

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Eleonore Susi

**Hallhundi (*Canis lupus*) leviku ja geneetilise
mitmekesisuse globaalsed muutused Pleistotseenist
tänapäevani**

Bakalaureusetöö

Juhendaja Urmas Saarma

Tartu 2020

Sisukord

Abstrakt	3
Abstract.....	3
Sissejuhatus	4
2. Hallhundi (<i>Canis lupus</i>) eellased.....	5
3. Materjalid ja meetodid.....	8
4. Pleistotseeni kaardid	9
4.1 Hallhundi leiud Euroopas	9
4.2 Hallhundi leiud Aasias	10
4.3 Hallhundi leiud Põhja-Ameerikas.....	12
4.4 Hallhundi geneetiliste liinide levik Pleistotseenis	13
5. Hallhundi levik tänapäeval	14
5.1 Hallhundi haplotüüpide levik Euroopas	14
5.2 Hallhundi haplotüüpide levik Aasias	15
5.3 Hallhundi haplotüüpide levik Põhja-Ameerikas.....	18
6. Pleistotseeni hallhundi leviku võrdlus tänapäevaga	19
6.1 Euroopa võrdlus Pleistotseeni ja tänapäevaga	19
6.2 Aasia võrdlus Pleistotseeni ja tänapäevaga	20
6.3 Põhja-Ameerika võrdlus Pleistotseeni ja tänapäevaga	20
Kokkuvõte	22
Summary.....	23
Kasutatud kirjandus	24
Lisa 1	29

Abstrakt

Kliimaatilised muutused ajas mõjutavad tugevalt liikide arengut ja levikut maailmas. Viimane jääaeg Pleistotseenis oli katsumuseks mitmetele liikidele. Paljud liigid kadusid täielikult, kes ei suutnud kohaneda uute karmide tingimustega. Liigid, mis elasid näiliselt jääaja üle, kaotasid siiski palju geneetilisel tasandil. Perekonna *Canis* liike peetakse väga laia ökonišiga oportunistideks, mis on võimaldanud hallhundil (*Canis lupus*) nii laialdaselt levida. Antud töö eesmärk on anda ülevaade hallhundi (*Canis lupus*) leviku ja geneetilise mitmekesisuse globaalsetest muutustest Pleistotseenist tänapäevani. Pleistotseeni leiukohtade kaardistamisel ilmneseid kindlad mustrid, mis langesid kokku teadaolevate refuugiumitega. Erinevates piirkondades esines hallhunt erinevate ökomorfidenä, kuid levinud oli haplogrupp 2. Peale jääaega suuremad spetsialiseerunud ökomorfid kadusid. Muutusi on näha ka haplogruppides. Ülekaalukalt levinud haplogrupp 2 on taandunud isoleeritud aladele ning levinud on haplogrupp 1. Pleistotseenist tänapäevani on näha, et Aasia on hallhundi leviku keskuseks ning on tugevalt mõjutanud liigi arengut ja geneetilist mitmekesisust.

Abstract

Changes in climate have had an immense impact on the development and distribution of species. The last Ice Age in Pleistocene influenced many species. Many species disappeared as they couldn't adapt to the new harsh environment. Species that seemingly survived, still lost a lot in genetics. Genus *Canis* is known for being very opportunistic which has helped the grey wolf to spread across the world. The aim of this work is to give an overview of distribution and genetic diversity changes in grey wolf (*Canis lupus*) from Pleistocene to today. Mapping Pleistocene findings revealed certain patterns that aligned with known refugia. Many grey wolf ecomorphs existed across the world, but genetically haplogroup 2 dominated. After the Ice Age bigger and more specialised ecomorphs disappeared and major changes occurred in population genetics. Today haplogroup 1 has taken over and haplogroup 2 can only be found in some isolated populations. Asia has turned out to be an essential center for grey wolf distribution across the world and has strongly affected the population genetics.

Sissejuhatus

Kliimaatilised muutused on läbi aegade väga tugevalt mõjutanud hallhundi populatsioonide kujunemist erinevates piirkondades. Viimase jääaja maksimumi perioodil ~23 000 - 16 000 aastat tagasi oli suur osa Euraasia ja Põhja-Ameerika maismaast kaetud mandrijääga ja kliima palju jahedam kui tänapäeval. Selle tulemusel kadusid paljud liigid, kes ei suutnud uute karmimate tingimustega kohaneda. Liigid, kes suutsid kohaneda, liikusid soojematele aladele ning olid surutud refuugiumitesse. Refuugium on ala, mis oli mandrijääst vaba ja sealsed kliimatingimused olid mõnele loomarühmale (imetajad, kiskjad, selgrootud) soodsamad kui mujal. Pärast mandrijää taandumist jääaja lõpus olid just refuugiumites elanud isendid aluseks liigi levikule uutele aladele.

Perekonna *Canis* liike peetakse väga laia ökonišiga oportunistideks, mis on võimaldanud näiteks hallhundil (*Canis lupus*; edaspidi hunt) nii laialdaselt levida. Hunt kujunes liigina välja enne viimast jääaega ja suutis pärast jääaja lõppu kiirelt asustada uued alad. Sellegipoolest oli viimasel jääajal tugev mõju hundi arvukusele ja geneetilisele mitmekesisusele. Kui veel mõned sajandid tagasi ulatus hundi levila üle suurema osa Euraasiast ja Põhja-Ameerikast, siis intensiivse küttimise (paiguti ka totaalse hävitamise) tagajärjel on hundi levila tänaseks päevaks vähenenud enam kui kolmandiku võrra.

Viimase paarisaja aasta jooksul täheldatud üleilmse hundipopulatsioonide arvukuse langus või populatsioonide täielik kadumine tõid kaasa ulatusliku liigikaitseprogrammide käivitamise populatsioonide kaitseks ja taastamiseks. Hundi efektiivsemaks kaitseks ja ohjamiseks on äärmiselt olulised teadmised nende populatsioonidest, sh. geneetilisest mitmekesisusest, geenivoolust eri piirkondade vahel ja hübriidiseerimisest koertega. Sellekohased teadmised on siiani paraku kesised, sest uuritud on peamiselt hundipopulatsioone üksikutes riikides, kuid hundipopulatsioonide kohta puudub tänini terviklik ülevaade, mis raskendab piiriülest hundi kaitset. Paremad teadmised populatsioonide geneetilisest sugulusest võimaldaks ka reintrodutseerimisel kasutada geneetiliselt võimalikult lähedasi populatsioone.

Antud töö eesmärk on anda ülevaade hallhundi (*Canis lupus*) leviku ja geneetilise mitmekesisuse globaalsetest muutustest Pleistotseenist tänapäevani. Ajaloolise leviku koostamisel on kaardistatud Pleistotseeni aegsed leiud, mis on tuvastatud kui *Canis lupus*. Lisaks on kasutatud mitokondriaalse DNA (edaspidi mtDNA) põhjal tehtud teadustöid, et näidata erinevate haplotüüpide ja haplogruppide paiknemist viimasel jääajal ja tänapäeval, mis võimaldab järeldusi teha isendite liikumise kohta läbi aegade.

2. Hallhundi (*Canis lupus*) eellased

Hallhundi kuulub kiskjaliste seltsi (Carnivora) sugukonda koerlased (Canidae). Sugukonna ajalugu ulatub tagasi varajasse Oligotseeni. Koerlaste sugukond jagunes kolmeks alamsugukonnaks: Caninae, Borophaginae ja Hesperocyoninae. Viimased kaks on tänaseks välja surnud. Alamsugukonda Caninae kuuluvad kõik tänapäeval tuntud koerlased.

