoerte tüüpiline häälitsus on haukumine, aga dingod hauguvad vähe, pigem uluvad; dingodel on kindel poegimisaeg, kodukoerad on viljakad kogu aasta vältel; kodukoerte kari on struktuuritu, isased koerad ei hoolitse järglaste eest. 18. sajandil toodi Austraaliasse Euroopa kodukoerad, kes levisid kähku üle mandri ning kes võeti ka põlismaalaste poolt kasutusele koduloomadena (Smith & Litchfield, 2009).

Esimesed katsed kvantifitseerida dingo-koera hübriidiseerumist põhinesid morfoloogial, ehk dingode määramiseks vaadati koljutunnuseid, värvust või kehakuju (Elledge et al., 2008; Jones, 2009; Radford et al., 2012). Leiti, et dingo standarditele vastavaid isendeid leidis rohkem kui hübriidseid, kuid hübriidide osakaal tõusis lääne-ida suunas vastavalt inimasustuse tihenemisele (Newsome et al., 1980; Newsome & Corbett, 1982, 1985; Woodall et al., 1996). 2015. aastal läbi viidud geneetiline uuring leidis, et Kagu-Austraalias olid dingod praktiliselt asendatud hübriidsete kodukoertega (Stephens et al., 2015). Hilisemad uuringud on need tulemused aga kahtluse alla seadnud ning on vastupidiselt leidnud väga vähe tõendeid, et dingo-koera hübriidiseerumine on ulatuslik nähtus (Cairns et al., 2020; Souilmi et al., 2024; Weeks et al., 2025). Kuid on alust arvata, et juhul kui see toimub, on tõenäolisemaks hübriidiseerumise suunaks emased dingod ja isased kodukoerad (Cairns et al., 2017). Erinevust põhjendatakse sellega, et varasemalt ei võetud arvesse dingo suhteliselt hiljutist lahknemist koerast, ehk kodukoertega jagatud geneetiline materjal oli dingodele omane juba enne Euroopa kodukoerte introductseerimist. Arvatakse, et kodukoera esinemist väljaspool inimasustusi on ülehinnatud: nende ellujäävust pärsib tugevalt dingolaadse lihaselise kehaehituse ja kindla sotsiaalse struktuuri puudumine (Cairns et al., 2021, 2023).

5. Perekonnas toimuva hübriidiseerumise analüüs

5.1 Hübriidiseerumise ökoloogiline mõju

Euroopas on kirjeldatud, et kodukoerad peavad jahti, neil on sarnased toitumiseelistused huntidega ning nad on võimelised murdma suurulukeid nagu metskits ja metssiga (Duarte et al., 2016; Wierzbowska et al., 2016b). Samas on kodukoertel üldiselt madal jahiedukus ning nad sõltuvad olulisel määral antropogeensetest toidressurssidest (Butler et al., 2004; Vanak & Gompper, 2009a, 2009c). Sarnaseid tulemusi on leitud ka hundi-koera hübriidide kohta (Bassi *et al.*, 2017). Süvendatud teadmised hundi-hübriidide käitumise kohta on puudulikud, kuid tuginedes koerte karjadünaamikale, mille puhul on tegemist suhteliselt vabade isendite grupeeringutega (Boitani & Ciucci, 1995; Popova & Zlatanova, 2020), arvatakse et hundi-koera hübriididele võivad olla lisaks vähenenud inimpelgikkusele omased ka plastilisemad suhtlussidemed karjaliikmetega (Amici *et al.*, 2024). Kuid just hundile omane karjaline eluviis võimaldab karjal murda endast oluliselt suuremaid ulukeid (Mech & Boitani, 2003). Mina arvan, et koera geneetilise materjali introgressioon võib mõjutada huntide ökoloogilist rolli, suunates hübriidiseerunud päritoluga loomi senisest enam toetuma koduloomade murdmisele või raipetele, kuna suurulukite kättesaadavus introgresseerunud huntide jaoks halveneb viletsemate jahivõimete tõttu. Samas võib kasulikuks osutada kodukoertelt introgresseerunud parem tärklise seedimise võime, kuna selle tulemusel paraneks antropogeense toidu omastatavus (Axelsson et al., 2013; Pilot et al., 2021). Juhul kui huntide ökoloogiline roll kiskjana on häiritud, kajastub see muutus ka sõraliste arvukuses. Sõraliste arvukus võib vähenenud kiskluse surve toime tõusta, kuid asustustiheduse kasvamisel sagenevad konfliktid inimhuvidega läbi põllu- või metsakultuuride hävitamise, ruumikasutuse kattumisega ja kokkupõrgetega transpordivahenditega (Carpio et al., 2021; Linnell et al., 2020; Valente et al., 2020).

Käesoleva töö autor leiab, et šaakali ökoloogilisele rollile ei oma hübriidiseerumine ühegi koerlasega märkimisväärset mõju. Tegemist on antud liikidest kõige omnivoorsema toitumisega, kes tugineb suurel määral taimsel materjalil või toidujäätmetel, kuid kütib ka mitmesuguseid väiksemaid loomi (Aleksandra & Duško, 2015b; Čirović et al., 2014b; Lange et al., 2021; Stoyanov, 2012). Hübriidiseerumine ei kitsendaks tema toiduobjektide valikut ega nende kättesaadavust, ei muudaks tema rolli raipesööjana. Samuti arvan, et muutused šaakali arvukuses või levikus ei ole põhjustatud hübriidiseerumisest kodukoera ega ühegi teise koerlasega, kuid on seotud maastike struktuuriga ja kiskjate kütmissurvega, mis aga mõjutavad hübriidiseerumise toimumist. Mina arvan, et šaakal ei

ohusta hübriidiseerumisega teisi koerlasi. Tema eristumine käesolevatest liikidest nii eluviisilt kui ka morfoloogiliselt on piisavalt suur, et teiste perekonna liikide hübriidiseerumine on harv (Kazimirov et al., 2024; Moura et al., 2014; Stronen et al., 2020) ning seega ei saa toimuda ka märkimisväärset introgressiooni. Isegi kui tegemist on tugevalt häiritud kooslustega, on hoopis tõenäolisem, et looduslik koerlane hübriidiseerub šaakali asemel kodukoera või mõne muu kehasuuruselt ja ökoniši poolest sarnasema koerlasega. Mõeldav on hübriidiseerumine aafrika hundiga, kuid seda eeldusel, et suur antropogeense toidu osakaal kompenseerib erinevusi hundi ja šaakali toitumisökoloogias.

Aafrikas leiduv etioopia hunt on antud liikide hulgast ainus spetsialistist perekonna liik. Kõrge jahiedukus endeemsete näriliste küttemisel on evolutsiooniliselt kindlustanud etioopia hundile stabiilse toiduallika, kuid intensiivistunud põllumajandustegevus rikub kaevuvate näriliste urge ning mõjutab nende arvukust ja käitumisviise (Ashenafi et al., 2012; Atickem & Stenseth, 2022; Sillero-Zubiri et al., 1995). Mina arvan, et hübriidiseerumine generalistlikuma koerlasega, olgu selleks kodukoer või aafrika hunt, kellel puuduvad kohastumused kõrgmaastikul näriliste küttemiseks, halvendaks veelgi meelissaakloomade kättesaadavust etioopia hundile. See suunaks etioopia hunte toiduallikateni, kus konkureeriksid nad ka teiste liikidega nagu hüaanid, aafrika hundid ja kodukoerad. See tähendab, et nišid hakkaksid kattuma ning etioopia hundi eksisteerimine praegusel kujul Aafrikas ei ole enam jätkusuutlik. Tasub märkida, et etioopia hundid tekitavad suhteliselt vähe majanduslikku kahju (Atickem et al., 2017; Sebsibe, 2022), kuid etioopia huntide ja näriliste ökoloogiliste suhete muutumisel, ehk kui introgresseerunud etioopia hundid on vähesemal määral närilistele spetsialiseerunud, võivad sageda rünnakud koduloomadele. Lisaks sellele arvan ma, et hübriidiseerumist peaks selle liigi puhul kindlasti seirama, kuna etioopia hundi äärmiselt väikesed ja killustunud populatsioonid on introgressiooni toimumise suhtes tundlikumad: hübriidiseerumine ei pruugi olla sage, aga kuna isendeid on nii vähe, siis piisab paarist ristumissündmusest, et oluliselt mõjutada liigi genofondi. Ehk juhul kui hübriidiseerunud isendite kohasus populatsioonis ei ole eriliselt madal, kinnistub nende genotüüp kiiresti.

Koiotid on Põhja-Ameerikas elutsevatest perekonda kuuluvatest hundiliikidest elupaiga kvaliteedi suhtes kõige laiema ökonišiga (Benson et al., 2014), kuid nende väiksem kehasuurus limiteerib saakloomavalikut (Benson et al., 2017; Gittleman, 1985). Hundi ja koioti hübriidiseerumise tagajärjeks on vahepealse kehasuurusega isendite levik, kellel võib olla vanemliikide ees eeliseid: väiksemad koiotid jäävad neile toidu- või territooriumi konkurentsis alla (Ellington & Murray, 2015), kuid energeetilised vajadused sobituvad paremini killustunud metsamaastikega (Kays et al., 2008; Sears et

al., 2003). Ekstreemselt madala hundi arvukuse puhul puudub surve, mis soosib hundi ja koiotti ökonišside eristumist (Stronen et al., 2012). Suurema kehasuurusega koiotid ei toitu enam hundi poolt murtud suurulukite raipest, vaid murravad neid ise (Benson et al., 2017; Benson & Patterson, 2013). Arvatakse, et just ligipäas saakloomadele, millele varem olid spetsialiseerunud hundid, võib olla üks koioti leviku laienemise põhjustest (Kays et al., 2009). Sellega on kooskõlas koiottide levila suurenemine Põhja-Ameerikas huntide väljaküttimise järgselt 19. sajandist alates (Bozarth et al., 2011; Hody & Kays, 2018), kusjuures kõrgematel laiuskraadidel suureneb kehasuurus (Way, 2007) ja hundi introgressiooni tase koioti genoomis (Kays et al., 2009). Selle tulemusel kiskluse surve suurulukitele kasvab, mis täielikult vastandub hundi-koera hübriidiseerumise potentsiaalsele ökoloogilisele mõjule.

Mina arvan, et vaatamata sellele, et varasemalt ei karjatatud Austraalias koduloomi, inimeste asustustihedus oli hõre ja puudus jäätmekäsitlus, on dingo ka tänapäeval loodusliku valiku surve all. Ma ei näe viisi, kuidas introdutseeritud kodukoer saaks introgresseeruda, kuna kõrvalekalded dingo suurusoptimumist, karjalisusest ja morfoloogiast on suure tõenäosusega Austraalia ökosüsteemis kohasust langetavad. Küll aga võib erandiks olla tärklise lagundamise geeni introgressioon, kuna see suurendaks antropogeense toidu omastavust. Samas ei ole omnivoorse tootumise inimasustustest kaugemal jätkusuutlik: dingo on looduses ikkagi hüperkarnivoor (Purcell, 2010). Ma arvan, et hübriidiseerumine kodukoertega ei muuda nende dingode ökoloogilist rolli, kes elavad inimõjust suhteliselt puutumata piirkondades, ehk nemad funktsioneeriksid endiselt tippkiskjatena. Kuid inimasustuse lähedal võib toimuda mingil määral dingode „taaskodustamine“: hübriidiseerunud dingod kompenseerivad kohastumuste kaotust toetumisega inimtoidule või raipele, kuni lõpuks sarnaneb nende eluviis hulkuvate kodukoertega.

5.2 Hübriidiseerumise seaduspärasused

Püstitan antud liikide põhjal, et perekonnas *Canis* kirjeldavad hübriidiseerumist üldiselt järgmised väited:

- 1) Hübriidiseerumine ei ole *Canis* perekonnas juhuslik nähtus, vaid on seotud muutustega liikide elupaiga kvaliteedis, toitumisharjumustes ja arvukuses.

- 2) Mida vähearvukam ja killustatum on liik, seda tõenäolisem on hübriidiseerumine kodukoeraga, eriti kui piirkonnas on tavapärase vabaltpeetavate koerte esinemine, kuna siis on rohkem kokkupuutevõimalusi.
- 3) Kodukoeraga hübriidiseerumine toimub tüüpiliselt läbi emase vabalt elava liigi ja isase kodukoera ristumise.
- 4) Hübriidiseerumine leiab aset siis, kui liigile omane perekondlik sotsiaalne struktuur on häiritud näiteks sigiva isendi surma tõttu. Sellisel juhul peab tema partner uue kaaslase leidma ja on võimalus, et selleks satub teist liiki isend.
- 5) Hübriidiseerumine leiab aset nende liikide vahel, kelle levialad kattuvad ja kes on mõlemad generalistliku toitumise või spetsialiseerunud sarnastele saakloomadele, ehk kelle toiduobjektides esinevad samuti kattuvused.
- 6) Hübriidiseerumine toimub pigem isendite vahel, kellel on sarnane kehasuurus, kuna siis on neil ka sarnased energiaatilised vajadused.
- 7) Hübriidiseerumiskolded ei ole perekonnas seotud geograafilise regiooniga: need võivad esineda kõikjal, kus on sama perekonna liigid.
- 8) Hübriidiseerumine on perekonnas levinud sellepärast, et paljudel liikidel on olemas laialdase hübriidiseerumise toimumiseks vajalikud eelnimetatud eeldused.
- 9) Karjaline eluviis perekonnas on kujunenud välja vajadusest sotsiaalse organiseerituse järele ning see tõenäoliselt ka takistab perekonnas hübriidiseerumist, kuna see piirab sigivate isendite arvu.
- 10) On alust arvata, et perekonnas toimuv hübriidiseerumine on suures osas antropogeenne, kuna inimene põhjustab muutusi nende liikide elupaikades, toitumisharjumustes ja arvukuses, näiteks läbi maa harimise, toidujäätmete tekitamise ja küttimise.

Hübriidiseerumise märkimisväärseim mõju avaldub liikide toitumisharjumustele ja ruumikasutusele. Järeldused on kokkuvõtvalt kajastatud tabelis 1.

Piirkond	Liik	Liik, millega hübriidiseerub	Kas toimub introgressioon *	Mõju liigi toitumisharjumustele	Mõju liigi ruumikasutusele
Euraasia	<i>C. lupus</i>	<i>C. familiaris</i>	Jah	Väheneb suurulukite osakaal	Väheneb tundlikkus elupaiga häirituse suhtes
	<i>C. aureus</i>	<i>C. lupus</i>	Ebatõenäoline	Ei muutu oluliselt	Ei mõjuta ruumikasutust
		<i>C. familiaris</i>	Ebatõenäoline	Ei muutu oluliselt	Ei mõjuta ruumikasutust
Aafrika	<i>C. lupaster</i>	<i>C. aureus</i>	Ebatõenäoline	Soodustab omnivoorsemat toitumist	Ei mõjuta ruumikasutust
		<i>C. familiaris</i>	Tõenäoline	Suureneb antropogeense toidu osakaal	Soodustab elutegevust inimasustuste läheduses
	<i>C. simensis</i>	<i>C. familiaris</i>	Tõenäoline	Väheneb näriliste osakaal	Soodustab elutegevust inimasustuste läheduses
		<i>C. lupaster</i>	Ebatõenäoline	Väheneb näriliste osakaal	Soodustab leviku laienemist väljaspool kaitsealasid
Ameerika	<i>C. latrans</i>	<i>C. lycaon</i>	Jah	Suureneb suurulukite osakaal	Soodustab leviku laienemist põhjapoole
		<i>C. rufus</i>	Jah	Suureneb suurulukite osakaal	Ei mõjuta ruumikasutust
	<i>C. lycaon</i>	<i>C. latrans</i>	Jah	Väheneb suurulukite osakaal	Väheneb tundlikkus elupaiga häirituse suhtes
	<i>C. rufus</i>	<i>C. latrans</i>	Jah	Väheneb suurulukite osakaal	Väheneb tundlikkus elupaiga häirituse suhtes
Austraalia	<i>C. dingo</i>	<i>C. familiaris</i>	Ebatõenäoline	Suureneb antropogeense toidu osakaal	Soodustab elutegevust inimasustuste läheduses

Tabel 1. Hübriidiseerumist kokkuvõttev tabel. Mõju analüüsivad veerud võtavad kokku 4nda peatüki teksti. Introgressiooni toimumise veerg võtab kokku 3nda peatüki teksti.

* Jah ainult siis, kui introgressiooni kinnitavaid artikleid on käesoleva töö kasutatud allikates üle viie. Vastasel juhul määrab autor isikliku arvamuse põhjal selle toimumise tõenäosuse.