Caninae eraldus teistest Canidae sugukonna esindajatest varajases Oligotseenis ~34 miljonit aastat tagasi (Ma). Alamsugukonna lahknemist toetavad mitmed fossiilsed leiud Põhja-Ameerikast, mille hambumus on selgelt erinev Borophaginae esindajate omast, mis muudab Caninae esindajad monofüleetiliseks rühmaks. Tedford jt. (2009) toob välja Caninae eristatavaks tunnuseks madalama ja peenema koonu ning eespurihammaste kitsenemise, kusjuures eespurihambad on eraldatud diasteemiga. Erinevalt Borophaginae esindajatest püsis Caninae Oligotseenis suhteliselt muutumatuna. Caninae teada olevad esindajad olid kõik rebasesarnased kiskjad.

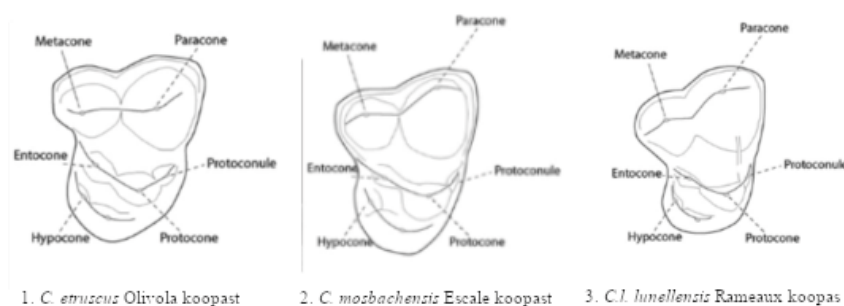
Miotseeni lõpupoole (9 Ma) ilmusid esimesed klaadi Canini esindajad. Peamiseks esindajaks oli rebaselaadsete kiskjate perekond *Eucyon* liigiga *E. davisii*, mis asustas suuremat osa Põhja-Ameerikast ja jõudis Pliotseeniks ka Aiasiasse. *Eucyoni* peetakse perekond *Canis* sõsartaksoniks. Samal ajal ilmuvad Põhja-Ameerikas ka esimesed *Canis* liigid (*C. ferox* ja *C. lepophagus*). Kõik isendid on koiotilaadsed keskmise suurusega kiskjad (Tedford jt. 2009).

Kuigi koerlaste sugukonna evolutsioonilist arengut ja liikide kujunemist seostatakse üldiselt Põhja-Ameerikaga, siis vanimad hundilaadsete *Canis* perekonna esindajate fossiilid on leitud Euraasiast. Enamus *Canis* perekonna liikide areng ja kujunemine on toimunud Euraasias ja Põhja-Ameerika Alaska piirkonnas. Erandiks on *C. dirus*, kes on tõenäoliselt evolutsioneerunud Põhja-Ameerika keskosas (Tedford jt. 2009).

Pliotseenis ~ 4 Ma tagasi levisid *Canis* liigid Euraasiasse. 2,5-2 Ma olid *Canis* esindajad levinud Aasias. Vanimad *Canis* perekonna leiud Aasiast pärinevad Hiinast ja on 3 Ma vanad (Tedford jt. 2009). 2-1 Ma jõudsid *Canis* esindajad ka Euroopasse. Täpset aega on raske määrata, kuna puudub üksmeel fossiilsete leidude fülogeneetilise kuuluvuse osas. *Sensu stricto* loetakse *Canis* esmaseks jõudmiseks Euroopasse Pliotseeni lõppu 2,5 Ma tagasi, mida tõendavad *C. etruscuse* fossiilsed leiud tänapäeva Itaalia aladel (Cherin jt. 2009).

Üle Beringi väina toimus ka levik üle Põhja-Ameerika mandri Kesk-Ameerikasse. Pleistotseeni lõpuks (0,012 Ma) olid *Canis* liigid levinud üle terve kontinendi (Tedford jt. 2009).

Hallhundi evolutsiooniline liin on tekitanud erinevate koolkondade vahel mitmeid vaidlusi (Brugal ja Boudadi-Maligne, 2011; Tedford jt. 2009). Euroopas tunnustatakse üldiselt teooriat, mis peab hallhundi kõige tõenäolisemaks liiniks *C. etruscus*-*C. mosbachensis*-*C. lupus*. Ameerikas pooldatakse veidi erinevat teooriat, mis peab *etruscust* ja *mosbachensist* sünonüümideks või välistab üldse *mosbachensise lupuse* evolutsioonilisest liinist (Cherin jt. 2014).



Joonis 1. *Canis* perekonna liikide tagapurihammaste võrdlus (Brugal ja Boudadi-Maligne, 2011)

Canis etruscus arenes tõenäoliselt Aasias Hilis-Pliotseenis (~3 Ma) ja oli väikest kasvu hunt ja teda peetakse esimeseks tõeliseks *Canis* perekonna esindajaks

Euroopas. Cherin jt. (2014) kirjeldavad *C. etruscust* järgnevalt: kolju pikkus on veidi lühem *C. lupus* mõõtmetest; samas on mitmed kolju ehituslikud tunnused samad või väga sarnased *lupusele*, nt nasaalõõne, näokolju ja purihammaste pikkus; veidi pikem koon, arenenum sagitaalkoor ning laiem kuklaluu kui *lupusel*; oluliseks eristavaks tunnuseks on *etruscusel* ka esimesed tagapurihambad (joonis 1) (labiaalne vagu on laiem kui linguaalne, kuid nende sügavus on sama); *lupusel* ja *mosbachensisel* on linguaalne vagu palju väiksem ja madalam kui labiaalne ning 1 ja 2 tagapurihamba kontaktpind on väga väike võrreldes *mosbachensise* ja *lupusega*.

Etruscuse fossiile on leitud Hispaaniast, Kreekast, Itaaliast ja Prantsusmaalt. Liigi kirjeldus põhineb täielikult hamba- ja lõualuukivististel. Enamik leide pärineb Itaaliast ja Prantsusmaalt ning leiud varieeruvad morfoloogiliste mõõtmete poolest, mistõttu ei saa teha kindlaid järeldusi isendite tegeliku suuruse ja morfoloogia kohta. Eeldatakse, et liik oli pigem kohastunud pehmema kliimaga ning elutses seetõttu peamiselt Lõuna-Euraasias (Brugal ja Boudadi-Maligne, 2011).

Etruscus oli laialdaselt levinud varajases Pleistotseenis koos liikidega *C. accitanus* ja *C. arnensis*. Kesk-Pleistotseeniks olid kõik kolm liiki taandunud ja peamiseks kiskjaks Euraasias oli kujunenud *C. mosbachensis* (Cherin jt. 2014).

Canis mosbachensis holotüüp pärineb Kesk-Saksamaalt Jockgrimi piirkonnast. Säilinud on ainult jupp alalõualuust koos ühe tervikliku ja kahe pooliku hambaga. Kogu liigi kirjeldus põhineb ühe terve hamba morfoloogial, mis ei ole piisav kindlate morfoloogiliste järelduste tegemiseks ja liigi fülogeneetilise tausta määramiseks (Sardella jt. 2014). Eeldatavasti oli tegemist *lupusest* veidi väiksema, kuid *etruscusest* suurema hunditaolise kiskjaga.