Mina nõustun, et hübriidiseerumisel on perekonna liikidele pigem kahjulik mõju ja et see võib aidata kaasa teatud liikide väljasuremisele, kuid ma arvan, et on oluline teha vahet, et hübriidiseerumine ei põhjusta väljasuremist. Pigem on vastupidi – väljasuremine põhjustab hübriidiseerumist. Vastasel juhul jääb tähelepanuta hübriidiseerumisega tihti kaasaskäiv elupaikade killustumine ja kõrge inim põhjustatud suremus. Samuti ei arva ma, et hübriidiseerumine on ühtegi töös nimetatavat liiki päästnud – nende kaitse alla võtmine tegi seda.

Kokkuvõte

Hübriidiseerumine on looduses levinum nähtus, kui arvata võib ning seega ei tohiks vaadata seda, kui ebaloomulikku protsessi. Nii biotilised kui ka abiotilised tegurid survestavad populatsioone spetsialiseeruma erinevatele nišidele, mis võib viia liikide väljakujunemiseni. Kuna keskkonnatingimused ega liigikooslused pole staatilised, on pidevas muutumises ka surved, mis põhjustavad populatsioonide eristumist. Mõnikord võib introgressioon aidata kaasa liigi jätkusuutlikkusele, suurendades geneetilist mitmekesisust või tuues liigi genofondi kasulikke omadusi. Samas tuleb meele pida, et kuna inimene on tänapäeval keskkonna oluline kujundaja, on hübriidiseerumine tihti seostatav inimõjuga ning et pikaajaliselt võib introgressioon osutada liigile kahjulikuks sellepärast, et kannatavad liigispetsiifilised kohastumused. Ka Koera (*Canis*) perekonna puhul ei ole hübriidiseerumine juhuslik nähtus, vaid on seotud muutustega liikide elupaiga kvaliteedis, toitumisharjumustes ja arvukuses.

Töö käigus selgus, et hübriidiseerumine leiab aset *Canis* perekonna liikide vahel, kelle levialad kattuvad ja kes on mõlemad generalistliku toitumise või spetsialiseerunud sarnastele saakloomadele. Hübriidiseerumine toimub pigem liikide vahel, kellel on sarnane kehasuurus. Hübriidiseerumine on soodustatud juhul kui ühel liigil on teisest oluliselt väiksem arvukus ja asustustihedus. See aga seob hübriidiseerumise inimtegevusega, kuna väike arvukus on antud liikide puhul just inimese põhjustatud. Toon välja ka, et hübriidiseerumine on seotud populatsiooni sotsiaalse sidususega. Ehk hübriidiseerumine võib aset leida siis, kui liigile omane perekondlik sotsiaalne struktuur on häiritud. Hübriidiseerumine on mõjutatud liikide toitumisökoloogiast kui ka mõjutab seda ise. Hübriidiseerumisele peaks *Canis* perekonnas tähelepanu pöörama, kuna teatud liikide puhul on võimalus, et introgressiooni toimumisel muutub nende ökoloogiline roll või suureneb nende väljasuremistõenäosus.

Summary

HYBRIDIZATION IN THE DOG FAMILY (*CANIS*)

Hybridization occurs more commonly in nature than previously thought, and so should not be regarded as an unnatural process. Both biotic and abiotic factors pressure populations to specialise in different niches, which may lead to the formation of species. However, since neither environmental conditions nor species assemblages are static, so are in perpetual change the pressures, which cause the differentiation of populations. Sometimes introgression may improve the outlook of a population by increasing genetic diversity or introducing beneficial traits. But at the same time, one should remember, that because humans are the main influencers of contemporary environments, hybridization is often linked with human influence, and that introgression may prove to be harmful for populations in the long term due to the loss of species-specific adaptations. Even in the Dog (*Canis*) genus, hybridization is not a random occurrence, but has to do with changes in habitat quality, dietary habits and population size.

In this thesis it is found, that hybridization happens between canids whose distributions overlap and who are both either generalists or specialised to similar prey. Hybridization is more likely to occur between individuals with similar body size. Hybridization is more likely, if one of the species has a much smaller population size and density. That however links hybridization with human activity, because small population sizes in these species is caused by humans. It is also worth mentioning, that hybridization is related to the social cohesiveness of populations. That is, hybridization may occur, when the social structure based on family units is disrupted. Hybridization is both affected by feeding ecology and in turn affects it. Hybridization in the *Canis* genus should be noted, because in certain species there is potential for introgression to change their ecological role or raise their probability of extinction.

Kasutatud kirjandus

- Abbott, R., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J. W., Baird, S. J. E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C. A., Buggs, R., Butlin, R. K., Dieckmann, U., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S. H., Hermansen, J. S., Hewitt, G., Hudson, A. G., Jiggins, C., ... Zinner, D. (2013). Hybridization and speciation*. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(2), 229–246. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Adavoudi, R., & Pilot, M. (2022). Consequences of Hybridization in Mammals: A Systematic Review. *Genes*, 13(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/genes13010050>
- Admasu, E., Thirgood, S. J., Bekele, A., & Karen Laurenson, M. (2004). Spatial ecology of golden jackal in farmland in the Ethiopian Highlands. *African Journal of Ecology*, 42(2), 144–152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2004.00497.x>
- Aguillon, S. M., Dodge, T. O., Preising, G. A., & Schumer, M. (2022). Introgression. *Current Biology*, 32(16), R865–R868. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.07.004>
- Aleksandra, P., & Duško, Ć. (2015a). Seasonal variation in diet of the golden jackal (*Canis aureus*) in Serbia. *Mammal Research*, 60(4), 309–317. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0241-1>
- Aleksandra, P., & Duško, Ć. (2015b). Seasonal variation in diet of the golden jackal (*Canis aureus*) in Serbia. *Mammal Research*, 60(4), 309–317. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0241-1>
- Alexander, D. H., Novembre, J., & Lange, K. (2009). Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research*, 19(9), 1655–1664. <https://doi.org/10.1101/gr.094052.109>
- Allen, B. L., Carmelito, E., Amos, M., Goulet, M. S., Allen, L. R., Speed, J., Gentle, M., & Leung, L. K.-P. (2016). Diet of dingoes and other wild dogs in peri-urban areas of north-eastern Australia. *Scientific Reports*, 6(1), 23028. <https://doi.org/10.1038/srep23028>
- Allen, B. L., Fleming, P. J. S., Allen, L. R., Engeman, R. M., Ballard, G., & Leung, L. K.-P. (2013). As clear as mud: A critical review of evidence for the ecological roles of Australian dingoes. *Biological Conservation*, 159, 158–174. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.004>
- Allen, B. L., Goulet, M., Allen, L. R., Lisle, A., & Leung, L. K.-P. (2013). Dingoes at the doorstep: Preliminary data on the ecology of dingoes in urban areas. *Landscape and Urban Planning*, 119, 131–135. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.07.008>

- Allen, L., Goulet, M., & Palmer, R. (2012). The diet of the dingo (*Canis lupus dingo* and hybrids) in north-eastern Australia: A supplement to the paper of Brook and Kutt (2011). *The Rangeland Journal*, 2012, 211–217. <https://doi.org/10.1071/RJ11092>
- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P., & Wenburg, J. K. (2001). The problems with hybrids: Setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)
- Ambarlı, H. (2019). Analysis of wolf–human conflicts: Implications for damage mitigation measures. *European Journal of Wildlife Research*, 65(6), 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1320-4>
- Amici, F., Meacci, S., Caray, E., Oña, L., Liebal, K., & Ciucci, P. (2024). A first exploratory comparison of the behaviour of wolves (*Canis lupus*) and wolf-dog hybrids in captivity. *Animal Cognition*, 27(1), 9. <https://doi.org/10.1007/s10071-024-01849-7>
- Andelt, W. F. (1985). Behavioral Ecology of Coyotes in South Texas. *The Wildlife Society*, 94, 3–45. <https://www.jstor.org/stable/pdf/3830638.pdf>
- Andelt, W., Kie, J., Knowlton, F., & Cardwell, K. (1987). Variation in Coyote Diets Associated with Season and Successional Changes in Vegetation. *Journal of Wildlife Management*, 51, 273–277. <https://doi.org/10.2307/3801002>
- Anderson, D., Toma, R., Negishi, Y., Okuda, K., Ishiniwa, H., Hinton, T. G., Nanba, K., Tamate, H. B., & Kaneko, S. (2019). Mating of escaped domestic pigs with wild boar and possibility of their offspring migration after the Fukushima Daiichi Nuclear Power Plant accident. *Scientific Reports*, 9(1), 11537. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47982-z>
- Anderson, E., & Hubricht, L. (1938). Hybridization in *Tradescantia*. III. The Evidence for Introgressive Hybridization. *American Journal of Botany*, 25(6), 396–402. <https://doi.org/10.2307/2436413>
- Anderson, T. M., vonHoldt, B. M., Candille, S. I., Musiani, M., Greco, C., Stahler, D. R., Smith, D. W., Padhukasahasram, B., Randi, E., Leonard, J. A., Bustamante, C. D., Ostrander, E. A., Tang, H., Wayne, R. K., & Barsh, G. S. (2009). Molecular and Evolutionary History of Melanism in North American Gray Wolves. *Science*, 323(5919), 1339–1343. <https://doi.org/10.1126/science.1165448>

- Andersone, Ž., Lucchini, V., & Ozoliņš, J. (2002). Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Mammalian Biology*, 67(2), 79–90. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00012>
- Andersone, Ž., Lucchini, V., Randi, E., & Ozoliņš, J. (2002). Hybridisation between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Mammalian Biology*, 67(2), 79–90. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00012>
- Ardalan, A., Oskarsson, M., Natanaelsson, C., Wilton, A. N., Ahmadian, A., & Savolainen, P. (2012). Narrow genetic basis for the Australian dingo confirmed through analysis of paternal ancestry. *Genetica*, 140(1), 65–73. <https://doi.org/10.1007/s10709-012-9658-5>
- Arjo, W. M., & Pletscher, D. H. (1999). Behavioral responses of coyotes to wolf recolonization in northwestern Montana. *Canadian Journal of Zoology*, 77(12), 1919–1927. <https://doi.org/10.1139/z99-177>
- Arnold, M. L. (1997). *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, USA.
- Ashenafi, Z. T., Coulson, T., Sillero-Zubiri, C., & Leader-Williams, N. (2005). Behaviour and ecology of the Ethiopian wolf (*Canis simensis*) in a human-dominated landscape outside protected areas. *Animal Conservation*, 8(2), 113–121. <https://doi.org/10.1017/S1367943005001952>
- Ashenafi, Z. T., Leader-Williams, N., & Coulson, T. (2012). Consequences of Human Land Use for an Afro-alpine Ecological Community in Ethiopia. *Conservation and Society*, 10(3), 209–216.
- Atickem, A., Bekele, A., & Williams, S. D. (2010). Competition between domestic dogs and Ethiopian wolf (*Canis simensis*) in the Bale Mountains National Park, Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 48(2), 401–407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2009.01126.x>
- Atickem, A., Simeneh, G., Bekele, A., Mekonnen, T., Sillero-Zubiri, C., Hill, R. A., & Stenseth, N. Chr. (2017). African wolf diet, predation on livestock and conflict in the Guassa mountains of Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 55(4), 632–639. <https://doi.org/10.1111/aje.12399>
- Atickem, A., & Stenseth, N. C. (2022). The role of rodents in the conservation of endangered species in the Ethiopian highlands. *THERYA*, 13(1), Article 1.

- Atickem, A., Stenseth, N. Chr., Drouilly, M., Bock, S., Roos, C., & Zinner, D. (2018). Deep divergence among mitochondrial lineages in African jackals. *Zoologica Scripta*, 47(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/zsc.12257>
- Axelsson, E., Ratnakumar, A., Arendt, M.-L., Maqbool, K., Webster, M. T., Perloski, M., Liberg, O., Arnemo, J. M., Hedhammar, Å., & Lindblad-Toh, K. (2013). The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature*, 495(7441), 360–364. <https://doi.org/10.1038/nature11837>
- Baack, E. J., & Rieseberg, L. H. (2007). A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Current Opinion in Genetics & Development*, 17(6), 513–518. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2007.09.001>
- Ballard, J. W. O., & Wilson, L. A. B. (2019). The Australian dingo: Untamed or feral? *Frontiers in Zoology*, 16(1), 2. <https://doi.org/10.1186/s12983-019-0300-6>
- Bardeleben, C., Moore, R. L., & Wayne, R. K. (2005). A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37(3), 815–831. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.019>
- Barton, N. H., & Hewitt, G. M. (1985). Analysis of Hybrid Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 113–148.
- Bassi, E., Canu, A., Firmo, I., Mattioli, L., Scandura, M., & Apollonio, M. (2017). Trophic overlap between wolves and free-ranging wolf × dog hybrids in the Apennine Mountains, Italy. *Global Ecology and Conservation*, 9, 39–49. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.11.002>
- Behrendorff, L., Leung, L. K.-P., McKinnon, A., Hanger, J., Belonje, G., Tapply, J., Jones, D., & Allen, B. L. (2016). Insects for breakfast and whales for dinner: The diet and body condition of dingoes on Fraser Island (K'gari). *Scientific Reports*, 6(1), 23469. <https://doi.org/10.1038/srep23469>
- Bekoff, M., & Gese, E. (2003). Coyote (*Canis latrans*). *United States Department of Agriculture Wildlife Services: Staff Publications*, 224. https://digitalcommons.unl.edu/icwdm_usdanwrc/224
- Bekoff, M., & Wells, M. C. (1980). The Social Ecology of Coyotes. *Scientific American*, 242(4), 130–148. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0480-130>

- Bekoff, M., & Wells, M. C. (2010). Behavioral Ecology of Coyotes: Social Organization, Rearing Patterns, Space Use, and Resource Defense. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *60*(4), 281–305. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1982.tb01087.x>
- Benson, J. F., Loveless, K. M., Rutledge, L. Y., & Patterson, B. R. (2017). Ungulate predation and ecological roles of wolves and coyotes in eastern North America. *Ecological Applications*, *27*(3), 718–733. <https://doi.org/10.1002/eap.1499>
- Benson, J. F., Mahoney, P. J., Wheeldon, T. J., Thompson, C. A., Ward, M. E., McLaren, A. A. D., Desy, G. E., Fryxell, J. M., & Patterson, B. R. (2024). Humans drive spatial variation in mortality risk for a threatened wolf population in a *Canis* hybrid zone. *Journal of Applied Ecology*, *61*(4), 700–712. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14589>
- Benson, J. F., & Patterson, B. R. (2013). Moose (*Alces alces*) predation by eastern coyotes (*Canis latrans*) and eastern coyote × eastern wolf (*Canis latrans* × *Canis lycaon*) hybrids. *Canadian Journal of Zoology*, *91*(11), 837–841. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0160>
- Benson, J. F., Patterson, B. R., & Mahoney, P. J. (2014). A protected area influences genotype-specific survival and the structure of a *Canis* hybrid zone. *Ecology*, *95*(2), 254–264. <https://doi.org/10.1890/13-0698.1>
- Berger, K. M., & Gese, E. M. (2007). Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology*, *76*(6), 1075–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01287.x>
- Berger, K. M., Gese, E. M., & Berger, J. (2008). Indirect Effects and Traditional Trophic Cascades: A Test Involving Wolves, Coyotes, and Pronghorn. *Ecology*, *89*(3), 818–828. <https://doi.org/10.1890/07-0193.1>
- Biedrzycka, A., Solarz, W., & Okarma, H. (2012). Hybridization between native and introduced species of deer in Eastern Europe. *Journal of Mammalogy*, *93*(5), 1331–1341. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-022.1>
- Blischak, P. D., Chifman, J., Wolfe, A. D., & Kubatko, L. S. (2018). HyDe: A Python Package for Genome-Scale Hybridization Detection. *Systematic Biology*, *67*(5), 821–829. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy023>

- Bohling, J. H., Dellinger, J., McVey, J. M., Cobb, D. T., Moorman, C. E., & Waits, L. P. (2016). Describing a developing hybrid zone between red wolves and coyotes in eastern North Carolina, USA. *Evolutionary Applications*, 9(6), 791–804. <https://doi.org/10.1111/eva.12388>
- Bohling, J. H., & Waits, L. P. (2015). Factors influencing red wolf–coyote hybridization in eastern North Carolina, USA. *Biological Conservation*, 184, 108–116. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.013>
- Boitani, L., & Ciucci, P. (1995). Comparative social ecology of feral dogs and wolves. *Ethology Ecology & Evolution*, 7(1), 49–72. <https://doi.org/10.1080/08927014.1995.9522969>
- Borg, B. L., Brainerd, S. M., Meier, T. J., & Prugh, L. R. (2015). Impacts of breeder loss on social structure, reproduction and population growth in a social canid. *Journal of Animal Ecology*, 84(1), 177–187. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12256>
- Boukheroufa, M., boukheroufa - sakraoui, F., Belbel, F., & Rym, S. (2020). Winter diet of the Common Genet, *Genetta GENETTA* (Carnivora, Viverridae), and the African Golden Wolf, *Canis anthus* (Carnivora, Canidae), in altitudinal locality of the Edough forest (Northeastern Algeria). *Vestnik Zoologii*, 54, 553–560. <https://doi.org/10.15407/zoo2020.01.067>
- Bowen, W. (1981). Variation in coyote social organization: The influence of prey size. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie - CAN J ZOOL*, 59, 639–652. <https://doi.org/10.1139/z81-094>
- Boyko, A. R., Boyko, R. H., Boyko, C. M., Parker, H. G., Castelhana, M., Corey, L., Degenhardt, J. D., Auton, A., Hedimbi, M., Kityo, R., Ostrander, E. A., Schoenebeck, J., Todhunter, R. J., Jones, P., & Bustamante, C. D. (2009). Complex population structure in African village dogs and its implications for inferring dog domestication history. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(33), 13903–13908. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902129106>
- Bozarth, C. A., Hailer, F., Rockwood, L. L., Edwards, C. W., & Maldonado, J. E. (2011). Coyote colonization of northern Virginia and admixture with Great Lakes wolves. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 1070–1080. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-223.1>
- Brainerd, S. M., Andrén, H., Bangs, E. E., Bradley, E. H., Fontaine, J. A., Hall, W., Iliopoulos, Y., Jimenez, M. D., Jozwiak, E. A., Liberg, O., Mack, C. M., Meier, T. J., Niemeyer, C. C., Pedersen, H. C., Sand, H., Schultz, R. N., Smith, D. W., Wabakken, P., & Wydeven, A. P. (2008). The Effects of

- Breeder Loss on Wolves. *The Journal of Wildlife Management*, 72(1), 89–98. <https://doi.org/10.2193/2006-305>
- Brauer, C. J., Sandoval-Castillo, J., Gates, K., Hammer, M. P., Unmack, P. J., Bernatchez, L., & Beheregaray, L. B. (2023). Natural hybridization reduces vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 13(3), 282–289. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01585-1>
- Brook, L. A., & Kutt, A. S. (2011). The diet of the dingo (*Canis lupus dingo*) in north-eastern Australia with comments on its conservation implications. *The Rangeland Journal*, 33(1), 79–85. <https://doi.org/10.1071/RJ10052>
- Browett, S. S., O'Meara, D. B., & McDevitt, A. D. (2020). Genetic tools in the management of invasive mammals: Recent trends and future perspectives. *Mammal Review*, 50(2), 200–210. <https://doi.org/10.1111/mam.12189>
- Brugal, J.-P., & Boudadi-Maligne, M. (2011). Quaternary small to large canids in Europe: Taxonomic status and biochronological contribution. *Quaternary International*, 243(1), 171–182. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.01.046>
- Burke, J., & Arnold, M. (2001). Genetics and the Fitness of Hybrids. *Annual Review of Genetics*, 35, 31–52. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.085719>
- Butler, J. R. A., du Toit, J. T., & Bingham, J. (2004). Free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) as predators and prey in rural Zimbabwe: Threats of competition and disease to large wild carnivores. *Biological Conservation*, 115(3), 369–378. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00152-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00152-6)
- Cairns, K. M., Brown, S. K., Sacks, B. N., & Ballard, J. W. O. (2017). Conservation implications for dingoes from the maternal and paternal genome: Multiple populations, dog introgression, and demography. *Ecology and Evolution*, 7(22), 9787–9807. <https://doi.org/10.1002/ece3.3487>
- Cairns, K. M., Crowther, M. S., Nesbitt, B., & Letnic, M. (2021). The myth of wild dogs in Australia: Are there any out there? *Australian Mammalogy*, 44(1), 67–75. <https://doi.org/10.1071/AM20055>
- Cairns, K. M., Crowther, M. S., Parker, H. G., Ostrander, E. A., & Letnic, M. (2023). Genome-wide variant analyses reveal new patterns of admixture and population structure in Australian dingoes. *Molecular Ecology*, 32(15), 4133–4150. <https://doi.org/10.1111/mec.16998>

- Cairns, K. M., Nesbitt, B. J., Laffan, S. W., Letnic, M., & Crowther, M. S. (2020). Geographic hot spots of dingo genetic ancestry in southeastern Australia despite hybridisation with domestic dogs. *Conservation Genetics*, *21*(1), 77–90. <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01230-z>
- Candolin, U., Salesto, T., & Evers, M. (2007). Changed environmental conditions weaken sexual selection in sticklebacks. *Journal of Evolutionary Biology*, *20*(1), 233–239. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01207.x>
- Caniglia, R., Fabbri, E., Galaverni, M., Milanesi, P., & Randi, E. (2014). Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population. *Journal of Mammalogy*, *95*(1), 41–59. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-039>
- Capitani, C., Bertelli, I., Varuzza, P., Scandura, M., & Apollonio, M. (2004). A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mammalian Biology*, *69*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-112>
- Carantón-Ayala, D., Avendaño, J. E., & Cadena, C. D. (2018). Hybridization in brushfinches (Atlapetes, Emberizidae) from the southeast Andes of Colombia: A consequence of habitat disturbance? *Journal of Ornithology*, *159*(3), 713–722. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1544-1>
- Carbone, C., Teacher, A., & Rowcliffe, J. M. (2007). The Costs of Carnivory. *PLOS Biology*, *5*(2), e22. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050022>
- Carpio, A. J., Apollonio, M., & Acevedo, P. (2021). Wild ungulate overabundance in Europe: Contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review*, *51*(1), 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>
- Cassidy, K. A., Borg, B. L., Klauder, K. J., Sorum, M. S., Thomas-Kuzilik, R., Dewey, S. R., Stephenson, J. A., Stahler, D. R., Gable, T. D., Bump, J. K., Homkes, A. T., Windels, S. K., & Smith, D. W. (2023). Human-caused mortality triggers pack instability in gray wolves. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *21*(8), 356–362. <https://doi.org/10.1002/fee.2597>
- Castelló, J. R. (2018). *Canids of the World: Wolves, Wild Dogs, Foxes, Jackals, Coyotes, and Their Relatives*. Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctv39x6vm>
- Chadwick, J., Fazio, B., & Karlin, M. (2010). Effectiveness of GPS-Based Telemetry to Determine Temporal Changes in Habitat use and Home-Range Sizes of Red Wolves. *Southeastern Naturalist*, *9*(2), 303–316. <https://doi.org/10.1656/058.009.0207>

Chavez, D. E., Gronau, I., Hains, T., Dikow, R. B., Frandsen, P. B., Figueiró, H. V., Garcez, F. S., Tchaicka, L., de Paula, R. C., Rodrigues, F. H. G., Jorge, R. S. P., Lima, E. S., Songsasen, N., Johnson, W. E., Eizirik, E., Koepfli, K.-P., & Wayne, R. K. (2022). Comparative genomics uncovers the evolutionary history, demography, and molecular adaptations of South American canids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(34), e2205986119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2205986119>

Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, *333*(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>

Chitwood, M. C., Lashley, M. A., Moorman, C. E., & DePerno, C. S. (2014). Confirmation of Coyote Predation on Adult Female White-Tailed Deer in the Southeastern United States. *Southeastern Naturalist*, *13*(3). <https://doi.org/10.1656/058.013.0316>

Ćirović, D., Penezić, A., & Krofel, M. (2016). Jackals as cleaners: Ecosystem services provided by a mesocarnivore in human-dominated landscapes. *Biological Conservation*, *199*, 51–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.027>

Ćirović, D., Penezić, A., Milenković, M., & Paunović, M. (2014a). Winter diet composition of the golden jackal (*Canis aureus* L., 1758) in Serbia. *Mammalian Biology*, *79*(2), 132–137. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.11.003>

Ćirović, D., Penezić, A., Milenković, M., & Paunović, M. (2014b). Winter diet composition of the golden jackal (*Canis aureus* L., 1758) in Serbia. *Mammalian Biology*, *79*(2), 132–137. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.11.003>

Clarkson, C., Jacobs, Z., Marwick, B., Fullagar, R., Wallis, L. A., Smith, M. A., Roberts, R., Hayes, E., Lowe, K. M., & Carah, X. (2017). *Human occupation of northern Australia by 65,000 years ago*. <https://doi.org/10.1038/nature22968>]

Colella, J. P., Wilson, R. E., Talbot, S. L., & Cook, J. A. (2019). Implications of introgression for wildlife translocations: The case of North American martens. *Conservation Genetics*, *20*(2), 153–166. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1120-5>

COSEWIC. (2015). *COSEWIC assessment and status report on the Eastern Wolf Canis sp. Cf. Lycaon in Canada* (Xii + 67pp). Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada.

<https://www.canada.ca/en/environment-climate-change/services/species-risk-public-registry/cosewic-assessments-status-reports/eastern-wolf-canis-sp-cf-lycaon-2015.html>

Crispo, E., Moore, J.-S., Lee-Yaw, J. A., Gray, S. M., & Haller, B. C. (2011). Broken barriers: Human-induced changes to gene flow and introgression in animals. *BioEssays*, *33*(7), 508–518. <https://doi.org/10.1002/bies.201000154>

Crowther, M. S., Fillios, M., Colman, N., & Letnic, M. (2014). An updated description of the Australian dingo (*Canis dingo* Meyer, 1793). *Journal of Zoology*, *293*(3), 192–203. <https://doi.org/10.1111/jzo.12134>

Csányi, E., Lanszki, J., Heltai, M., Pölös, M., Schally, G., & Sándor, G. (2023). The first evidence of the monogamous golden jackal's adaptive response to partner loss. *Applied Animal Behaviour Science*, *269*, 106095. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.106095>

Davis, R. S., Yarnell, R. W., Gentle, L. K., Uzal, A., Mgoola, W. O., & Stone, E. L. (2021). Prey availability and intraguild competition regulate the spatiotemporal dynamics of a modified large carnivore guild. *Ecology and Evolution*, *11*(12), 7890–7904. <https://doi.org/10.1002/ece3.7620>

de Moura Bubadué, J., Cáceres, N., dos Santos Carvalho, R., & Meloro, C. (2016). Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes? *Evolutionary Biology*, *43*(2), 145–159. <https://doi.org/10.1007/s11692-015-9362-3>

Dellinger, J. A., Ortman, B. L., Steury, T. D., Bohling, J., & Waits, L. P. (2011). Food Habits of Red Wolves during Pup-Rearing Season. *Southeastern Naturalist*, *10*(4), 731–740. <https://doi.org/10.1656/058.010.0412>

Dellinger, J. A., Proctor, C., Steury, T. D., Kelly, M. J., & Vaughan, M. R. (2013). Habitat selection of a large carnivore, the red wolf, in a human-altered landscape. *Biological Conservation*, *157*, 324–330. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.004>

Ding, Z.-L., Oskarsson, M., Ardalán, A., Angleby, H., Dahlgren, L.-G., Tepeli, C., Kirkness, E., Savolainen, P., & Zhang, Y.-P. (2012). Origins of domestic dog in Southern East Asia is supported by analysis of Y-chromosome DNA. *Heredity*, *108*(5), 507–514. <https://doi.org/10.1038/hdy.2011.114>

Doherty, T. S., Davis, N. E., Dickman, C. R., Forsyth, D. M., Letnic, M., Nimmo, D. G., Palmer, R., Ritchie, E. G., Benshemesh, J., Edwards, G., Lawrence, J., Lumsden, L., Pascoe, C., Sharp, A., Stokeld, D., Myers, C., Story, G., Story, P., Triggs, B., ... Newsome, T. M. (2019). Continental patterns

- in the diet of a top predator: Australia's dingo. *Mammal Review*, 49(1), 31–44. <https://doi.org/10.1111/mam.12139>
- Donadio, E., & Buskirk, S. W. (2006). Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. *The American Naturalist*, 167(4), 524–536. <https://doi.org/10.1086/501033>
- Duarte, J., García, F. J., & Fa, J. E. (2016). Depredatory impact of free-roaming domestic dogs on Mediterranean deer in southern Spain: Implications for human-wolf conflict. *Folia Zoologica*, 65(2), 135–141. <https://doi.org/10.25225/fozo.v65.i2.a8.2016>
- Dumond, M., Villard, Marc-André, & Tremblay, É. (2001). Does coyote diet vary seasonally between a protected and an unprotected forest landscape? *Écoscience*, 8(3), 301–310. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682657>
- Eddine, A., Mostefai, N., De Smet, K., Klees, D., Ansoerge, H., Karssene, Y., Nowak, C., & van der Leer, P. (2017). Diet composition of a newly recognized canid species, the African golden wolf (*Canis anthus*), in northern Algeria. *Annales Zoologici Fennici*, 54(5/6), 347–356.
- Edelman, N. B., & Mallet, J. (2021). Prevalence and Adaptive Impact of Introgression. *Annual Review of Genetics*, 55(Volume 55, 2021), 265–283. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-021821-020805>
- Edmands, S. (2007). Between a rock and a hard place: Evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology*, 16(3), 463–475. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03148.x>
- Elledge, A. E., Allen, L. R., Carlsson, B.-L., Wilton, A. N., & Leung, L. K.-P. (2008). An evaluation of genetic analyses, skull morphology and visual appearance for assessing dingo purity: Implications for dingo conservation. *Wildlife Research*, 35(8), 812–820. <https://doi.org/10.1071/WR07056>
- Ellington, E. H., & Murray, D. L. (2015). Influence of hybridization on animal space use: A case study using coyote range expansion. *Oikos*, 124(5), 535–542. <https://doi.org/10.1111/oik.01824>
- Expósito-Granados, M., Castro, A. J., Lozano, J., Aznar-Sanchez, J. A., Carter, N. H., Requena-Mullor, J. M., Malo, A. F., Olszańska, A., Morales-Reyes, Z., Moleón, M., Sánchez-Zapata, J. A., Cortés-Avizanda, A., Fischer, J., & Martín-López, B. (2019). Human-carnivore relations: Conflicts, tolerance and coexistence in the American West. *Environmental Research Letters*, 14(12), 123005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab5485>

- Fan, Z., Silva, P., Gronau, I., Wang, S., Armero, A. S., Schweizer, R. M., Ramirez, O., Pollinger, J., Galaverni, M., Ortega Del-Vecchyo, D., Du, L., Zhang, W., Zhang, Z., Xing, J., Vilà, C., Marques-Bonet, T., Godinho, R., Yue, B., & Wayne, R. K. (2016). Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves. *Genome Research*, 26(2), 163–173. <https://doi.org/10.1101/gr.197517.115>
- Fedriani, J. M., Fuller, T. K., Sauvajot, R. M., & York, E. C. (2000). Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125(2), 258–270. <https://doi.org/10.1007/s004420000448>
- Fenton, S., Moorcroft, P. R., Ćirović, D., Lanszki, J., Heltai, M., Cagnacci, F., Breck, S., Bogdanović, N., Pantelić, I., Ács, K., & Ranc, N. (2021). Movement, space-use and resource preferences of European golden jackals in human-dominated landscapes: Insights from a telemetry study. *Mammalian Biology*, 101(5), 619–630. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00109-2>
- Field, M. A., Yadav, S., Dudchenko, O., Esvaran, M., Rosen, B. D., Skvortsova, K., Edwards, R. J., Keilwagen, J., Cochran, B. J., Manandhar, B., Bustamante, S., Rasmussen, J. A., Melvin, R. G., Chernoff, B., Omer, A., Colaric, Z., Chan, E. K. F., Minoche, A. E., Smith, T. P. L., ... Ballard, J. W. O. (2022). The Australian dingo is an early offshoot of modern breed dogs. *Science Advances*, 8(16), eabm5944. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm5944>
- Fillios, M. A., & Taçon, P. S. C. (2016). Who let the dogs in? A review of the recent genetic evidence for the introduction of the dingo to Australia and implications for the movement of people. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 7, 782–792. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.03.001>
- Fisher, H. S., Wong, B. B. M., & Rosenthal, G. G. (2006). Alteration of the chemical environment disrupts communication in a freshwater fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1591), 1187–1193. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3406>
- Fleming, P. J. S., Allen, B. L., & Ballard, G.-A. (2012). Seven considerations about dingoes as biodiversity engineers: The socioecological niches of dogs in Australia. *Australian Mammalogy*, 34(1), 119–131. <https://doi.org/10.1071/AM11012>
- Fleming, P. J. S., Nolan, H., Jackson, S. M., Ballard, G.-A., Bengsen, A., Brown, W. Y., Meek, P. D., Mifsud, G., Pal, S. K., & Sparkes, J. (2017). Roles for the Canidae in food webs reviewed: Where do they fit? *Food Webs*, 12, 14–34. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2017.03.001>
- Flood, J. (2019). *The Original Australians: Story of the Aboriginal People*. Allen & Unwin.