Mitmed teadlased on arvamusel, et *mosbachensis* on *etruscuse* otsene järeltulija või alamliik. Samas on teadlasi, kes seovad *mosbachensise* pigem šaakalite liiniga *C. arnensis*-*C. mosbachensis*-*C. aureus* (Brugal ja Boudadi-Maligne, 2011)

Fossiile on leitud veel Ungarist, Slovakiast ja Itaaliast. Cherin jt. (2014) toovad välja, et hetkel pole piisavalt analüüsivat materjali, et teha kindlaid järeldusi ning morfoloogial põhinevad tulemid võivad olla ekslikud. Teada on, et *etruscus* ja *mosbachensis* asustasid samal ajal samu piirkondi ning pärast neid muutus domineerivaks kiskjaks *C. lupus* (Brugal ja Boudadi-Maligne, 2011)

Tedford jt. (2009) andmetel kõige varasem leid, mis on klassifitseeritud kui *Canis lupus*, pärineb Kanadast Yukonist. Säilinud on esimene tagapurihammas, mille vanuseks on hinnatud 1,5 Ma. Samast piirkonnast on leitud ka mitmeid sarnaseid veidi nooremaid fossiile. Hunt on üks hilisemaid suurkiskjaid, kes levis Põhja-Ameerikasse fossiilsete leidude järgi alles jääaja alguses Kesk-Pleistotseenis (0,24 Ma), kuigi liik eksisteeris Beringi ja Alaska aladel juba Varases-Pleistotseenis (0,8 Ma). Vanimad Euroopast leitud *Canis lupus lunellensis* fossiilid pärinevad Prantsusmaalt ning on ~0,4 Ma vanad (Sardella jt. 2014). Säilmed on morfoloogiliselt väga sarnased Yukoni leidudega.

3. Materjalid ja meetodid

Kaartide koostamisel on kasutatud ESRI olemasolevaid vabavaralisi aluskaarte. Kaarte on töödeldud programmiga ArcGIS.

Pleistotseeni kaardi koostamisel on aluseks võetud hundi säilmete leiukohad maailmas. Välja on jäetud leiukohad, mille säilmete liigiline kuuluvus on kindlaks määramata või säilmed kuuluvad mõnele teisele *Canis* perekonna liigile.

Fossiilsetest leidudest on kaardistatud leiud, mis on nooremad kui kõige vanem hundi leid Yukonis Kanadas, mille hinnatav vanus on 1,5 Ma. Euroopas loetakse ametlikult vanimaks hallhundi leiuks *C. l. lunellensis* Prantsusmaal, mille vanuseks on hinnatud 0,4 Ma. Euroopas on kaardistatud kõik leiukohad, mis on nooremad kui 0,4 Ma.

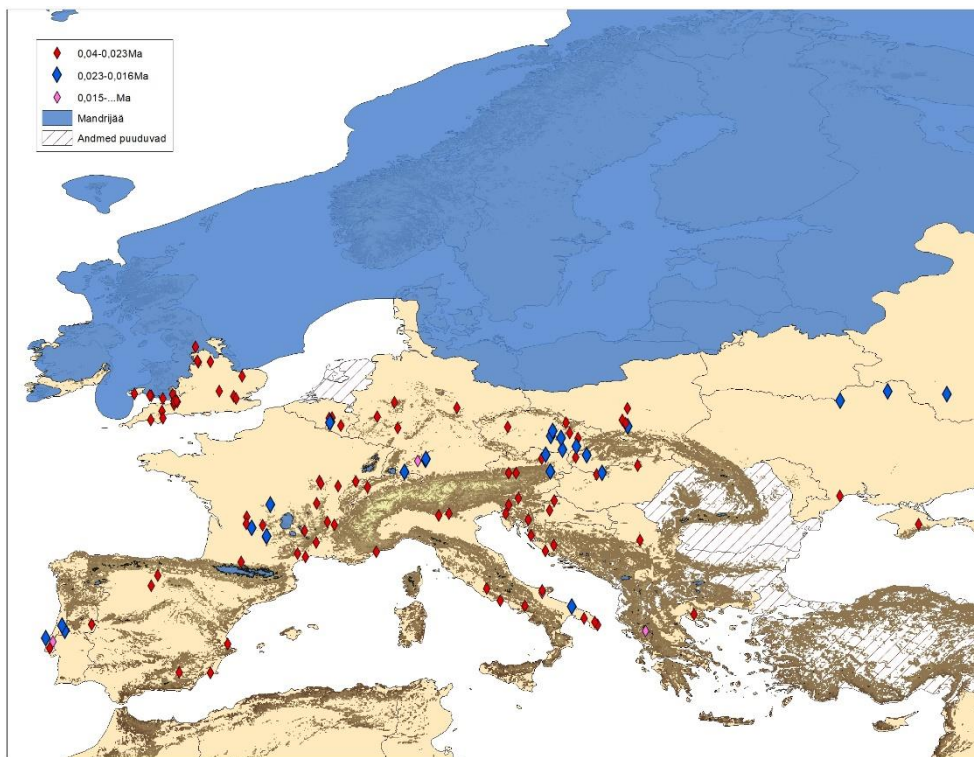
Leiukohad on jagatud kolme kategooriasse: jääaja eelsed (0,4-0,023 Ma), jääaja haripunkti (0,023-0,016 Ma) ja jääaja järgsed (0,016-...Ma) leiukohad. Leiukohtade nimekiri ja täpsemad andmed on välja toodud tabelina lisa 1.

Kaartides on välja jäetud riigid, mille kohta andmed puudusid või olid puudulikud. Väljajäetud riigid on kaartidel ka vastavalt märgistatud.

Populatsioonide geneetilised andmed pärinevad varasematest uuringutest. Aluseks on võetud mtDNA kontrollregiooni uuringud. MtDNA kandub emalt järglastele ja püsib sealjuures peaaegu täielikult muutumatuna. See võimaldab jälgida isendite liikumist üleilmselt pika aja jooksul läbi paljude generatsioonide ja näha muutusi populatsiooni geneetikas.

4. Pleistotseeni kaardid

4.1 Hallhundi leiud Euroopas



Joonis 2. Hundi (*C. lupus*) Pleistotseeni leiukohad Euroopas eri ajaperioodidel

Sommer jt. (2006) toob välja, et viimase jääaja haripunkt jäi vahemikku 23 000-16 000 aastat tagasi. Selles vahemikus oli mandrijää saavutanud oma maksimumi ja paljud imetajad olid karmi kliima tõttu kadunud või taandunud nn refuugiumitesse. Refuugium oli ala, mis oli vaba mandrijääst ja sealsed tingimused olid sobilikud parasvöötme imetajatele. Varasemate uuringute andmetel oli Euroopas tõenäoliselt 3 põhilist refuugiumi. Taberlet jt. (1998) pakub fossiilsete leidude põhjal, et peamised refuugiumid olid Itaalias, Pürenee ja Balkani poolsaarel. Hiljem lisas ka Hewitt jt. (1999, 2000), et väiksemad refuugiumid võisid paikneda ka Karpaatia mäestiku ümbruses. Võrreldes neid varaseimaid uuringuid antud kaardiga (joonis 2), on näha, et enne viimase jääaja maksimumi 23-16 000 aastat tagasi oli hunt levinud üle terve Euroopa, v.a Põhja-Euroopas. Viimase jääaja maksimumi ajal koondusid hundi leiud kindlatesse punktidesse, mis kattusid välja pakutud refuugiumitega. Kliima soojenedes 16 000 aastat tagasi hakkas hunt uuesti levima ja mandrijää taganedes asustas ka Põhja-Euroopa.