- Forbes, G. J., & Theberge, J. B. (1996). Response by wolves to prey variation in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, *74*(8), 1511–1520. <https://doi.org/10.1139/z96-165>
- Frantz, A. C., Zachos, F. E., Kirschning, J., Cellina, S., Bertouille, S., Mamuris, Z., Koutsogiannouli, E. A., & Burke, T. (2013). Genetic evidence for introgression between domestic pigs and wild boars (*Sus scrofa*) in Belgium and Luxembourg: A comparative approach with multiple marker systems. *Biological Journal of the Linnean Society*, *110*(1), 104–115. <https://doi.org/10.1111/bij.12111>
- Frantz, L. A. F., Mullin, V. E., Pionnier-Capitan, M., Lebrasseur, O., Ollivier, M., Perri, A., Linderholm, A., Mattiangeli, V., Teasdale, M. D., Dimopoulos, E. A., Tresset, A., Duffraisse, M., McCormick, F., Bartosiewicz, L., Gál, E., Nyerges, É. A., Sablin, M. V., Bréhard, S., Mashkour, M., ... Larson, G. (2016). Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs. *Science*, *352*(6290), 1228–1231. <https://doi.org/10.1126/science.aaf3161>
- Freedman, A. H., Gronau, I., Schweizer, R. M., Vecchy, D. O.-D., Han, E., Silva, P. M., Galaverni, M., Fan, Z., Marx, P., Lorente-Galdos, B., Beale, H., Ramirez, O., Hormozdiari, F., Alkan, C., Vilà, C., Squire, K., Geffen, E., Kusak, J., Boyko, A. R., ... Novembre, J. (2014). Genome Sequencing Highlights the Dynamic Early History of Dogs. *PLOS Genetics*, *10*(1), e1004016. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016>
- Fulgione, D., Ripa, D., Buglione, M., Trapanese, M., Petrelli, S., & Maselli, V. (2016). Unexpected but welcome. Artificially selected traits may increase fitness in wild boar. *Evolutionary Applications*, *9*(6), 769–776. <https://doi.org/10.1111/eva.12383>
- Galaverni, M., Caniglia, R., Pagani, L., Fabbri, E., Boattini, A., & Randi, E. (2017). Disentangling Timing of Admixture, Patterns of Introgression, and Phenotypic Indicators in a Hybridizing Wolf Population. *Molecular Biology and Evolution*, *34*(9), 2324–2339. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx169>
- Galov, A., Fabbri, E., Caniglia, R., Arbanasić, H., Lapalombella, S., Florijančić, T., Bošković, I., Galaverni, M., & Randi, E. (2015). First evidence of hybridization between golden jackal (*Canis aureus*) and domestic dog (*Canis familiaris*) as revealed by genetic markers. *Royal Society Open Science*, *2*(12), 150450. <https://doi.org/10.1098/rsos.150450>
- Garcia-Elfring, A., Barrett, R. D. H., Combs, M., Davies, T. J., Munshi-South, J., & Millien, V. (2017). Admixture on the northern front: Population genomics of range expansion in the white-footed mouse

- (*Peromyscus leucopus*) and secondary contact with the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*). *Heredity*, 119(6), 447–458. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.57>
- Garroway, C. J., Bowman, J., Cascaden, T. J., Holloway, G. L., Mahan, C. G., Malcolm, J. R., Steele, M. A., Turner, G., & Wilson, P. J. (2010). Climate change induced hybridization in flying squirrels. *Global Change Biology*, 16(1), 113–121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01948.x>
- Gaubert, P., Bloch, C., Benyacoub, S., Abdelhamid, A., Pagani, P., Djagoun, C. A. M. S., Couloux, A., & Dufour, S. (2012). Reviving the African Wolf *Canis lupus lupaster* in North and West Africa: A Mitochondrial Lineage Ranging More than 6,000 km Wide. *PLOS ONE*, 7(8), e42740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042740>
- Gehring, T. M., Kohn, B. E., Gehring, J. L., & Anderson, E. M. (2003). Limits to Plasticity in Gray Wolf, *Canis lupus*, Pack Structure: Conservation Implications for Recovering Populations. *The Canadian Field-Naturalist*, 117(3), Article 3. <https://doi.org/10.22621/cfn.v117i3.744>
- Genbere, G. E. (2017). *Ecology of the Ethiopian wolf (Canis simensis Rüppell 1835) in a changing landscape: Human carnivore interactions in Afroalpine ecosystems of Ethiopia* [Leiden University]. <https://hdl.handle.net/1887/54949>
- Gentry, A., Clutton-Brock, J., & Groves, C. P. (2004). The naming of wild animal species and their domestic derivatives. *Journal of Archaeological Science*, 31(5), 645–651. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2003.10.006>
- Gese, E. M. (2001). Territorial defense by coyotes (*Canis latrans*) in Yellowstone National Park, Wyoming: Who, how, where, when, and why. *Canadian Journal of Zoology*, 79(6), 980–987. <https://doi.org/10.1139/z01-054>
- Gese, E. M., Knowlton, F. F., Adams, J. R., Beck, K., Fuller, T. K., Murray, D. L., Steury, T. D., Stoskopf, M. K., Waddell, W. T., & Waits, L. P. (2015). Managing hybridization of a recovering endangered species: The red wolf *Canis rufus* as a case study. *Current Zoology*, 61(1), 191–205. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.1.191>
- Gese, E. M., Rongstad, O. J., & Mytton, W. R. (1988a). Home Range and Habitat Use of Coyotes in Southeastern Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, 52(4), 640–646. <https://doi.org/10.2307/3800923>

- Gese, E. M., Rongstad, O. J., & Mytton, W. R. (1988b). Home Range and Habitat Use of Coyotes in Southeastern Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, 52(4), 640–646. <https://doi.org/10.2307/3800923>
- Gese, E. M., Rongstad, O. J., & Mytton, W. R. (1988c). Relationship between Coyote Group Size and Diet in Southeastern Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, 52(4), 647–653. <https://doi.org/10.2307/3800924>
- Gese, E. M., Rongstad, O. J., & Mytton, W. R. (1989). Population Dynamics of Coyotes in Southeastern Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, 53(1), 174–181. <https://doi.org/10.2307/3801326>
- Giannatos, G., Marinos, Y., Maragou, P., & Catsadorakis, G. (2005). The status of the Golden Jackal (*Canis aureus* L.) in Greece. *Belgian Journal of Zoology*, 135, 145–149.
- Gibson, I., Welsh, A. B., Welsh, S. A., & Cincotta, D. A. (2019a). Genetic swamping and possible species collapse: Tracking introgression between the native Candy Darter and introduced Variegated Darter. *Conservation Genetics*, 20(2), 287–298. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1131-2>
- Gibson, I., Welsh, A. B., Welsh, S. A., & Cincotta, D. A. (2019b). Genetic swamping and possible species collapse: Tracking introgression between the native Candy Darter and introduced Variegated Darter. *Conservation Genetics*, 20(2), 287–298. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1131-2>
- Gilbert, S. L., Haynes, T., Lindberg, M. S., Albert, D. M., Kissling, M., Lynch, L., & Person, D. (2022). Potential Futures for Coastal Wolves and Their Ecosystem Services in Alaska, With Implications for Management of a Social-Ecological System. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.809371>
- Gittleman, J. L. (1985). Carnivore Body Size: Ecological and Taxonomic Correlates. *Oecologia*, 67(4), 540–554.
- Gittleman, J. L., & Harvey, P. H. (1982). Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10(1), 57–63. <https://doi.org/10.1007/BF00296396>
- Glen, A. S., Dickman, C. R., Soulé, M. E., & Mackey, B. G. (2007). Evaluating the role of the dingo as a trophic regulator in Australian ecosystems. *Austral Ecology*, 32(5), 492–501. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01721.x>

- Godinho, R., Llaneza, L., Blanco, J. C., Lopes, S., Álvares, F., García, E. J., Palacios, V., Cortés, Y., Talegón, J., & Ferrand, N. (2011). Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. *Molecular Ecology*, 20(24), 5154–5166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x>
- Goedbloed, D. J., Megens, H. j., Van HOOFT, P., Herrero-Medrano, J. M., Lutz, W., Alexandri, P., Crooijmans, R. P. M. A., Groenen, M., Van WIEREN, S. E., Ydenberg, R. C., & Prins, H. H. T. (2013). Genome-wide single nucleotide polymorphism analysis reveals recent genetic introgression from domestic pigs into Northwest European wild boar populations. *Molecular Ecology*, 22(3), 856–866. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05670.x>
- Goldman, E. A., & Young, S. P. (1944). *The Wolves of North America*. American Wildlife Institute.
- Gompert, Z., & Buerkle, C. A. (2016). What, if anything, are hybrids: Enduring truths and challenges associated with population structure and gene flow. *Evolutionary Applications*, 9(7), 909–923. <https://doi.org/10.1111/eva.12380>
- Gompper, M. E. (2002). The Ecology of Northeast Coyotes. *WCS Working Paper*, 17. https://s3.amazonaws.com/WCSResources/file_20110518_073403_WCS_WorkingPaper17_Gompper_kTilyc.pdf
- Gompper, M. E. (2014). *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*. OUP Oxford.
- Goodman, S. J., Barton, N. H., Swanson, G., Abernethy, K., & Pemberton, J. M. (1999). Introgression Through Rare Hybridization: A Genetic Study of a Hybrid Zone Between Red and Sika Deer (Genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics*, 152(1), 355–371. <https://doi.org/10.1093/genetics/152.1.355>
- Gopalakrishnan, S., Sinding, M.-H. S., Ramos-Madriral, J., Niemann, J., Samaniego Castruita, J. A., Vieira, F. G., Carøe, C., Montero, M. de M., Kuderna, L., Serres, A., González-Basallote, V. M., Liu, Y.-H., Wang, G.-D., Marques-Bonet, T., Mirarab, S., Fernandes, C., Gaubert, P., Koepfli, K.-P., Budd, J., ... Gilbert, M. T. P. (2018). Interspecific Gene Flow Shaped the Evolution of the Genus *Canis*. *Current Biology*, 28(21), 3441–3449.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.08.041>
- Gottelli, D., Marino, J., Sillero-Zubiri, C., & Funk, S. M. (2004). The effect of the last glacial age on speciation and population genetic structure of the endangered Ethiopian wolf (*Canis simensis*). *Molecular Ecology*, 13(8), 2275–2286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02226.x>

- Gottelli, D., Sillero, C., Applebaum, G., Roy, M., Girman, D., Garcia Moreno, J., Ostrander, E. A., & Wayne, R. (1994). Molecular genetics of the most endangered canid: The Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Molecular Ecology*, 3, 301–312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1994.tb00070.x>
- Gottelli, D., Sillero, C., Marino, J., Funk, S., & Wang, J. (2013). Genetic structure and patterns of gene flow among populations of the endangered Ethiopian wolf. *Animal Conservation*, 16, 234–247. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00591.x>
- Grabenstein, K. C., & Taylor, S. A. (2018). Breaking Barriers: Causes, Consequences, and Experimental Utility of Human-Mediated Hybridization. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(3), 198–212. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.12.008>
- Grant, P. R., & Grant, B. R. (1994). PHENOTYPIC AND GENETIC EFFECTS OF HYBRIDIZATION IN DARWIN'S FINCHES. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 48(2), 297–316. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb01313.x>
- Grinder, M., & Krausman, P. (2001). Home Range, Habitat Use, and Nocturnal Activity of Coyotes in an Urban Environment. *The Journal of Wildlife Management*, 65, 887. <https://doi.org/10.2307/3803038>
- Gryz, J., Krauze-Gryz, D., & Jasińska, K. D. (2024). Alien vs. Native—Influence of Fallow Deer (*Dama dama*) Introduction on the Native Roe Deer (*Capreolus capreolus*) Population. *Forests*, 15(6), Article 6. <https://doi.org/10.3390/f15061014>
- Guimarães, N., Bučko, J., & Urban, P. (2019). The rise of a carnivore, the evolution of the presence of the golden jackal in Slovakia. *Folia Zoologica*, 68(2), 66–71. <https://doi.org/10.25225/fozo.046.2019>
- Gutema, T. M., Atickem, A., Bekele, A., Sillero-Zubiri, C., Kasso, M., Tsegaye, D., Venkataraman, V. V., Fashing, P. J., Zinner, D., & Stenseth, N. C. (2018). Competition between sympatric wolf taxa: An example involving African and Ethiopian wolves. *Royal Society Open Science*, 5(5), 172207. <https://doi.org/10.1098/rsos.172207>
- Gutema, T. M., Atickem, A., Tsegaye, D., Bekele, A., Sillero-Zubiri, C., Marino, J., Kasso, M., Venkataraman, V. V., Fashing, P. J., & Stenseth, N. C. (2019). Foraging ecology of African wolves (*Canis lupaster*) and its implications for the conservation of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Royal Society Open Science*, 6(9), 190772. <https://doi.org/10.1098/rsos.190772>

- Harrison, D. J. (1992). Dispersal Characteristics of Juvenile Coyotes in Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 56(1), 128–138. <https://www.jstor.org/stable/3808800>
- Hayward, M. W., Mitchell, C. D., Kamler, J. F., Rippon, P., Heit, D. R., Nams, V., & Montgomery, R. A. (2023). Diet selection in the Coyote *Canis latrans*. *Journal of Mammalogy*, 104(6), 1338–1352. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyad094>
- Heppenheimer, E., Harrigan, R. J., Rutledge, L. Y., Koepfli, K.-P., DeCandia, A. L., Brzeski, K. E., Benson, J. F., Wheeldon, T., Patterson, B. R., Kays, R., Hohenlohe, P. A., & Von Holdt, B. M. (2018). Population Genomic Analysis of North American Eastern Wolves (*Canis lycaon*) Supports Their Conservation Priority Status. *Genes*, 9(12), Article 12. <https://doi.org/10.3390/genes9120606>
- Hidalgo-Mihart, M. G., Cantú-Salazar, L., González-Romero, A., & López-González, C. A. (2004). Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography*, 31(12), 2025–2038. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01163.x>
- Hindrikson, M., Männil, P., Ozolins, J., Krzywinski, A., & Saarma, U. (2012). Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization: First Evidence from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves. *PLOS ONE*, 7(10), e46465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046465>
- Hindrikson, M., Remm, J., Pilot, M., Godinho, R., Stronen, A. V., Baltrūnaitė, L., Czarnomska, S. D., Leonard, J. A., Randi, E., Nowak, C., Åkesson, M., López-Bao, J. V., Álvares, F., Llaneza, L., Echegaray, J., Vilà, C., Ozolins, J., Rungis, D., Aspi, J., ... Saarma, U. (2017). Wolf population genetics in Europe: A systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92(3), 1601–1629. <https://doi.org/10.1111/brv.12298>
- Hinton, J. W., Ashley, A. K., Dellinger, J. A., Gittleman, J. L., van Manen, F. T., & Chamberlain, M. J. (2017). Using diets of *Canis* breeding pairs to assess resource partitioning between sympatric red wolves and coyotes. *Journal of Mammalogy*, 98(2), 475–488. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw233>
- Hinton, J. W., Brzeski, K. E., Jr, D. R. R., & Chamberlain, M. J. (2015). Effects of anthropogenic mortality on Critically Endangered red wolf *Canis rufus* breeding pairs: Implications for red wolf recovery. *Oryx*, 51(1), 174–181. <https://doi.org/10.1017/S0030605315000770>

- Hinton, J. W., & Chamberlain, M. J. (2010). Space and Habitat Use by a Red Wolf Pack and Their Pups During Pup-Rearing. *The Journal of Wildlife Management*, 74(1), 55–58. <https://doi.org/10.2193/2008-583>
- Hinton, J. W., & Chamberlain, M. J. (2014). Morphometrics of *Canis taxa* in eastern North Carolina. *Journal of Mammalogy*, 95(4), 855–861. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-202>
- Hinton, J. W., Chamberlain, M. J., & Rabon, D. R. (2013). Red Wolf (*Canis rufus*) Recovery: A Review with Suggestions for Future Research. *Animals*, 3(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/ani3030722>
- Hinton, J. W., Gittleman, J. L., van Manen, F. T., & Chamberlain, M. J. (2018). Size-assortative choice and mate availability influences hybridization between red wolves (*Canis rufus*) and coyotes (*Canis latrans*). *Ecology and Evolution*, 8(8), 3927–3940. <https://doi.org/10.1002/ece3.3950>
- Hinton, J. W., Manen, F. T. van, & Chamberlain, M. J. (2015). Space Use and Habitat Selection by Resident and Transient Coyotes (*Canis latrans*). *PLOS ONE*, 10(7), e0132203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132203>
- Hinton, J. W., Proctor, C., Kelly, M. J., Manen, F. T. van, Vaughan, M. R., & Chamberlain, M. J. (2016). Space Use and Habitat Selection by Resident and Transient Red Wolves (*Canis rufus*). *PLOS ONE*, 11(12), e0167603. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167603>
- Hinton, J. W., White, G. C., Rabon Jr., D. R., & Chamberlain, M. J. (2016). Survival and population size estimates of the red wolf. *The Journal of Wildlife Management*, 81(3), 417–428. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21206>
- Hody, J. W., & Kays, R. (2018). Mapping the expansion of coyotes (*Canis latrans*) across North and Central America. *ZooKeys*, 759, 81–97. <https://doi.org/10.3897/zookeys.759.15149>
- Hoffmann, M., & Atickem, A. (2018). IUCN Red List of Threatened Species: *Canis lupaster*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T118264888A118265889.en>
- Howard-McCombe, J., Jamieson, A., Carmagnini, A., Russo, I.-R. M., Ghazali, M., Campbell, R., Driscoll, C., Murphy, W. J., Nowak, C., O'Connor, T., Tomsett, L., Lyons, L. A., Muñoz-Fuentes, V., Bruford, M. W., Kitchener, A. C., Larson, G., Frantz, L., Senn, H., Lawson, D. J., & Beaumont, M. A.