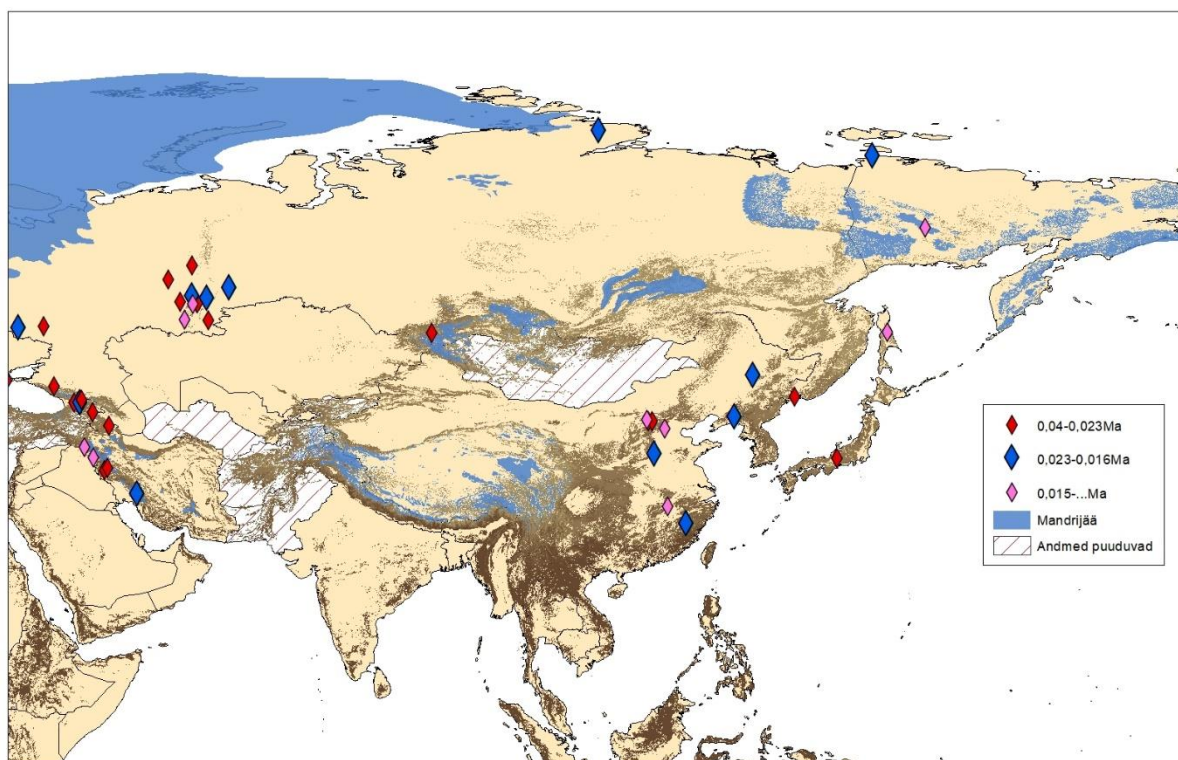
Pleistotseenis elutses paralleelselt Euroopas 6 alamliiki: *C. l. lunellensis*, *C. l. santenaisiensis*, *C. l. maximus*, *C. l. mediterraneus*, *C. l. italicus* ja Apuulia hunt. Alamliiki *C. l. lunellensis* loetakse esimeseks tänapäevaseks hundiks. See erineb tänapäevasest

hundist ainult oma väiksema kasvu ja väiksemate purihammaste poolest (Sardella jt. 2014). *C. l. lunellensis* oli levinud Kesk-Pleistotseeni Prantsusmaal lõunapoolsetel aladel.

Veidi hiljem tekkisid Prantsusmaal *C. l. santenaisiensis* ja *C. l. maximus* vastavalt 0,15 Ma ja 0,05 Ma tagasi. Mõlemat loetakse *lupuse* alamliigiks, kuna morfoloogiliselt oli erinevus vaid suuruses. Alamliik *C. l. maximus* oli levinud ka Itaalias (Sardella jt. 2014).

Mitmed teadlased (Sardella jt. 2014; Brugal ja Boudadi-Maligne, 2011) toovad välja, et perekond *Canis* tänapäevased liigid järgivad Bergmanni reeglit, mille kohaselt püsisoojastel loomadel on külmadel aladel keha mõõtmed suuremad kui soojadel aladel, sest keha suurenedes suureneb keha soojust loovutav välispindala suhteliselt vähem. Võimalik, et sama reegel kehtis ka Pleistotseeni huntidele. Võrreldes 3 alamliigi (*lunellensis*, *santenaisiensis*, *maximus*) säilmete morfoloogiat Prantsusmaal on selgelt näha, et kliima jahenedes viimase jääaja haripunktile lähenedes on hundi mõõtmed suurenenud.

4.2 Hallhundi leiud Aasias



Joonis 3. Hundi (*C. lupus*) Pleistotseeni leiukohad Aasias eri ajaperioodidel

Erinevalt Euroopast ja Põhja-Ameerikast, puudusid Aasias viimasel jääajal suuremõõtmelised mandrija segmendid, mis oleks lahutanud erinevaid populatsioone üksteisest. Seetõttu ei kujunenud Aasias välja ka refuugiume sarnaselt ülejäänud

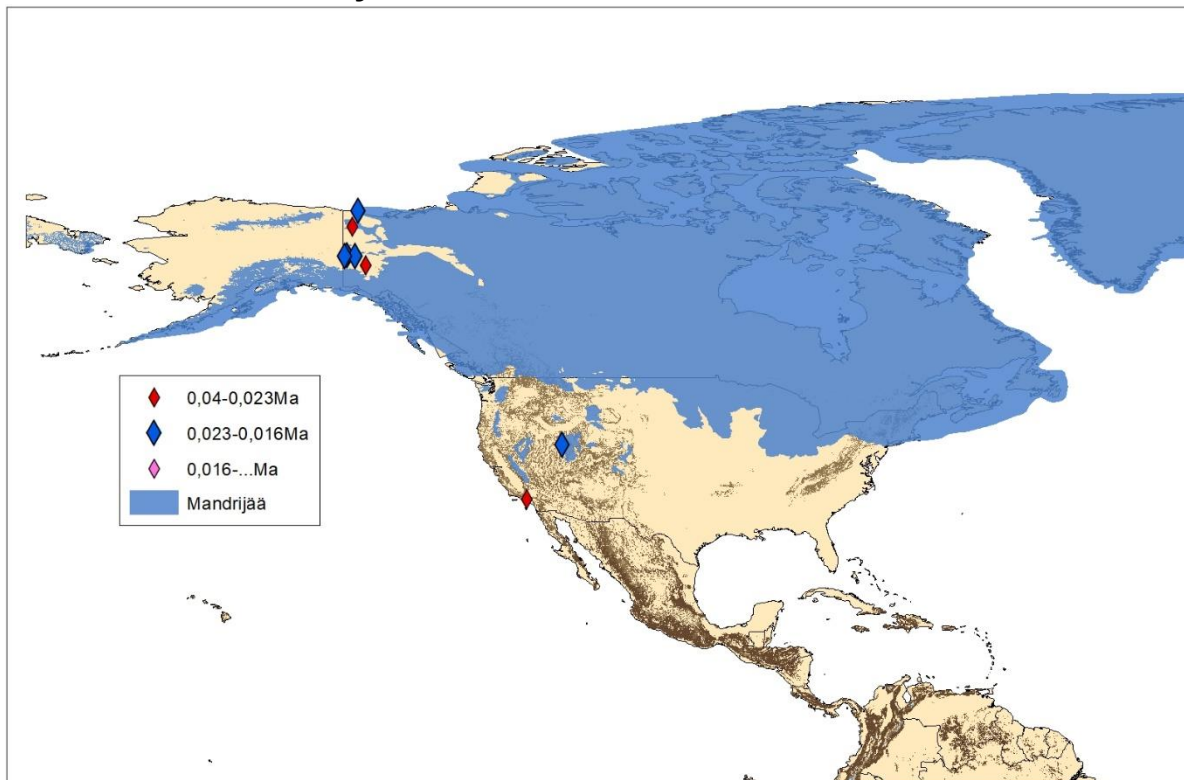
maailmaga. Koostatud kaardil (joonis 3) on näha hundi paiknemine Aasias viimasel jääajal. Selgelt on näha, et hunt elutses üle terve mandri, kuid olenevalt keskkonna teguritest olid osad piirkonnad soodsamad liigi ellujäämiseks kui teised. Selgelt ei saa eristada paiknemise muutusi viimase jääaja kestel.

Suuremad leidude kobarad on Kaukaasia ja Uurali mäestike ümbruses ning Hiina idaosas. Mitmed tööd toovad välja tõendeid, et Kaukaasia ja Kaspia mere ümbruses võis olla refuugium, mis oli sobilik nii inimesele (Shamoon-Pour jt. 2019) kui ka parasvöötme taimedele (Messenger jt. 2013) ja imetajatele (Belmaker jt. 2016). Neid kooslusi vaadates võib järeldada, et Kaukaasia mäestiku ja kahe suurema veekogu lähedus muutis sealse kliima pehmemaks kui ümbritsevatel aladel. Kaardilt on näha hundi olemasolu antud piirkonnas püsivalt viimase jääaja jooksul.

Lõuna-Uuralid on üks põhjapoolsemaid refuugiume Aasias. Mitmed uuringud toovad välja, et paljud parasvöötme liigid Ida-Euroopas pärinevad geneetiliselt just jääaegsest Uurali mäestikust (Semerikov jt. 2018; Signe jt. 2011; Deffontaine jt. 2005). Kaardil on näha, et hunt elutses Lõuna-Uuralites kogu jääaja vältel.

Kolmas suurem refuugium paikneb Ida-Aasias Hiinas. Kesk-Aasias mõjutas liikide levikut väiksemate liustike teke mäeahelike vahel. Nendes piirkondades oli kliima viimasel jääajal palju kuivem ja jahedam kui rannikul (Zeng jt. 2015). Koostatud kaardilt on näha hundi levikut just Hiina rannikul, kus puudus mandrijää ja mere lähedus muutis kliima pehmemaks kui sisemaal. Hunt elutses Ida-Hiina territooriumil kogu jääaja vältel.

4.3 Hallhundi leiud Põhja-Ameerikas



Joonis 4. Hundi (*C. lupus*) Pleistotseeni leiukohad Põhja-Ameerikas eri ajaperioodidel

Hunt asustas Põhja-Ameerika arvatavasti 0,5 Ma, kuigi liik eksisteeris Beringi väina ümbruses juba 1,5 Ma (Weckworth jt. 2010). Pleistotseenis oli Beringi koridor avatud vähemalt kolmel korral, mis võimaldas hundil liikuda Euraasia ja Põhja-Ameerika vahel (Waltari jt. 2007). Weckworth jt. (2010) toob välja, et viimase jääaja maksimumi ajal oli Põhja-Ameerikas 2 peamist refuugiumi - Beringi väina aladel ja lõunapoolsetel aladel. Refuugiumid olid omavahel eraldatud mandrijäaga. Joonis 3 näitab fossiilsete leidude jagunemist kindlatesse refuugiumitesse Beringi väina ja praeguse USA aladele. Mandrijää taandudes ~13 000 aastat tagasi tekkis mõlema refuugiumi vahel koridor, mis võimaldas hundil liikuda nii põhjast lõunasse kui ka lõunast põhja. Samuti oli mõnda aega avatud Beringi maasild, mis kadus meretaseme tõustes ~10 000 aastat tagasi (Weckworth jt. 2010).

Pleistotseeni Põhja-Ameerikas eristatakse hundil kahte alamliiki - Rancho La Brea ja Beringi hunti. Leonard jt. (2007) toob välja, et Rancho La Brea hunt on väga sarnane tänapäevase hundiga. Beringi hunt oli suuremat kasvu. Koon oli lühem ja laiem ning purihambad olid suuremad, mis viitab paremale kohasusele küttida suuri saakloomi. Samuti selgus uuringus, et Beringi huntidel esines purunenud ja mõranenud hambaid palju

rohkem kui teistel jääaja huntidel, mis viitab saakloomade vähesusele, mille tõttu oli konkurents suurem ja kütitud saak tarbiti maksimaalselt ära.

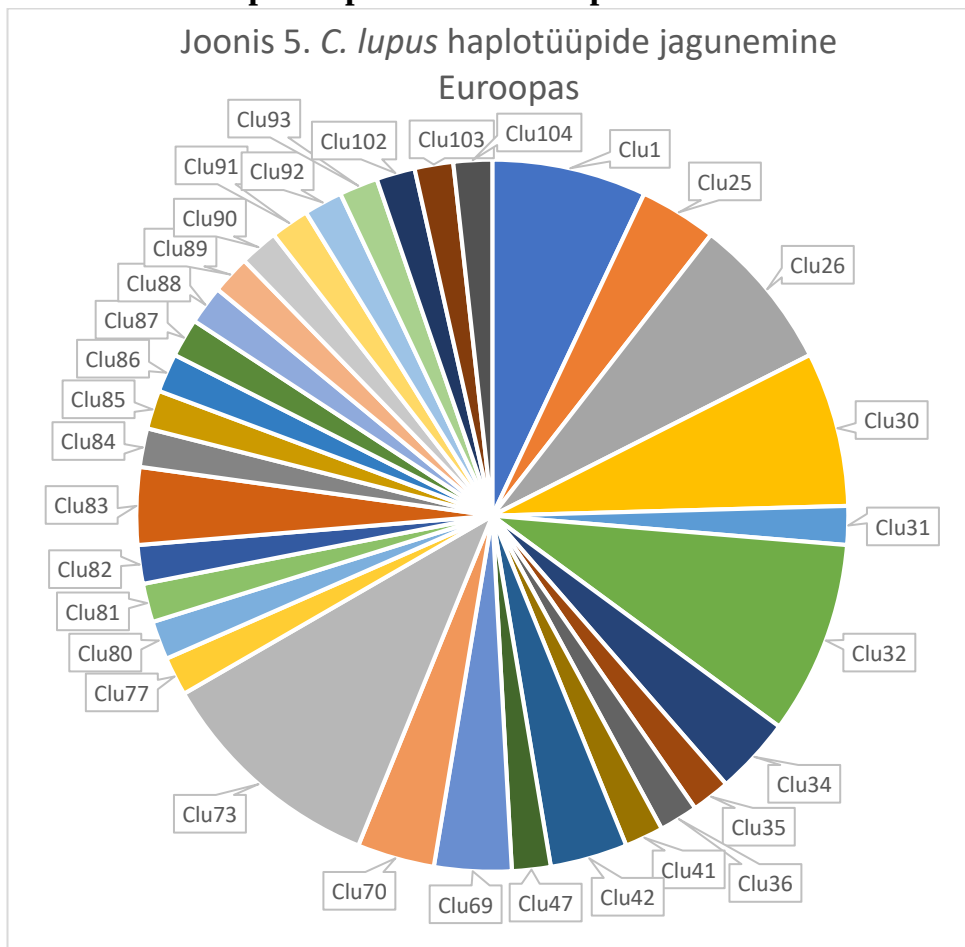
4.4 Hallhundi geneetiliste liinide levik Pleistotseenis

Fossiilsete leidude kohta on vähe geneetilisi uuringuid, kuna tihtipeale ei ole fossiilidel säilinud piisavas koguses geneetilist materjali. Seetõttu ei ole võimalik tuvastada paljusid eri haplotüüpe, mis Pleistotseeni huntidel Euroopas esinesid, küll aga on võimalik mtDNA põhjal eristada peamisi populatsioone.