- (2023). Genetic swamping of the critically endangered Scottish wildcat was recent and accelerated by disease. *Current Biology*, 33(21), 4761-4769.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.10.026>
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N., & Vellend, M. (2008). Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11(6), 609–623. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01179.x>
- Iacolina, L., Corlatti, L., Buzan, E., Safner, T., & Šprem, N. (2019). Hybridisation in European ungulates: An overview of the current status, causes, and consequences. *Mammal Review*, 49(1), 45–59. <https://doi.org/10.1111/mam.12140>
- Iacolina, L., Pertoldi, C., Amills, M., Kusza, S., Megens, H.-J., Bâlțeanu, V. A., Bakan, J., Cubric-Curik, V., Oja, R., Saarma, U., Scandura, M., Šprem, N., & Stronen, A. V. (2018). Hotspots of recent hybridization between pigs and wild boars in Europe. *Scientific Reports*, 8(1), 17372. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35865-8>
- Jackson, S., GROVES, C., Fleming, P., APLIN, K., Eldridge, M., GONZALEZ, A., & Helgen, K. (2017a). The Wayward Dog: Is the Australian native dog or Dingo a distinct species? *Zootaxa*, 4317, 201. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4317.2.1>
- Jackson, S., GROVES, C., Fleming, P., APLIN, K., Eldridge, M., GONZALEZ, A., & Helgen, K. (2017b). The Wayward Dog: Is the Australian native dog or Dingo a distinct species? *Zootaxa*, 4317, 201. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4317.2.1>
- Jackson, S. M., Fleming, P. J. S., Eldridge, M. D. B., Archer, M., Ingleby, S., Johnson, R. N., & Helgen, K. M. (2020). Taxonomy of the Dingo: It's an ancient dog. *Australian Zoologist*, 41(3), 347–357. <https://doi.org/10.7882/AZ.2020.049>
- Jackson, S. M., Fleming, P. J. S., Eldridge, M. D. B., Ingleby, S., Flannery, T., Johnson, R. N., Cooper, S. J. B., Mitchell, K. J., Souilmi, Y., Cooper, A., Wilson, D. E., & Helgen, K. M. (2019). The Dogma of Dingoes-Taxonomic status of the dingo: A reply to Smith et al. *Zootaxa*, 4564(1), zootaxa.4564.1.7. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4564.1.7>
- Jaeger, M. M., Haque, E., Sultana, P., & Bruggers, R. L. (2007). Daytime cover, diet and space-use of golden jackals (*Canis aureus*) in agro-ecosystems of Bangladesh. *Mammalia*, 71(1–2), 1–10. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2007.016>

- Jansson, G., & Pehrson, Å. (2007). The recent expansion of the brown hare (*Lepus europaeus*) in Sweden with possible implications to the mountain hare (*L. timidus*). *European Journal of Wildlife Research*, 53(2), 125–130. <https://doi.org/10.1007/s10344-007-0086-2>
- Jędrzejewski, W., Branicki, W., Veit, C., MeĐugorac, I., Pilot, M., Bunevich, A. N., Jędrzejewska, B., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Okarma, H., Gula, R., Szymura, L., & Förster, M. (2005). Genetic diversity and relatedness within packs in an intensely hunted population of wolves *Canis lupus*. *Acta Theriologica*, 50(1), 3–22. <https://doi.org/10.1007/BF03192614>
- Jędrzejewski, W., Niedziałkowska, M., Hayward, M. W., Goszczyński, J., Jędrzejewska, B., Borowik, T., Bartoń, K. A., Nowak, S., Harmuszkiewicz, J., Juszczyk, A., Kałamarz, T., Kloch, A., Koniuch, J., Kotiuk, K., Mysłajek, R. W., Nędzyńska, M., Olczyk, A., Teleon, M., & Wojtulewicz, M. (2012). Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *Journal of Mammalogy*, 93(6), 1480–1492. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-132.1>
- Jensen, A. J., Marneweck, C. J., Kilgo, J. C., & Jachowski, D. S. (2022). Coyote diet in North America: Geographic and ecological patterns during range expansion. *Mammal Review*, 52(4), 480–496. <https://doi.org/10.1111/mam.12299>
- Jetz, W., Carbone, C., Fulford, J., & Brown, J. H. (2004). The Scaling of Animal Space Use. *Science*, 306(5694), 266–268. <https://doi.org/10.1126/science.1102138>
- Johnson, N., Mansfield, K. L., Marston, D. A., Wilson, C., Goddard, T., Selden, D., Hemson, G., Edea, L., van Kesteren, F., Shiferaw, F., Stewart, A. E., Sillero-Zubiri, C., & Fooks, A. R. (2010). A new outbreak of rabies in rare Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Archives of Virology*, 155(7), 1175–1177. <https://doi.org/10.1007/s00705-010-0689-x>
- Johnson, W., Fuller, T., & Franklin, W. (1996). Sympatry in Canids: A Review and Assessment. In *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* (pp. 189–218). <https://doi.org/10.7591/9781501745829-010>
- Jonathan Davies, T., Meiri, S., Barraclough, T. G., & Gittleman, J. L. (2007). Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters*, 10(2), 146–152. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01005.x>

- Jones, E. (2009). Hybridisation between the dingo, *Canis lupus dingo*, and the domestic dog, *Canis lupus familiaris*, in Victoria: A critical review. *Australian Mammalogy*, 31(1), 1–7. <https://doi.org/10.1071/AM08102>
- Jones, M. R., Mills, L. S., Alves, P. C., Callahan, C. M., Alves, J. M., Lafferty, D. J. R., Jiggins, F. M., Jensen, J. D., Melo-Ferreira, J., & Good, J. M. (2018). Adaptive introgression underlies polymorphic seasonal camouflage in snowshoe hares. *Science*, 360(6395), 1355–1358. <https://doi.org/10.1126/science.aar5273>
- Karamanlidis, A., de Gabriel Hernando, M., Avgerinou, M., Bogdanowicz, W., Galanis, K., Kalogeropoulou, S., Krambokoukis, L., Panagiotopoulos, N., & Taklis, C. (2023). Rapid expansion of the golden jackal in Greece: Research, management and conservation priorities. *Endangered Species Research*, 51. <https://doi.org/10.3354/esr01238>
- Kauhala, K., & Kowalczyk, R. (2011). Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: History of colonization, features behind its success, and threats to native fauna. *Current Zoology*, 57(5), 584–598. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.5.584>
- Kays, R., Curtis, A., & Kirchman, J. J. (2009). Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves. *Biology Letters*, 6(1), 89–93. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0575>
- Kays, R. W., Gompper, M. E., & Ray, J. C. (2008). Landscape Ecology of Eastern Coyotes Based on Large-Scale Estimates of Abundance. *Ecological Applications*, 18(4), 1014–1027. <https://doi.org/10.1890/07-0298.1>
- Kazimirov, P. A., Belokon', Yu. S., Belokon', M. M., Mishin, A. S., Stakheev, V. V., Yarovenko, Yu. A., Yarovenko, A. Yu., & Politov, D. V. (2024). Genetic Identification of Putative Hybrids between Grey Wolf and Golden Jackal. *Russian Journal of Genetics*, 60(6), 763–770. <https://doi.org/10.1134/S1022795424700200>
- Kebede, Y. (2017). A Review on: Distribution, Ecology and Status of Golden Jackal (*canis aureus*) in Africa. *Journal of Natural Sciences Research*, 7(1), 32.
- Kennedy, L. J., Randall, D. A., Knobel, D., Brown, J. J., Fooks, A. R., Argaw, K., Shiferaw, F., Ollier, W. E. R., Sillero-Zubiri, C., Macdonald, D. W., & Laurenson, M. K. (2011). Major histocompatibility complex diversity in the endangered Ethiopian wolf (*Canis simensis*). *Tissue Antigens*, 77(2), 118–125. <https://doi.org/10.1111/j.1399-0039.2010.01591.x>

- Koblmüller, S., Nord, M., Wayne, R. K., & Leonard, J. A. (2009). Origin and status of the Great Lakes wolf. *Molecular Ecology*, *18*(11), 2313–2326. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04176.x>
- Koepfli, K.-P., Pollinger, J., Godinho, R., Robinson, J., Lea, A., Hendricks, S., Schweizer, R. M., Thalmann, O., Silva, P., Fan, Z., Yurchenko, A. A., Dobrynin, P., Makunin, A., Cahill, J. A., Shapiro, B., Álvares, F., Brito, J. C., Geffen, E., Leonard, J. A., ... Wayne, R. K. (2015). Genome-wide Evidence Reveals that African and Eurasian Golden Jackals Are Distinct Species. *Current Biology*, *25*(16), 2158–2165. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.06.060>
- Kojola, I., Henttonen, H., Heikkinen, S., & Ranc, N. (2024). Golden jackal expansion in northernmost Europe: Records in Finland. *Mammalian Biology*, *104*(1), 101–105. <https://doi.org/10.1007/s42991-023-00382-3>
- Kong, S., & Kubatko, L. S. (2020). *Comparative Performance of Popular Methods for Hybrid Detection using Genomic Data* (p. 2020.07.27.224022). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2020.07.27.224022>
- Korschgen, L. J. (1957). Food Habits of the Coyote in Missouri. *The Journal of Wildlife Management*, *21*(4), 424–435. <https://www.jstor.org/stable/pdf/3796675.pdf>
- Kowalczyk, R., Kołodziej-Sobocińska, M., Ruczyńska, I., & Wójcik, J. M. (2015). Range expansion of the golden jackal (*Canis aureus*) into Poland: First records. *Mammal Research*, *60*(4), 411–414. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0238-9>
- Krofel, M., Giannatos, G., Čirovič, D., Stoyanov, S., & Newsome, T. M. (2017). Golden jackal expansion in Europe: A case of mesopredator release triggered by continent-wide wolf persecution? *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, *28*(1), 9–15. <https://doi.org/10.4404/hystrix-28.1-11819>
- Kusak, J., Fabbri, E., Galov, A., Gomerčić, T., Arbanasić, H., Caniglia, R., Galaverni, M., Reljić, S., Huber, D., & Randi, E. (2018). Wolf-dog hybridization in Croatia. *Veterinarski Arhiv*, *88*(3), 375–395. <https://doi.org/10.24099/vet.arhiv.170314>
- Kyle, C. J., Johnson, A. R., Patterson, B. R., Wilson, P. J., Shami, K., Grewal, S. K., & White, B. N. (2006). Genetic nature of eastern wolves: Past, present and future. *Conservation Genetics*, *7*(2), 273–287. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9130-0>

- Lamb, T., & Avise, J. C. (1986). Directional introgression of mitochondrial DNA in a hybrid population of tree frogs: The influence of mating behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 83(8), 2526–2530. <https://doi.org/10.1073/pnas.83.8.2526>
- Lancaster, M. L., Gemmill, N. J., Negro, S., Goldsworthy, S., & Sunnucks, P. (2006). Ménage à trois on Macquarie Island: Hybridization among three species of fur seal (*Arctocephalus* spp.) following historical population extinction. *Molecular Ecology*, 15(12), 3681–3692. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03041.x>
- Lange, P. N. A. M. J. G., Lelieveld, G., & De Knecht, H. J. (2021). Diet composition of the golden jackal *Canis aureus* in south-east Europe – a review. *Mammal Review*, 51(2), 207–213. <https://doi.org/10.1111/mam.12235>
- Laundre, J., & Hernández, L. (2003). Home Range Use of Coyotes: Revisited. *Northwest Science*, 77, 214–227.
- Laurenson, K., Sillero-Zubiri, C., Thompson, H., Shiferaw, F., Thirgood, S., & Malcolm, J. (1998). Disease as a threat to endangered species: Ethiopian wolves, domestic dogs and canine pathogens. *Animal Conservation*, 1(4), 273–280. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.1998.tb00038.x>
- Lawson, L. P., Fessl, B., Hernán Vargas, F., Farrington, H. L., Francesca Cunninghame, H., Mueller, J. C., Nemeth, E., Christian Sevilla, P., & Petren, K. (2017). Slow motion extinction: Inbreeding, introgression, and loss in the critically endangered mangrove finch (*Camarhynchus heliobates*). *Conservation Genetics*, 18(1), 159–170. <https://doi.org/10.1007/s10592-016-0890-x>
- Le Roux, J. J., Foxcroft, L. C., Herbst, M., & MacFadyen, S. (2015). Genetic analysis shows low levels of hybridization between African wildcats (*Felis silvestris lybica*) and domestic cats (*F. s. Catus*) in South Africa. *Ecology and Evolution*, 5(2), 288–299. <https://doi.org/10.1002/ece3.1275>
- Lehman, N., Eisenhauer, A., Hansen, K., Mech, L. D., Peterson, R. O., Gogan, P. J. P., & Wayne, R. K. (1991). Introgression of Coyote Mitochondrial Dna into Sympatric North American Gray Wolf Populations. *Evolution*, 45(1), 104–119. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb05270.x>
- Leonard, J. A., & Wayne, R. K. (2007). Native Great Lakes wolves were not restored. *Biology Letters*, 4(1), 95–98. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0354>

- Lescureux, N., & Linnell, J. D. C. (2014). Warring brothers: The complex interactions between wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context. *Biological Conservation*, *171*, 232–245. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.01.032>
- Letnic, M., Baker, L., & Nesbitt, B. (2013). Ecologically functional landscapes and the role of dingoes as trophic regulators in south-eastern Australia and other habitats. *Ecological Management & Restoration*, *14*(2), 101–105. <https://doi.org/10.1111/emr.12035>
- Letnic, M., Ritchie, E. G., & Dickman, C. R. (2012). Top predators as biodiversity regulators: The dingo *Canis lupus dingo* as a case study. *Biological Reviews*, *87*(2), 390–413. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00203.x>
- Linnell, J. D. C., & Boitani, L. (2011). Building biological realism into wolf management policy: The development of the population approach in Europe. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, *23*(1), 80–91. <https://doi.org/10.4404/hystrix-23.1-4676>
- Linnell, J. D. C., Cretois, B., Nilsen, E. B., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Veiberg, V., Kaczensky, P., Van Moorter, B., Panzacchi, M., Rauset, G. R., & Kaltenborn, B. (2020). The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biological Conservation*, *244*, 108500. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108500>
- Lorenzini, R., Fanelli, R., Grifoni, G., Scholl, F., & Fico, R. (2014). Wolf-dog crossbreeding: “Smelling” a hybrid may not be easy. *Mammalian Biology*, *79*(2), 149–156. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.07.080>
- Macdonald, D. W. (David W., & Sillero-Zubiri, C. (1997). *The Ethiopian wolf: Status survey and conservation action plan*. IUCN. <https://portals.iucn.org/library/node/7289>
- Mallet, J., Beltrán, M., Neukirchen, W., & Linares, M. (2007). Natural hybridization in heliconiine butterflies: The species boundary as a continuum. *BMC Evolutionary Biology*, *7*(1), 28. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-28>
- Mallil, K., Justy, F., Rueness, E. K., Dufour, S., Totis, T., Bloch, C., Baarman, J., Amroun, M., & Gaubert, P. (2020). Population genetics of the African wolf (*Canis lupaster*) across its range: First evidence of hybridization with domestic dogs in Africa. *Mammalian Biology*, *100*(6), 645–658. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00059-1>