Põhja-Ameerikas olid lisaks morfoloogilisele erinevusele mõlemad refuugiumid ka geneetiliselt üksteisest erinevad. Lõunapoolsetel aladel paiknevad leiud moodustasid mtDNA markerite põhjal terviku, mis on endemne Põhja-Ameerikale ja viitab populatsiooni pikaajalisele isolatsioonile. Beringi refuugiumi leiud mõlemal pool väina moodustasid omaette terviku, mis viitab tihedale rändlusele üle maismaasilla (Leonard jt. 2007). Pilot jt. (2010) ja Thalmann jt. (2013) toovad oma uuringus välja, et Pleistotseeni Euroopas moodustas hunt ühe geneetilise terviku. Kõik analüüsitud fossiilsed leiud langesid kokku haplogrupiga 2, mida leidis ka Pleistotseeni Beringi huntide populatsioonides. Ühe haplogrupi domineerimine Euraasias ja Beringi väina aladel kogu Pleistotseeni jooksul võib näidata hundi vabale liikumisele Euraasia mandril. Põhja-Ameerika lõunaosas elutsevad populatsioonid olid suure osa Pleistotseenist ülejäänud maailmast eraldatud, mille tulemusel kujunesid välja endemsed populatsioonid.

5. Hallhundi levik tänapäeval

5.1 Hallhundi haplotüüpide levik Euroopas



Joonis 5. Hundi (*C. lupus*) haplotüüpide jagunemine Euroopas tänapäeval Ersmark jt. (2016) andmetel. Andmed põhinevad mtDNA kontrollregioonil, mille pikkuseks on 582 aluspaari.

Joonis 5 näitab erinevate haplotüüpide jagunemist Euroopas tänapäeval Ersmark jt. (2016) andmetel. Antud uuringus on mtDNA analüüside tulemusel tuvastatud Euroopas 33 erinevat haplotüüpi, millest 23 (clu 25, 30, 31, 35, 36, 41, 80-93, 102-104) on endeemsed Euroopale.

Suurema osakaaluga on esindatud clu73 (11%), clu32 (9%) ja clu1, 26, 30 (7%). Clu73 on levinud üle Põhja-Euroopa Poolast Rootsini ja osaliselt ka Venemaal. Clu32 on kõige laiem levikuga Euroopas - haplotüüpi leidub nii Rootsis, Ukrainas, Rumeenias. Antud haplotüüp on esindatud ka mujal Euraasias (Iraan, Venemaa). Clu1 ja 26 on omased põhjapoolsetele populatsioonidele. Haplotüüpi leidub kogu Skandinaavias ja Baltimaades ning Venemaa põhjaosas. Clu30 on esindatud ainult Itaalias. Uuringud (Lucchini jt. 2004) on näidanud, et Itaalia populatsioonid on geneetiliselt erinevad ülejäänud Euroopa populatsioonidest, mis viitab isolatsioonile. Lucchini jt. (2004) toob välja, et isolatsiooni

põhjuseks võib olla Alpide ja Po jõe ristumine Itaalia põhjaosas, mis moodustab barjääri Itaalia ja ülejäänud Euroopa vahel.

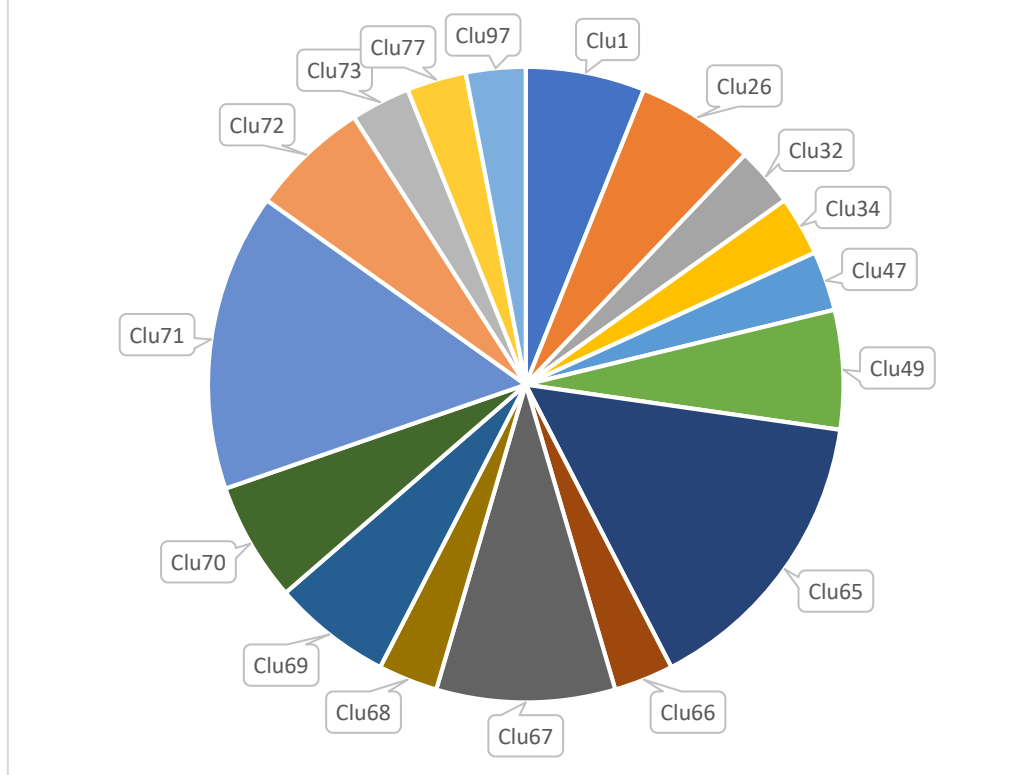
Haplotüüp Clu42 on omane Balkani poolsaarele, kuid esineb 1 proovina ka Kanadas. Mujal maailmas antud haplotüüpi ei esine. Clu42 võib olla Põhja-Ameerikasse sisse toodud Euroopast mõne liigikaitseprogrammi raames, mille tulemusel on haplotüüp saanud levida ka uuel kontinendil.

Endeemsetes haplotüüpides esineb kindlaid mustreid. Enamus on esindatud 1 või 2 proovina, v.a clu30, ja moodustavad vähemuse võrreldes teiste haplotüüpidega. See võib viidata antud haplotüüpide kadumisele Euroopa populatsioonides. Kadumise põhjuseks võib olla laiemalt levinud haplotüüpide pealetung ida poolt (nt. clu32 Venemaalt) või isoleeritud populatsioonide väljasuremine.

5.2 Hallhundi haplotüüpide levik Aasias

Aasias on hundi populatsioonid eraldatud paljude mäestikega, mistõttu ei ole moodustunud ühte tervikliku geneetilist profiili. Seetõttu on Aasia haplotüübid jaotatud kaheks-Venemaa ja muu Aasia. Venemaa populatsioonidel puuduvad geograafilised barjäärid, mis takistaks isendite liikumist Euroopa ja Venemaa vahel. Ülejäänud Aasia populatsioonid on eraldatud erinevate mäestike ja jõgedega, mis takistab geneetiliste liinide levikut.

Joonis 6. *C. lupus* haplotüüpide jagunemine Venemaal

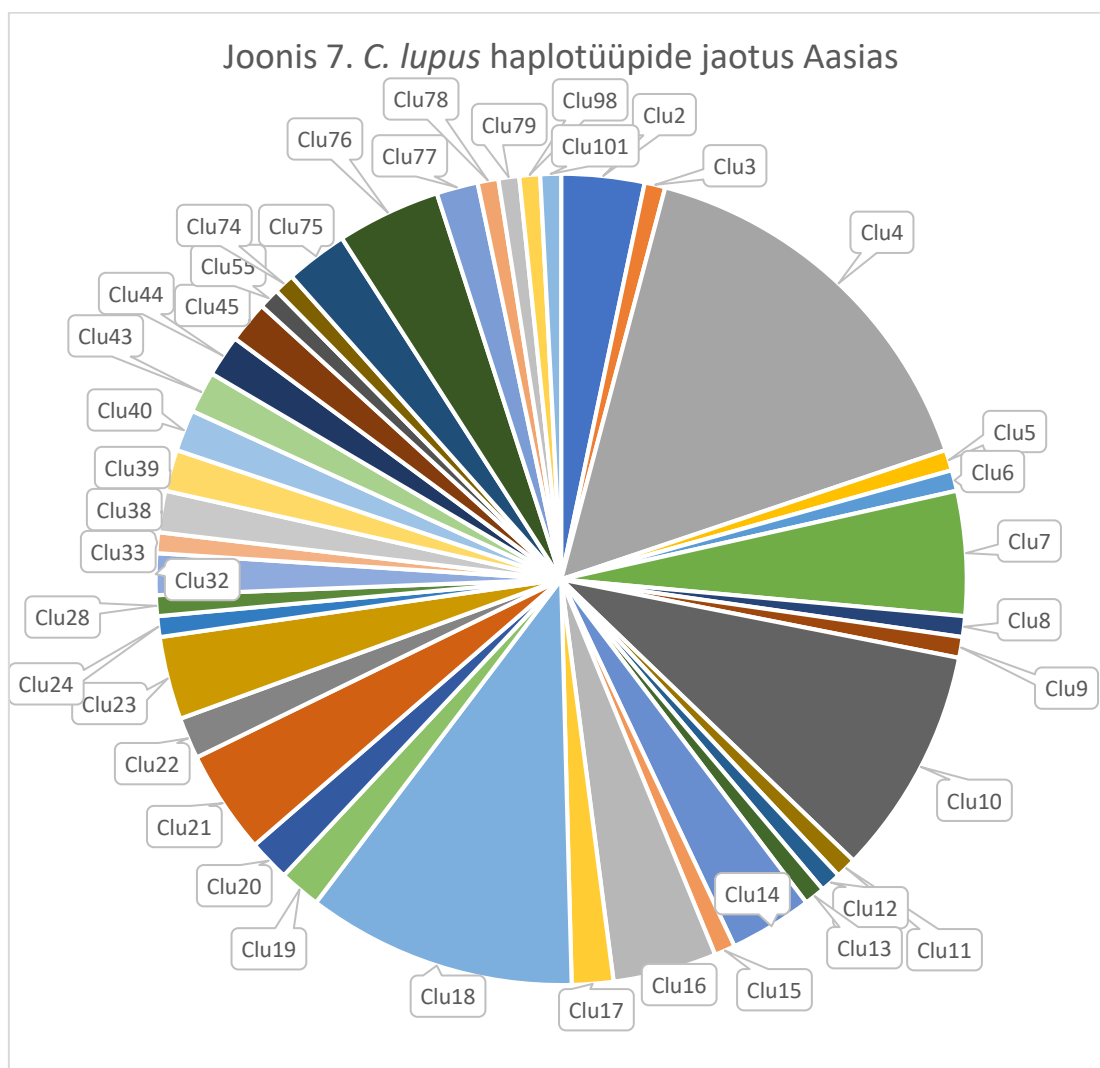


Joonis 6. Hundi (*C. lupus*) haplotüüpide jagunemine Venemaal tänapäeval Ersmark jt. (2016) andmetel. Andmed põhinevad mtDNA kontrollregioonil, mille pikkuseks on 582 aluspaari.

Joonis 6 näitab erinevate haplotüüpide jagunemist tänapäeval Venemaal. Ersmark jt. (2016) andmetel on Venemaal 17 erinevat haplotüüpi, millest 7 (clu65-68, clu71-72, clu97) on omased ainult Venemaale.

Suurema osakaaluga on esindatud haplotüübid clu65(15%), clu71(15%) ja clu67(9%). Kõik kolm haplotüüpi on omased ainult Venemaale ja mujal neid haplotüüpe ei esine. Enamus haplotüüpe, mis on Venemaal vähemuses on esindatud ka Euroopas (clu1, 26, 32, 34, 47, 69, 70, 73, 77), mis näitab, et Euroopa ja Venemaa vahel toimub migratsioon, mis võimaldab ka haplotüüpidel levida. Haplotüübid clu49 ja clu47 on mõlemad olemas ka Põhja-Ameerikas, mis võib olla jäanuk jääaja lõpust, mil Beringi maismaasild võimaldas hundil levida Aasia ja Põhja-Ameerika vahel.

Ainult ühte haplotüüpi Venemaal leidis ka mujal Aasias- haplotüüp clu77, mida leidis ka Hiinas. Ühiste haplotüüpide puudumine Venemaa ja muu Aasia vahel näitab, et Aasia sisene migratsioon on vähene ja looduslike tingimuste tagajärjel tõenäoliselt raskendatud.



Joonis 7. Hundi (*C. lupus*) haplotüüpide jagunemine Aasias tänapäeval Ersmark jt. (2016) andmetel. Andmed põhinevad mtDNA kontrollregioonil, mille pikkuseks on 582 aluspaari.