- Männil, P., & Ranc, N. (2022). Golden jackal (*Canis aureus*) in Estonia: Development of a thriving population in the boreal ecoregion. *Mammal Research*, 67(2), 245–250. <https://doi.org/10.1007/s13364-021-00615-1>
- Marciszak, A., Kropczyk, A., Gornig, W., Kot, M., Nadachowski, A., & Lipecki, G. (2023). History of Polish Canidae (Carnivora, Mammalia) and Their Biochronological Implications on the Eurasian Background. *Genes*, 14(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/genes14030539>
- Marino, J., Lai, S., Eshete, G., & Sillero-Zubiri, C. (2024). Conservation with hard borders: Ethiopian wolves are threatened by fragmentation and isolation. *Wildlife Biology*, 2024(6), e01331. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01331>
- Marino, J., Mitchell, R., & Johnson, P. J. (2010). Dietary specialization and climatic-linked variations in extant populations of Ethiopian wolves. *African Journal of Ecology*, 48(2), 517–525. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2009.01140.x>
- Marino, J., Sillero-Zubiri, C., & Macdonald, D. w. (2006). Trends, dynamics and resilience of an Ethiopian wolf population. *Animal Conservation*, 9(1), 49–58. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2005.00011.x>
- McVey, J. M., Cobb, D. T., Powell, R. A., Stoskopf, M. K., Bohling, J. H., Waits, L. P., & Moorman, C. E. (2013). Diets of sympatric red wolves and coyotes in northeastern North Carolina. *Journal of Mammalogy*, 94(5), 1141–1148. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-109.1>
- Meachen, J. A., Janowicz, A. C., Avery, J. E., & Sadleir, R. W. (2014). Ecological Changes in Coyotes (*Canis latrans*) in Response to the Ice Age Megafaunal Extinctions. *PLOS ONE*, 9(12), e116041. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116041>
- Mech, L. D., & Boitani, L. (Eds.). (2003). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/W/bo3641392.html>
- Messier, F., & Barrette, C. (1982). The social system of the coyote (*Canis latrans*) in a forested habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 60(7), 1743–1753. <https://doi.org/10.1139/z82-227>
- Messier, F., & Crête, M. (1985). Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia*, 65(4), 503–512. <https://doi.org/10.1007/BF00379664>

- Meyer, F. A. A., Phillip, A., White, J., & Bruce, J. (1793). *Systematisch-summarische Uebersicht der neuesten zoologischen Entdeckungen in Neuholland und Afrika: Nebst zwey andern zoologischen Abhandlungen*. im Verlage der Dykischen Buchhandlung. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.39685>
- Mezhzherin, S. V., Morozov-Leonov, S. Yu., & Rostovska, O. V. (2024). Nuclear gene introgressions in hybrid populations of water frog *Pelophylax esculentus* complex: Geographical analysis of the phenomenon and its interpretation. *Genetica*, *152*(1), 31–42. <https://doi.org/10.1007/s10709-024-00203-6>
- Milham, P., & Thompson, P. (1976). Relative antiquity of human occupation and extinct fauna at Madura Cave, southeastern Western Australia. *The Australian Journal of Anthropology*, *10*(3), 175.
- Moehlman, P. D., & Hayssen, V. (2018). *Canis aureus* (Carnivore: Canidae). *Mammalian Species*, *50*(957), 14–25. <https://doi.org/10.1093/mspecies/sey002>
- Morey, P. S., Gese, E. M., & Gehrt, S. (2007). Spatial and Temporal Variation in the Diet of Coyotes in the Chicago Metropolitan Area. *The American Midland Naturalist*, *158*(1), 147–161. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2007\)158\[147:SATVIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2007)158[147:SATVIT]2.0.CO;2)
- Morant, D. S., Johnson, C. N., Butler, J. R. A., & Congdon, B. C. (2017). Biodiversity friend or foe: Land use by a top predator, the dingo in contested landscapes of the Australian Wet Tropics. *Austral Ecology*, *42*(3), 252–264. <https://doi.org/10.1111/aec.12427>
- Moura, A. E., Tsingarska, E., Dąbrowski, M. J., Czarnomska, S. D., Jędrzejewska, B., & Pilot, M. (2014). Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: The cautionary case of Bulgarian wolves. *Conservation Genetics*, *15*(2), 405–417. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0547-y>
- Muñoz-Fuentes, V., Darimont, C. T., Paquet, P. C., & Leonard, J. A. (2010). The genetic legacy of extirpation and re-colonization in Vancouver Island wolves. *Conservation Genetics*, *11*(2), 547–556. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9974-1>
- Murphy, S. M., Adams, J. R., Cox, J. J., & Waits, L. P. (2019). Substantial red wolf genetic ancestry persists in wild canids of southwestern Louisiana. *Conservation Letters*, *12*(2), e12621. <https://doi.org/10.1111/conl.12621>

- Murray, D. L., Bastille-Rousseau, G., Adams, J. R., & Waits, L. P. (2015). The Challenges of Red Wolf Conservation and the Fate of an Endangered Species Recovery Program. *Conservation Letters*, 8(5), 338–344. <https://doi.org/10.1111/conl.12157>
- Musiani, M., & Paquet, P. C. (2004). The Practices of Wolf Persecution, Protection, and Restoration in Canada and the United States. *BioScience*, 54(1), 50–60. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0050:TPOWPP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0050:TPOWPP]2.0.CO;2)
- Musto, C., Cerri, J., Galaverni, M., Caniglia, R., Fabbri, E., Apollonio, M., Mucci, N., Bonilauri, P., Maioli, G., Fontana, M. C., Gelmini, L., Prosperi, A., Rossi, A., Garbarino, C., Fiorentini, L., Ciuti, F., Berzi, D., Meriardi, G., & Delogu, M. (2021). Men and wolves: Anthropogenic causes are an important driver of wolf mortality in human-dominated landscapes in Italy. *Global Ecology and Conservation*, 32, e01892. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01892>
- Negi, T. (2014). Review on current worldwide status, distribution, ecology and dietary habits of golden jackal, *Canis aureus*. *Octa Journal of Environmental Research*, 2(4), 338–359. http://sciencebeingjournal.com/sites/default/files/10-0204_Tripti.pdf
- Newsome, A. E., & Corbett, L. K. (1982). The Identity of the Dingo II.* Hybridization with Domestic Dogs in Captivity and in the Wild. *Australian Journal of Zoology*, 30(2), 365–374. <https://doi.org/10.1071/zo9820365>
- Newsome, A. E., & Corbett, L. K. (1985). The Identity of the Dingo III.* The Incidence of Dingoes, Dogs and Hybrids and their Coat Colours in Remote and Settled Regions of Australia. *Australian Journal of Zoology*, 33(3), 363–375. <https://doi.org/10.1071/zo9850363>
- Newsome, A. E., Corbett, L. K., & Carpenter, S. M. (1980). The Identity of the Dingo I. Morphological Discriminants of Dingo and Dog Skulls. *Australian Journal of Zoology*, 28(4), 615–625. <https://doi.org/10.1071/zo9800615>
- Newsome, T. M., Ballard, G.-A., Crowther, M. S., Fleming, P. J. S., & Dickman, C. R. (2014). Dietary niche overlap of free-roaming dingoes and domestic dogs: The role of human-provided food. *Journal of Mammalogy*, 95(2), 392–403. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-145.1>
- Newsome, T. M., Boitani, L., Chapron, G., Ciucci, P., Dickman, C. R., Dellinger, J. A., López-Bao, J. V., Peterson, R. O., Shores, C. R., Wirsing, A. J., & Ripple, W. J. (2016). Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review*, 46(4), 255–269. <https://doi.org/10.1111/mam.12067>

- Newsome, T. M., Greenville, A. C., Čirović, D., Dickman, C. R., Johnson, C. N., Krofel, M., Letnic, M., Ripple, W. J., Ritchie, E. G., Stoyanov, S., & Wirsing, A. J. (2017). Top predators constrain mesopredator distributions. *Nature Communications*, 8(1), 15469. <https://doi.org/10.1038/ncomms15469>
- Newsome, T. M., Stephens, D., Ballard, G.-A., Dickman, C. R., & Fleming, P. J. S. (2013). Genetic profile of dingoes (*Canis lupus dingo*) and free-roaming domestic dogs (*C. l. Familiaris*) in the Tanami Desert, Australia. *Wildlife Research*, 40(3), 196–206. <https://doi.org/10.1071/WR12128>
- Ninausz, N., Fehér, P., Csányi, E., Heltai, M., Szabó, L., Barta, E., Kemenszky, P., Sándor, G., Jánoska, F., Horváth, M., Kusza, S., Frank, K., Varga, L., & Stéger, V. (2023). White and other fur colourations and hybridization in golden jackals (*Canis aureus*) in the Carpathian basin. *Scientific Reports*, 13(1), 21969. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-49265-0>
- Nolte, A. W., & Tautz, D. (2010). Understanding the onset of hybrid speciation. *Trends in Genetics*, 26(2), 54–58. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2009.12.001>
- Nowak, R. M. (1979). North American Quaternary Canis. *Monogr. Mus. Nat. Hist.*, 6. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4072>
- Nowak, R. M. (1992). The Red Wolf is Not a Hybrid. *Conservation Biology*, 6(4), 593–595.
- Nowak, R. M. (2002). The Original Status of Wolves in Eastern North America. *Southeastern Naturalist*, 1(2), 95–130.
- Nowak, S., Mysłajek, R. W., Kłosińska, A., & Gabryś, G. (2011). Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mammalian Biology*, 76(6), 709–715. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.007>
- Octenjak, D., Pađen, L., Šilić, V., Reljić, S., Vukičević, T. T., & Kusak, J. (2020). Wolf diet and prey selection in Croatia. *Mammal Research*, 65(4), 647–654. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00517-8>
- Oliveira, R., Godinho, R., Randi, E., Ferrand, N., & Alves, P. C. (2008). Molecular analysis of hybridisation between wild and domestic cats (*Felis silvestris*) in Portugal: Implications for conservation. *Conservation Genetics*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9297-z>

- Oliveira, T., Benson, J. F., Thompson, C., & Patterson, B. R. (2020). Resource selection at homesites by wolves and eastern coyotes in a *Canis* hybrid zone. *Ecosphere*, *11*(12), e03320. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3320>
- Onorato, D. P., Cunningham, M. W., Lotz, M., Criffield, M., Shindle, D., Johnson, A., Clemons, B. C. F., Shea, C. P., Roelke-Parker, M. E., Johnson, W. E., McClintock, B. T., Pilgrim, K. L., Schwartz, M. K., & Oli, M. K. (2024). Multi-generational benefits of genetic rescue. *Scientific Reports*, *14*(1), 17519. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-67033-6>
- Oskarsson, M. C. R., Klütsch, C. F. C., Boonyaparakob, U., Wilton, A., Tanabe, Y., & Savolainen, P. (2011). Mitochondrial DNA data indicate an introduction through Mainland Southeast Asia for Australian dingoes and Polynesian domestic dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1730), 967–974. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1395>
- Otis, J.-A., Thornton, D., Rutledge, L., & Murray, D. L. (2017). Ecological niche differentiation across a wolf-coyote hybrid zone in eastern North America. *Diversity and Distributions*, *23*(5), 529–539. <https://doi.org/10.1111/ddi.12543>
- Ottenburghs, J. (2021). The genic view of hybridization in the Anthropocene. *Evolutionary Applications*, *14*(10), 2342–2360. <https://doi.org/10.1111/eva.13223>
- Pantelić, I., Bogdanović, N., Breck, S., & Ćirović, D. (2024). Temporal trends of home range sizes and movement patterns of peri-urban golden jackals in Belgrade, Serbia. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00719-2024>
- Paradiso, J. L. (1968). Canids Recently Collected in East Texas, with Comments on the Taxonomy of the Red Wolf. *The American Midland Naturalist*, *80*(2), 529–534. <https://doi.org/10.2307/2423543>
- Paradiso, J. L., & Nowak, R. M. (1972). *Canis rufus*. *Mammalian Species*, *22*, 1–4. <https://doi.org/10.2307/3503948>
- Patterson, B. R., & Messier, F. (2001). Social Organization and Space Use of Coyotes in Eastern Canada Relative to Prey Distribution and Abundance. *Journal of Mammalogy*, *82*(2), 463–477. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0463:SOASUO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0463:SOASUO>2.0.CO;2)
- Patterson, B. R., & Messier, F. (2003). Age and condition of deer killed by coyotes in Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(11), 1894–1898. <https://doi.org/10.1139/z03-189>

- Paúl, M. J., Layna, J. F., Monterroso, P., & Álvares, F. (2020). Resource Partitioning of Sympatric African Wolves (*Canis lupaster*) and Side-Striped Jackals (*Canis adustus*) in an Arid Environment from West Africa. *Diversity*, *12*(12), Article 12. <https://doi.org/10.3390/d12120477>
- Paulauskas, A., Ražanskė, I., Radzijeuskaja, J., Nugaraitė, D., & Gedminas, V. (2018). The golden jackal *Canis aureus* – a new species in the Baltic countries. *Biologija*, *64*(3), Article 3. <https://doi.org/10.6001/biologija.v64i3.3825>
- Pennec, G. L., Butlin, R. K., Jonsson, P. R., Larsson, A. I., Lindborg, J., Bergström, E., Westram, A. M., & Johannesson, K. (2017). Adaptation to dislodgement risk on wave-swept rocky shores in the snail *Littorina saxatilis*. *PLOS ONE*, *12*(10), e0186901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186901>
- Perini, F. A., Russo, C. a. M., & Schrago, C. G. (2010a). The evolution of South American endemic canids: A history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(2), 311–322. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01901.x>
- Perini, F. A., Russo, C. a. M., & Schrago, C. G. (2010b). The evolution of South American endemic canids: A history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(2), 311–322. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01901.x>
- Perri, A. (2016). A wolf in dog's clothing: Initial dog domestication and Pleistocene wolf variation. *Journal of Archaeological Science*, *68*, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2016.02.003>
- Perry, L. R., Marino, J., & Sillero-Zubiri, C. (2018). Going to the Dogs: Free-Ranging Domestic Dogs Threaten an Endangered Wild Canid through Competitive Interactions. *Journal of Biodiversity & Endangered Species*, *6*(1), 1–7. <https://doi.org/10.4172/2332-2543.1000211>
- Pfennig, K. S., Kelly, A. L., & Pierce, A. A. (2016). Hybridization as a facilitator of species range expansion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1839), 20161329. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1329>
- Phillips, M. (2018). IUCN Red List of Threatened Species: *Canis rufus*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Phillips, M., Boitani, L., & Jhala, Y. (2018). IUCN Red List of Threatened Species: *Canis lupus*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T3746A247624660.en>

- Pierpaoli, M., Birò, Z. S., Herrmann, M., Hupe, K., Fernandes, M., Ragni, B., Szemethy, L., & Randi, E. (2003). Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology*, *12*(10), 2585–2598. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01939.x>
- Pilot, M., Greco, C., vonHoldt, B. M., Randi, E., Jędrzejewski, W., Sidorovich, V. E., Konopiński, M. K., Ostrander, E. A., & Wayne, R. K. (2018). Widespread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids. *Evolutionary Applications*, *11*(5), 662–680. <https://doi.org/10.1111/eva.12595>
- Pilot, M., Moura, A. E., Okhlopkov, I. M., Mamaev, N. V., Manaseryan, N. H., Hayrapetyan, V., Kopaliani, N., Tsingarska, E., Alagaili, A. N., Mohammed, O. B., Ostrander, E. A., & Bogdanowicz, W. (2021). Human-modified canids in human-modified landscapes: The evolutionary consequences of hybridization for grey wolves and free-ranging domestic dogs. *Evolutionary Applications*, *14*(10), 2433–2456. <https://doi.org/10.1111/eva.13257>
- Poelstra, J. W., Vijay, N., Bossu, C. M., Lantz, H., Ryll, B., Müller, I., Baglione, V., Unneberg, P., Wikelski, M., Grabherr, M. G., & Wolf, J. B. W. (2014). The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. *Science*, *344*(6190), 1410–1414. <https://doi.org/10.1126/science.1253226>
- Poessel, S. A., Mock, E. C., & Breck, S. W. (2017). Coyote (*Canis latrans*) diet in an urban environment: Variation relative to pet conflicts, housing density, and season. *Canadian Journal of Zoology*, *95*(4), 287–297. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0029>
- Pohjoismäki, J. L. O., Michell, C., Levänen, R., & Smith, S. (2021). Hybridization with mountain hares increases the functional allelic repertoire in brown hares. *Scientific Reports*, *11*(1), 15771. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95357-0>
- Popova, E., & Zlatanova, D. (2020). Living a dog's life: A putative gray wolf in a feral dog group. *Mammalia*, *84*(2), 115–120. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2019-0010>
- Porto, L. M. V., Etienne, R. S., & Maestri, R. (2023). Evolutionary radiation in canids following continental colonizations. *Evolution*, *77*(4), 971–979. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpaa015>
- Porto, L. M. V., & Machado, A. F. (2025). Phylogenetic Insights Into Canidae Trait Variation Across Continents. *Journal of Biogeography*, *52*(2), 304–312. <https://doi.org/10.1111/jbi.15035>

- Porto, L. M. V., Maestri, R., & Duarte, L. D. S. (2019). Evolutionary relationships among life-history traits in Caninae (Mammalia: Carnivora). *Biological Journal of the Linnean Society*, *128*(2), 311–322. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz069>
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics*, *155*(2), 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Purcell, B. (2010). *Dingo*. Csiro Publishing.
- Pyšková, K., Storch, D., Horáček, I., Kauzál, O., & Pyšek, P. (2016). Golden jackal (*Canis aureus*) in the Czech Republic: The first record of a live animal and its long-term persistence in the colonized habitat. *ZooKeys*, *641*, 151–163. <https://doi.org/10.3897/zookeys.641.10946>
- Radford, C. G., Letnic, M., Fillios, M., & Crowther, M. S. (2012). An assessment of the taxonomic status of wild canids in south-eastern New South Wales: Phenotypic variation in dingoes. *Australian Journal of Zoology*, *60*(2), 73–80. <https://doi.org/10.1071/ZO12006>
- Raichev, E. G., Tsunoda, H., Newman, C., Masuda, R., Georgiev, D. M., & Kaneko, Y. (2013a). The Reliance of the Golden Jackal (*Canis aureus*) on Anthropogenic Foods in winter in Central Bulgaria. *Mammal Study*, *38*(1), 19–27. <https://doi.org/10.3106/041.038.0102>
- Raichev, E. G., Tsunoda, H., Newman, C., Masuda, R., Georgiev, D. M., & Kaneko, Y. (2013b). The Reliance of the Golden Jackal (*Canis aureus*) on Anthropogenic Foods in winter in Central Bulgaria. *Mammal Study*, *38*(1), 19–27. <https://doi.org/10.3106/041.038.0102>
- Randall, D. A., Pollinger, J. P., Argaw, K., Macdonald, D. W., & Wayne, R. K. (2010). Fine-scale genetic structure in Ethiopian wolves imposed by sociality, migration, and population bottlenecks. *Conservation Genetics*, *11*(1), 89–101. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-0005-z>
- Randall, D. A., Williams, S. D., Kuzmin, I. V., Rupprecht, C. E., Tallents, L. A., Tefera, Z., Argaw, K., Shiferaw, F., Knobel, D. L., Sillero-Zubiri, C., & Laurenson, M. K. (2004). Rabies in Endangered Ethiopian Wolves. *Emerging Infectious Diseases*, *10*(12), 2214–2217. <https://doi.org/10.3201/eid1012.040080>
- Randi, E. (2008). Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular Ecology*, *17*(1), 285–293. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03417.x>

- Randi, E., Lucchini, V., Christensen, M. F., Mucci, N., Funk, S. M., Dolf, G., & Loeschcke, V. (2000). Mitochondrial DNA Variability in Italian and East European Wolves: Detecting the Consequences of Small Population Size and Hybridization. *Conservation Biology*, *14*(2), 464–473. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98280.x>
- Reich, D. E., Wayne, R. K., & Goldstein, D. B. (1999). Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves. *Molecular Ecology*, *8*(1), 139–144. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00514.x>
- Rhymer, J. M., & Simberloff, D. (1996). Extinction by Hybridization and Introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *27*, 83–109.
- Ritchie, E. G., Elmhagen, B., Glen, A. S., Letnic, M., Ludwig, G., & McDonald, R. A. (2012). Ecosystem restoration with teeth: What role for predators? *Trends in Ecology & Evolution*, *27*(5), 265–271. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.01.001>
- Roberts, D. G., Gray, C. A., West, R. J., & Ayre, D. J. (2010). Marine genetic swamping: Hybrids replace an obligately estuarine fish. *Molecular Ecology*, *19*(3), 508–520. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04501.x>
- Roy, M. S., Geffen, E., Smith, D., Ostrander, E. A., & Wayne, R. K. (1994). Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Molecular Biology and Evolution*, *11*(4), 553–570. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040137>
- Roy, M. S., Geffen, E., Smith, D., & Wayne, R. K. (1996). Molecular Genetics of Pre-1940 Red Wolves. *Conservation Biology*, *10*(5), 1413–1424.
- Rueness, E. K., Asmyhr, M. G., Sillero-Zubiri, C., Macdonald, D. W., Bekele, A., Atickem, A., & Stenseth, N. C. (2011). The Cryptic African Wolf: *Canis aureus lupaster* Is Not a Golden Jackal and Is Not Endemic to Egypt. *PLOS ONE*, *6*(1), e16385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016385>
- Russell, T., Cullingham, C., Kommadath, A., Stothard, P., Herbst, A., & Coltman, D. (2019). Development of a Novel Mule Deer Genomic Assembly and Species-Diagnostic SNP Panel for Assessing Introgression in Mule Deer, White-Tailed Deer, and Their Interspecific Hybrids. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, *9*(3), 911–919. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200838>

- Rutledge, L. Y., Desy, G., Fryxell, J. M., Middel, K., White, B. N., & Patterson, B. R. (2017). Patchy distribution and low effective population size raise concern for an at-risk top predator. *Diversity and Distributions*, 23(1), 79–89. <https://doi.org/10.1111/ddi.12496>
- Rutledge, L. Y., Devillard, S., Boone, J. Q., Hohenlohe, P. A., & White, B. N. (2015). RAD sequencing and genomic simulations resolve hybrid origins within North American *Canis*. *Biology Letters*, 11(7), 20150303. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0303>
- Rutledge, L. Y., Patterson, B. R., Mills, K. J., Loveless, K. M., Murray, D. L., & White, B. N. (2010). Protection from harvesting restores the natural social structure of eastern wolf packs. *Biological Conservation*, 143(2), 332–339. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.017>
- Rutledge, L. Y., Wilson, P. J., Klütsch, C. F. C., Patterson, B. R., & White, B. N. (2012). Conservation genomics in perspective: A holistic approach to understanding *Canis* evolution in North America. *Biological Conservation*, 155, 186–192. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.05.017>
- Sacks, B. N., Brown, S. K., Stephens, D., Pedersen, N. C., Wu, J.-T., & Berry, O. (2013). Y Chromosome Analysis of Dingoes and Southeast Asian Village Dogs Suggests a Neolithic Continental Expansion from Southeast Asia Followed by Multiple Austronesian Dispersals. *Molecular Biology and Evolution*, 30(5), 1103–1118. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst027>
- Sacks, B. N., Mitchell, K. J., Quinn, C. B., Hennelly, L. M., Sinding, M.-H. S., Statham, M. J., Preckler-Quisquater, S., Fain, S. R., Kistler, L., Vanderzwan, S. L., Meachen, J. A., Ostrander, E. A., & Frantz, L. A. F. (2021). Pleistocene origins, western ghost lineages, and the emerging phylogeographic history of the red wolf and coyote. *Molecular Ecology*, 30(17), 4292–4304. <https://doi.org/10.1111/mec.16048>
- Saleh, M., Younes ,Mahmoud, Sarhan ,Moustafa, & and Abdel-Hamid, F. (2018). Melanism and coat colour polymorphism in the Egyptian Wolf *Canis lupaster* Hemprich & Ehrenberg (Carnivora: Canidae) from Egypt. *Zoology in the Middle East*, 64(3), 195–206. <https://doi.org/10.1080/09397140.2018.1475117>
- Šálek, M., Červinka, J., Banea, O. C., Krofel, M., Čirović, D., Selanec, I., Penezić, A., Grill, S., & Riegert, J. (2014). Population densities and habitat use of the golden jackal (*Canis aureus*) in farmlands across the Balkan Peninsula. *European Journal of Wildlife Research*, 60(2), 193–200. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0765-0>

- Salvatori, V., Donfrancesco, V., Trouwborst, A., Boitani, L., Linnell, J. D. C., Alvares, F., Åkesson, M., Balys, V., Blanco, J. C., Chiriac, S., Cirovic, D., Groff, C., Guinot-Ghestem, M., Huber, D., Kojola, I., Kusak, J., Kutal, M., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., ... Ciucci, P. (2020). European agreements for nature conservation need to explicitly address wolf-dog hybridisation. *Biological Conservation*, 248, 108525. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108525>
- Salvatori, V., Godinho, R., Braschi, C., Boitani, L., & Ciucci, P. (2019). High levels of recent wolf × dog introgressive hybridization in agricultural landscapes of central Italy. *European Journal of Wildlife Research*, 65(5), 73. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1313-3>
- Sarabia, C., Salado, I., Fernández-Gil, A., vonHoldt, B. M., Hofreiter, M., Vilà, C., & Leonard, J. A. (2025). Potential Adaptive Introgression From Dogs in Iberian Grey Wolves (*Canis lupus*). *Molecular Ecology*, e17639. <https://doi.org/10.1111/mec.17639>
- Savolainen, P., Leitner, T., Wilton, A. N., Matisoo-Smith, E., & Lundeberg, J. (2004). A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(33), 12387–12390. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401814101>
- Savolainen, P., Zhang, Y., Luo, J., Lundeberg, J., & Leitner, T. (2002). Genetic Evidence for an East Asian Origin of Domestic Dogs. *Science*, 298(5598), 1610–1613. <https://doi.org/10.1126/science.1073906>
- Schwartz, M. K., Pilgrim, K. L., McKelvey, K. S., Lindquist, E. L., Claar, J. J., Loch, S., & Ruggiero, L. F. (2004). Hybridization Between Canada Lynx and Bobcats: Genetic Results and Management Implications. *Conservation Genetics*, 5(3), 349–355. <https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000031141.47148.8b>
- Sears, H. J., Theberge, J. B., Theberge, M. T., Thornton, I., & Campbell, G. D. (2003). Landscape Influence on *Canis* Morphological and Ecological Variation in a Coyote-Wolf *C. lupus* × *latrans* Hybrid Zone, Southeastern Ontario. *The Canadian Field-Naturalist*, 117(4), Article 4. <https://doi.org/10.22621/cfn.v117i4.828>
- Sebsibe, I. (2022). Humans-livestock predators conflict in the Central and Eastern Part of Bale Mountains National Park, Ethiopia. *BMC Ecology and Evolution*, 22(1), Article 1. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02065-y>

- Seehausen, O. (2004). Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(4), 198–207. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003>
- Senn, H. V., & Pemberton, J. M. (2009). Variable extent of hybridization between invasive sika (Cervus nippon) and native red deer (C. elaphus) in a small geographical area. *Molecular Ecology*, 18(5), 862–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04051.x>
- Shores, C. R., Dellinger, J. A., Newkirk, E. S., Kachel, S. M., & Wirsing, A. J. (2019). Mesopredators change temporal activity in response to a recolonizing apex predator. *Behavioral Ecology*, 30(5), 1324–1335. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz080>
- Sillero-Zubiri, C., Gotteli, G. ., Marino, D. ., Randall, J. ., Tallents, L. & Macdonald P. W. (2011). Ecology and reproduction strategy of an Afroalpine specialist: Ethiopian wolves in the Bale mountain. *Walia*, 2011(Special), 61–79. https://doi.org/10.10520/AJA00837059_138
- Sillero-Zubiri, C., & Gotteli, D. (1995). Diet and Feeding Behavior of Ethiopian Wolves (Canis simensis). *Journal of Mammalogy*, 76(2), 531–541. <https://doi.org/10.2307/1382361>
- Sillero-Zubiri, C., King, A. A., & Macdonald, D. W. (1996). Rabies and Mortality in Ethiopian Wolves (canis Simensis). *Journal of Wildlife Diseases*, 32(1), 80–86. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-32.1.80>
- Sillero-Zubiri, C., & Marino, J. (2011). IUCN Red List of Threatened Species: Canis simensis. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T3748A10051312.en>
- Sillero-Zubiri, C., Marino, J., Gordon, C. H., Bedin, E., Hussein, A., Regassa, F., Banyard, A., & Fooks, A. R. (2016). Feasibility and efficacy of oral rabies vaccine SAG2 in endangered Ethiopian wolves. *Vaccine*, 34(40), 4792–4798. <https://doi.org/10.1016/j.vaccine.2016.08.021>
- Sillero-Zubiri, C., Tattersall, F. H., & Macdonald, D. W. (1995). Bale Mountains rodent communities and their relevance to the Ethiopian wolf (Canis simensis). *African Journal of Ecology*, 33(4), 301–320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1995.tb01041.x>
- Silvestro, D., Antonelli, A., Salamin, N., & Quental, T. B. (2015). The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(28), 8684–8689. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502803112>

- Smetanová, M., Bolfíková, B. Č., Randi, E., Caniglia, R., Fabbri, E., Galaverni, M., Kutal, M., & Hulva, P. (2015). From Wolves to Dogs, and Back: Genetic Composition of the Czechoslovakian Wolfdog. *PLOS ONE*, *10*(12), e0143807. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143807>
- Smith, B. (2015). *The Dingo Debate: Origins, Behaviour and Conservation*. CSIRO Publishing.
- Smith, B., Cairns, K., Adams, J., Newsome, T., Fillios, M., Déaux, E., Parr, W., Letnic, M., Van Eeden, L., Appleby, R., Bradshaw, C., Savolainen, P., Ritchie, E., Nimmo, D., Archer-Lean, C., Greenville, A., Dickman, C., Watson, L., Moseby, K., & Crowther, M. (2019). Taxonomic status of the Australian dingo: The case for *Canis dingo* Meyer, 1793. *Zootaxa*, *4564*, 173–197. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4564.1.6>
- Smith, B. P., & Litchfield, C. A. (2009). A Review of the Relationship between Indigenous Australians, Dingoes (*Canis dingo*) and Domestic Dogs (*Canis familiaris*). *Anthrozoös*, *22*(2), 111–128. <https://doi.org/10.2752/175303709X434149>
- Smith, B., & Vague, A.-L. (2017). The denning behaviour of dingoes (*Canis dingo*) living in a human-modified environment. *Australian Mammalogy*, *39*, 161–168. <https://doi.org/10.1071/AM16027>
- Souilmi, Y., Wasef, S., Williams, M. P., Conroy, G., Bar, I., Bover, P., Dann, J., Heiniger, H., Llamas, B., Ogbourne, S., Archer, M., Ballard, J. W. O., Reed, E., Tobler, R., Koungoulos, L., Walshe, K., Wright, J. L., Balme, J., O'Connor, S., ... Mitchell, K. J. (2024). Ancient genomes reveal over two thousand years of dingo population structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *121*(30), e2407584121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2407584121>
- Sparkman, A. M., Adams, J., Beyer, A., Steury, T. D., Waits, L., & Murray, D. L. (2010). Helper effects on pup lifetime fitness in the cooperatively breeding red wolf (*Canis rufus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1710), 1381–1389. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1921>
- Sparkman, A. M., Adams, J. R., Steury, T. D., Waits, L. P., & Murray, D. L. (2012). Pack social dynamics and inbreeding avoidance in the cooperatively breeding red wolf. *Behavioral Ecology*, *23*(6), 1186–1194. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars099>
- Stankowski, S., Shipilina, D., & Westram, A. (2021a). *Hybrid Zones* (Vol. 2, pp. 1–12). <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0029355>
- Stankowski, S., Shipilina, D., & Westram, A. M. (2021b). Hybrid Zones. In *eLS* (pp. 1–12). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0029355>

- Stephens, D., Wilton, A. N., Fleming, P. J. S., & Berry, O. (2015). Death by sex in an Australian icon: A continent-wide survey reveals extensive hybridization between dingoes and domestic dogs. *Molecular Ecology*, *24*(22), 5643–5656. <https://doi.org/10.1111/mec.13416>
- Stoyanov, S. (2012). *Golden jackal (Canis aureus) in Bulgaria. Current status, distribution, demography and diet.*
- Stronen, A. V., Bartol, M., Boljte, B., Jelenčič, M., Kos, I., Potočnik, H., Skrbinšek, A. M., Skrbinšek, T., & Konec, M. (2020). “Passive surveillance” across species with cross-amplifying molecular markers: The potential of wolf (*Canis lupus*) genetic monitoring in tracking golden jackal (*C. aureus*) colonization and hybridization. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, *31*(1), 74–76. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00259-2019>
- Stronen, A. V., Tessier, N., Jolicoeur, H., Paquet, P. C., Hénault, M., Villemure, M., Patterson, B. R., Sallows, T., Goulet, G., & Lapointe, F.-J. (2012). Canid hybridization: Contemporary evolution in human-modified landscapes. *Ecology and Evolution*, *2*(9), 2128–2140. <https://doi.org/10.1002/ece3.335>
- Stull, G. W., Pham, K. K., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2023). Deep reticulation: The long legacy of hybridization in vascular plant evolution. *The Plant Journal*, *114*(4), 743–766. <https://doi.org/10.1111/tpj.16142>
- Sykes, N. (2004). The Introduction of Fallow Deer to Britain: A Zooarchaeological Perspective. *Environmental Archaeology*, *9*(1), 75–83. <https://doi.org/10.1179/env.2004.9.1.75>
- Tangredi, B. P., & Lawler, D. F. (2024). How does evolutionary evaluation illuminate body size among canids? *American Journal of Veterinary Research*, *85*(4). <https://doi.org/10.2460/ajvr.23.10.0248>
- Tatler, J., Prowse, T. A. A., Roshier, D. A., Allen, B. L., & Cassey, P. (2019). Resource pulses affect prey selection and reduce dietary diversity of dingoes in arid Australia. *Mammal Review*, *49*(3), 263–275. <https://doi.org/10.1111/mam.12157>
- Taylor, S. A., White, T. A., Hochachka, W. M., Ferretti, V., Curry, R. L., & Lovette, I. (2014). Climate-Mediated Movement of an Avian Hybrid Zone. *Current Biology*, *24*(6), 671–676. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.069>

- Tedford, R. H., Wang, X., & Taylor, B. E. (2009). Phylogenetic Systematics of the North American Fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2009(325), 1–218. <https://doi.org/10.1206/574.1>
- Thalmann, O., Shapiro, B., Cui, P., Schuenemann, V. J., Sawyer, S. K., Greenfield, D. L., Germonpré, M. B., Sablin, M. V., López-Giráldez, F., Domingo-Roura, X., Napierala, H., Uerpmann, H.-P., Loponte, D. M., Acosta, A. A., Giemsch, L., Schmitz, R. W., Worthington, B., Buikstra, J. E., Druzhkova, A., ... Wayne, R. K. (2013). Complete Mitochondrial Genomes of Ancient Canids Suggest a European Origin of Domestic Dogs. *Science*, 342(6160), 871–874. <https://doi.org/10.1126/science.1243650>
- Todesco, M., Pascual, M. A., Owens, G. L., Ostevik, K. L., Moyers, B. T., Hübner, S., Heredia, S. M., Hahn, M. A., Caseys, C., Bock, D. G., & Rieseberg, L. H. (2016). Hybridization and extinction. *Evolutionary Applications*, 9(7), 892–908. <https://doi.org/10.1111/eva.12367>
- Torres, R. T., Ferreira, E., Rocha, R. G., & Fonseca, C. (2017). Hybridization between wolf and domestic dog: First evidence from an endangered population in central Portugal. *Mammalian Biology*, 86, 70–74. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.05.001>
- Trbojević, I., Trbojević, T., Malešević, D., & Krofel, M. (2018). The golden jackal (*Canis aureus*) in Bosnia and Herzegovina: Density of territorial groups, population trend and distribution range. *Mammal Research*, 63(3), 341–348. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0365-1>
- Twardek, W. M., Peiman, K. S., Gallagher, A. J., & Cooke, S. J. (2017). Fido, Fluffy, and wildlife conservation: The environmental consequences of domesticated animals. *Environmental Reviews*, 25(4), 381–395. <https://doi.org/10.1139/er-2016-0111>
- Twyford, A. D., & Ennos, R. A. (2012). Next-generation hybridization and introgression. *Heredity*, 108(3), 179–189. <https://doi.org/10.1038/hdy.2011.68>
- USFWS. (2024). *Eastern North Carolina Red Wolf Population Release Plan*. United States Fish and Wildlife Service. <https://www.fws.gov/media/eastern-north-carolina-red-wolf-population-release-plan-2024-2025>
- Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C., & Torres, R. T. (2020). Overabundant wild ungulate populations in Europe: Management with consideration of socio-ecological consequences. *Mammal Review*, 50(4), 353–366. <https://doi.org/10.1111/mam.12202>

- Väli, Ü., Dombrovski, V., Treinys, R., Bergmanis, U., Daróczy, S. J., Dravecky, M., Ivanovski, V., Lontkowski, J., Maciorowski, G., Meyburg, B.-U., Mizera, T., Zeitz, R., & Ellegren, H. (2010). Widespread hybridization between the Greater Spotted Eagle *Aquila clanga* and the Lesser Spotted Eagle *Aquila pomarina* (Aves: Accipitriformes) in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, *100*(3), 725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01455.x>
- van der Sluijs, I., Gray, S. M., Amorim, M. C. P., Barber, I., Candolin, U., Hendry, A. P., Krahe, R., Maan, M. E., Utne-Palm, A. C., Wagner, H.-J., & Wong, B. B. M. (2011). Communication in troubled waters: Responses of fish communication systems to changing environments. *Evolutionary Ecology*, *25*(3), 623–640. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9450-x>
- Vanak, A. T., & Gompper, M. E. (2009a). Dietary Niche Separation between Sympatric Free-Ranging Domestic Dogs and Indian Foxes in Central India. *Journal of Mammalogy*, *90*(5), 1058–1065. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-107.1>
- Vanak, A. T., & Gompper, M. E. (2009b). Dogs *Canis familiaris* as carnivores: Their role and function in intraguild competition. *Mammal Review*, *39*(4), 265–283. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2009.00148.x>
- Vanak, A. T., & Gompper, M. E. (2009c). Dogs *Canis familiaris* as carnivores: Their role and function in intraguild competition. *Mammal Review*, *39*(4), 265–283. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2009.00148.x>
- Verardi, A., Lucchini, V., & Randi, E. (2006). Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis. *Molecular Ecology*, *15*(10), 2845–2855. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02995.x>
- Vernes, K., Dennis, A., & Winter, J. (2001). Mammalian Diet and Broad Hunting Strategy of the Dingo (*Canis familiaris dingo*) in the Wet Tropical Rain Forests of Northeastern Australia. *Biotropica*, *33*(2), 339–345. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00185.x>
- Vilà, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, R. L., Crandall, K. A., Lundeberg, J., & Wayne, R. K. (1997a). Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*, *276*(5319), 1687–1689. Scopus. <https://doi.org/10.1126/science.276.5319.1687>

- Vilà, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, R. L., Crandall, K. A., Lundeberg, J., & Wayne, R. K. (1997b). Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science (New York, N.Y.)*, *276*(5319), 1687–1689. <https://doi.org/10.1126/science.276.5319.1687>
- Vilà, C., Walker, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad, Ø., Andersone, Z., Casulli, A., Kojola, I., Valdmann, H., Halverson, J., & Ellegren, H. (2003). Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf–dog hybrids. *Heredity*, *90*(1), 17–24. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800175>
- Vilaça, S. T., Donaldson, M. E., Benazzo, A., Wheeldon, T. J., Vizzari, M. T., Bertorelle, G., Patterson, B. R., & Kyle, C. J. (2023). Tracing Eastern Wolf Origins From Whole-Genome Data in Context of Extensive Hybridization. *Molecular Biology and Evolution*, *40*(4), msad055. <https://doi.org/10.1093/molbev/msad055>
- Viranta, S., Atickem, A., Werdelin, L., & Stenseth, N. Chr. (2017). Rediscovering a forgotten canid species. *BMC Zoology*, *2*(1), 6. <https://doi.org/10.1186/s40850-017-0015-0>
- Voigt, D. R., Kolenosky, G. B., & Pimlott, D. H. (1976). Changes in Summer Foods of Wolves in Central Ontario. *The Journal of Wildlife Management*, *40*(4), 663–668. <https://doi.org/10.2307/3800561>
- vonHoldt, B. M., Cahill, J. A., Fan, Z., Gronau, I., Robinson, J., Pollinger, J. P., Shapiro, B., Wall, J., & Wayne, R. K. (2016). Whole-genome sequence analysis shows that two endemic species of North American wolf are admixtures of the coyote and gray wolf. *Science Advances*, *2*(7), e1501714. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501714>
- vonHoldt, B. M., Pollinger, J. P., Earl, D. A., Knowles, J. C., Boyko, A. R., Parker, H., Geffen, E., Pilot, M., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Sidorovich, V., Greco, C., Randi, E., Musiani, M., Kays, R., Bustamante, C. D., Ostrander, E. A., Novembre, J., & Wayne, R. K. (2011). A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids. *Genome Research*, *21*(8), 1294–1305. <https://doi.org/10.1101/gr.116301.110>
- vonHoldt, B. M., Pollinger, J. P., Lohmueller, K. E., Han, E., Parker, H. G., Quignon, P., Degenhardt, J. D., Boyko, A. R., Earl, D. A., Auton, A., Reynolds, A., Bryc, K., Brisbin, A., Knowles, J. C., Mosher, D. S., Spady, T. C., Elkahouloun, A., Geffen, E., Pilot, M., ... Wayne, R. K. (2010). Genome-wide SNP

- and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature*, 464(7290), 898–902. <https://doi.org/10.1038/nature08837>
- Wang, X., & Tedford, R. (2008). *Dogs: Their Fossil Relatives and Evolutionary History*. Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/wang13528>
- Ward, J. L., & Blum, M. J. (2012). Exposure to an environmental estrogen breaks down sexual isolation between native and invasive species. *Evolutionary Applications*, 5(8), 901–912. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00283.x>
- Ward, J. L., Blum, M. J., Walters, D. M., Porter, B. A., Burkhead, N., & Freeman, B. (2012). Discordant introgression in a rapidly expanding hybrid swarm. *Evolutionary Applications*, 5(4), 380–392. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00249.x>
- Ward, J. N., Hinton, J. W., Johannsen, K. L., Karlin, M. L., Miller, K. V., & Chamberlain, M. J. (2018). Home range size, vegetation density, and season influences prey use by coyotes (*Canis latrans*). *PLOS ONE*, 13(10), e0203703. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203703>
- Ward, T. J., Bielawski, J. P., Davis, S. K., Templeton, J. W., & Derr, J. N. (1999). Identification of domestic cattle hybrids in wild cattle and bison species: A general approach using mtDNA markers and the parametric bootstrap. *Animal Conservation*, 2(1), 51–57. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.1999.tb00048.x>
- Way, J. G. (2007). A Comparison of Body Mass of *Canis latrans* (Coyotes) Between Eastern and Western North America. *Northeastern Naturalist*, 14(1), 111–124. [https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2007\)14\[111:ACOBMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2007)14[111:ACOBMO]2.0.CO;2)
- Way, J. G., & Lynn, W. S. (2016). Northeastern coyote/coywolf taxonomy and admixture: A meta-analysis. *Canid Biology & Conservation*, 19(1): 1-7. http://www.canids.org/CBC/19/northeastern_coyote_taxonomy.pdf
- Wayne, R. K., & Jenks, S. (1991). Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. *Nature*, 351, 565–568. <https://doi.org/10.1038/351565a0>
- Wayne, R. K., & vonHoldt, B. M. (2012). Evolutionary genomics of dog domestication. *Mammalian Genome*, 23(1), 3–18. <https://doi.org/10.1007/s00335-011-9386-7>

- Weeks, A. R., Kriesner, P., Bartonicek, N., van Rooyen, A., Cairns, K. M., & Ahrens, C. W. (2025). Genetic structure and common ancestry expose the dingo-dog hybrid myth. *Evolution Letters*, 9(1), 1–12. <https://doi.org/10.1093/evlett/qrae057>
- Westram, A. M., Rafajlović, M., Chaube, P., Faria, R., Larsson, T., Panova, M., Ravinet, M., Blomberg, A., Mehlig, B., Johannesson, K., & Butlin, R. (2018). Clines on the seashore: The genomic architecture underlying rapid divergence in the face of gene flow. *Evolution Letters*, 2(4), 297–309. <https://doi.org/10.1002/evl3.74>
- Wheeldon, T. J., Patterson, B. R., & White, B. N. (2010). Sympatric wolf and coyote populations of the western Great Lakes region are reproductively isolated. *Molecular Ecology*, 19(20), 4428–4440. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04818.x>
- Wheeldon, T., & White, B. N. (2008). Genetic analysis of historic western Great Lakes region wolf samples reveals early *Canis lupus/lycaon* hybridization. *Biology Letters*, 5(1), 101–104. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0516>
- Whitehouse, S. J. O. (1977). The Diet of the Dingo in Western Australia. *Wildlife Research*, 4(2), 145–150. <https://doi.org/10.1071/wr9770145>
- Wierzbowska, I. A., Hędrzak, M., Popczyk, B., Okarma, H., & Crooks, K. R. (2016a). Predation of wildlife by free-ranging domestic dogs in Polish hunting grounds and potential competition with the grey wolf. *Biological Conservation*, 201, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.016>
- Wierzbowska, I. A., Hędrzak, M., Popczyk, B., Okarma, H., & Crooks, K. R. (2016b). Predation of wildlife by free-ranging domestic dogs in Polish hunting grounds and potential competition with the grey wolf. *Biological Conservation*, 201, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.016>
- Willig, M. R., Presley, S. J., Bloch, C. P., Hice, C. L., Yanoviak, S. P., Díaz, M. M., Chauca, L. A., Pacheco, V., & Weaver, S. C. (2007). Phyllostomid Bats of Lowland Amazonia: Effects of Habitat Alteration on Abundance. *Biotropica*, 39(6), 737–746. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00322.x>
- Wilson, P. J., Grewal, S., Lawford, I. D., Heal, J. N., Granacki, A. G., Pennock, D., Theberge, J. B., Theberge, M. T., Voigt, D. R., Waddell, W., Chambers, R. E., Paquet, P. C., Goulet, G., Cluff, D., & White, B. N. (2000). DNA profiles of the eastern Canadian wolf and the red wolf provide evidence

- for a common evolutionary history independent of the gray wolf. *Canadian Journal of Zoology*, 78(12), 2156–2166. <https://doi.org/10.1139/z00-158>
- Wilson, P. J., Rutledge, L. Y., Wheeldon, T. J., Patterson, B. R., & White, B. N. (2012). Y-chromosome evidence supports widespread signatures of three-species anis hybridization in eastern North America. *Ecology and Evolution*, 2(9), 2325–2332. <https://doi.org/10.1002/ece3.301>
- Wirsing, A. J., & Newsome, T. M. (2021). Scavenging Effects of Large Canids. *Integrative and Comparative Biology*, 61(1), 117–131. <https://doi.org/10.1093/icb/icab012>
- Woodall, P. F., Pavlov, P., & Twyford, K. L. (1996). Dingoes in Queensland, Australia: Skull dimensions and the identity of wild canids. *Wildlife Research*, 23(5), 581–587. <https://doi.org/10.1071/wr9960581>
- Woods, M., McDonald, R. A., & Harris, S. (2003). Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review*, 33(2), 174–188. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00017.x>
- Yihune, M., & Bekele, A. (2014). Feeding ecology of the Ethiopian wolf in the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 52(4), 484–490. <https://doi.org/10.1111/aje.12150>
- Yirga, G., Leirs, H., De Iongh, H. H., Asmelash, T., Gebrehiwot, K., Vos, M., & Bauer, H. (2017). Densities of spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) and African golden wolf (*Canis anthus*) increase with increasing anthropogenic influence. *Mammalian Biology*, 85, 60–69. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.02.004>
- Yusefi, G. H., Godinho, R., Khalatbari, L., Broomand, S., Fahimi, H., Martínez-Freiría, F., & Alvares, F. (2021). Habitat use and population genetics of golden jackals in Iran: Insights from a generalist species in a highly heterogeneous landscape. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(7), 1503–1515. <https://doi.org/10.1111/jzs.12519>
- Zalewski, A., Michalska-Parda, A., Bartoszewicz, M., Kozakiewicz, M., & Brzeziński, M. (2010). Multiple introductions determine the genetic structure of an invasive species population: American mink *Neovison vison* in Poland. *Biological Conservation*, 143(6), 1355–1363. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.009>

- Zhang, S., Wang, G.-D., Ma, P., Zhang, L., Yin, T.-T., Liu, Y., Otecko, N. O., Wang, M., Ma, Y., Wang, L., Mao, B., Savolainen, P., & Zhang, Y. (2020). Genomic regions under selection in the feralization of the dingoes. *Nature Communications*, *11*(1), 671. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14515-6>
- Zlatanova, D., Ahmed, A., Vlasseva, A., & Genov, P. (2014). Adaptive Diet Strategy of the Wolf (*Canis lupus* L.) in Europe: A Review. *Acta Zoologica Bulgarica*, *66*, 439–452.
- Zrzavý, J., Duda, P., Robovský, J., Okřínová, I., & Pavelková Řičánková, V. (2018). Phylogeny of the Caninae (Carnivora): Combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoologica Scripta*, *47*(4), 373–389. <https://doi.org/10.1111/zsc.12293>
- Zurano, J. P., Martinez, P. A., Canto-Hernandez, J., Montoya-Burgos, J. I., & Costa, G. C. (2017). Morphological and ecological divergence in South American canids. *Journal of Biogeography*, *44*(4), 821–833. <https://doi.org/10.1111/jbi.12984>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Hanna Kirsipuu ,
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

Hübriidiseerumine perekonnas Koer (*Canis*) ,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja(d) on Maris Hindrikson ja Kirke Raidmets ,
(*juhendaja nimi*)

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;

2. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commonsi litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
4. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Hanna Kirsipuu
26.05.2025