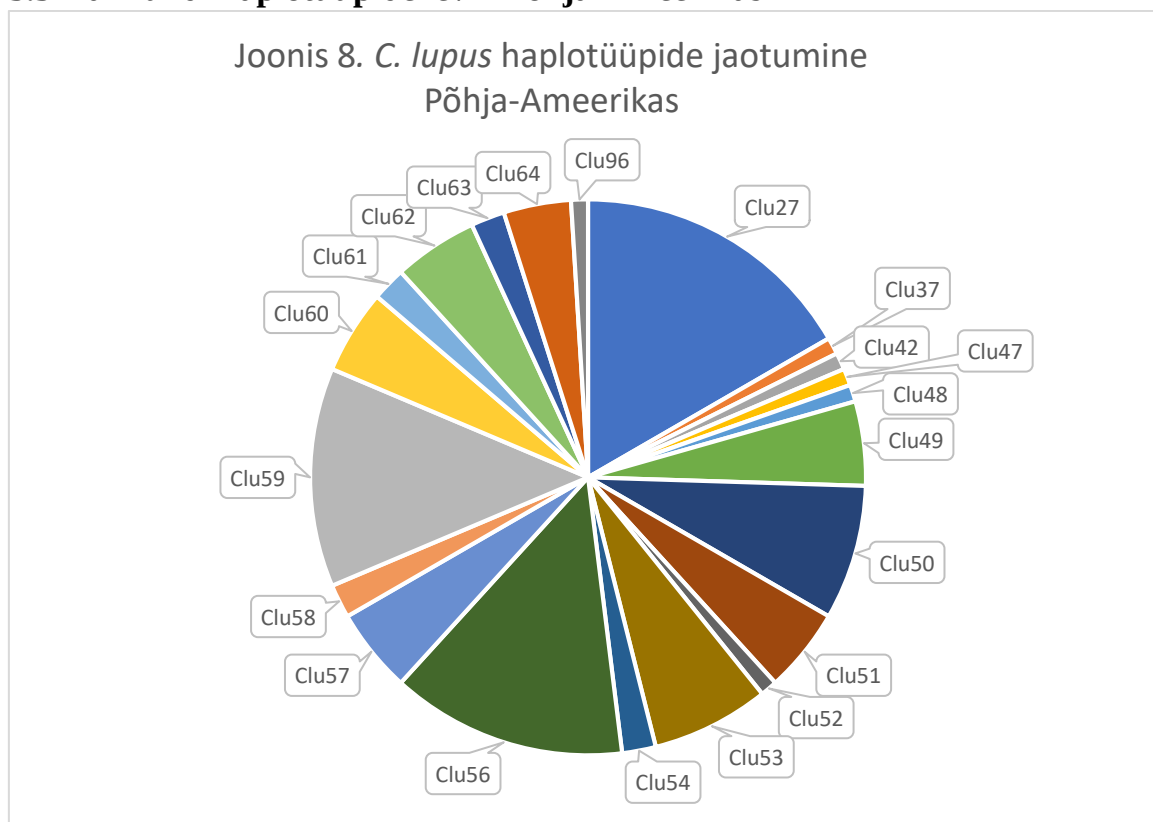
Joonis 7 näitab hundi haplotüüpide jaotumist Aasias, v.a Venemaa, Ersmark jt. (2016) andmetel. Tuvastatud on 42 erinevat haplotüüpid.

Suurema osakaaluga on esindatud haplotüübid clu4 (16%), clu18 (11%) ja clu10 (9%). Kõik Aasia haplotüübid on endeemsed, v.a. clu32 ja clu77, mida leidub vähesel määral ka Venemaal. See viitab Aasia populatsioonide isoleeritusele muust maailmast.

Ka Aasia siseselt on näha populatsioonide isoleeritust. Haplotüübid clu 2-4, 29 ja 98 on levinud ainult Indias. Haplotüübid clu5-22, 33, 43-45, 55, 75-79 on levinud ainult Hiinas, kusjuures osad on levinud ka Mongoolias. Haplotüübid clu23-24, 28, 32, 38-40, 74, 101 on levinud ainult Ida-Aasias. Haplotüüpide jagunemine kindlatesse geograafilistesse

gruppidesse viitab populatsioonide isoleeritusele. Aasia sisene migratsioon on puudulik või toimub väga vähesel määral.

5.3 Hallhundi haplotüüpide levik Põhja-Ameerikas



Joonis 8. Hundi (*C. lupus*) haplotüüpide levik tänapäeval Põhja-Ameerikas Ersmark jt. (2016) andmetel. Andmed põhinevad mtDNA kontrollregioonil, mille pikkuseks on 582 aluspaari.

Joonis 8 näitab hundi haplotüüpide jagunemist Põhja-Ameerikas tänapäeval. Välja on toodud 21 haplotüüpi, millest 19 on endeemsed Põhja-Ameerikale, mis tuleneb mandri eraldatusest teiste mandrite suhtes.

Suurema osakaaluga on levinud clu27(17%), clu56(14%) ja clu59(13%), mis on levinud üle terve kontinendi. Kõik haplotüübid on võrdselt levinud Kanadas ja USA-s, märgatavat populatsioonide eraldust ei esine. Osad haplotüübid (clu42, 47, 48, 52, 96) on levinud põhjapoolsetel aladel Kanadas ja Alaskal. Clu 53 on levinud peamiselt Gröönimaal ja vähesel määral ka Kanadas. Haplotüübid clu37 oli levinud ainult lõunapoolsetel aladel.

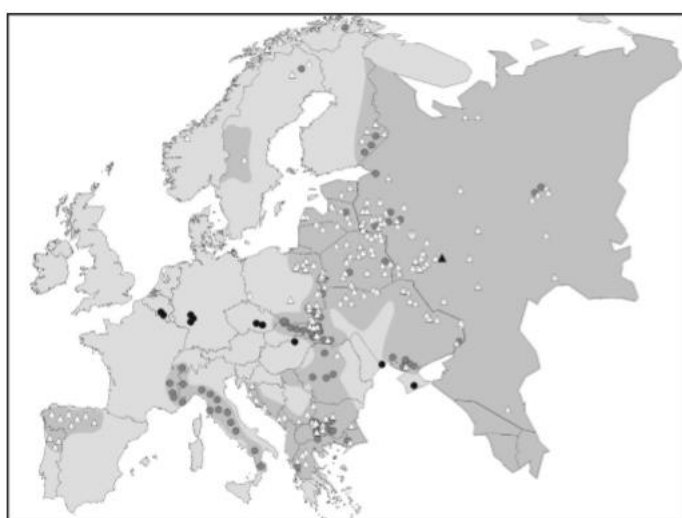
Homogeensete populatsioonide esinemine üle terve mandri viitab vabale migratsioonile populatsioonide vahel.

6. Pleistotseeni hallhundi leviku võrdlus tänapäevaga

Sommer jt. (2006) toob välja, et imetajate fossiilsed leiud, mille vanuseks on 23-16 000 aastat, näitavad refuugiumi olemasolu ning populatsioonid, mis suutsid jääaja maksimumi üle elada nendes refuugiumites, panid aluse ka tänapäevastele populatsioonidele. Sellest teooriast lähtudes võiks eeldada, et tänapäevased populatsioonid on geneetiliselt sarnased fossiilsetele leidudele. Mitmed tööd näitavad aga vastupidist.

6.1 Euroopa võrdlus Pleistotseeni ja tänapäevaga

Euroopas loetakse peamisteks Pleistotseeni refuugiumiteks Itaaliat, Pürenee ja Balkani poolsaart ning Karpaatide ümbrust.



Joonis 9. Hundi *C. lupus* haplotüüpide jaotus Euroopas Pleistotseenis ja tänapäeval Pilot jt. (2010) alusel.

Haplogrupp 1 on märgitud kolmnurgana. Haplogrupp 2 on märgitud ringiga. Tühi kujund näitab tänapäevaseid proove, täidetud ajaloolisi.

Pleistotseeni Euroopas olid kõik populatsioonid geneetiliselt pärit Beringi hallhundist ja kuulusid haplogruppi 2, mis näitab, et hunt jõudis Euroopasse ühe koloniseerimisega. Tänapäeval on haplogruppide tasakaal muutunud. Pilot jt. (2010) näitab, et haplogrupp 1 on tänapäeval Euroopas suurema osakaaluga kui haplogrupp 2 (joonis 9). Pürenee poolsaarel on haplogrupp 2 asendunud haplogrupp 1-ga, mis näitab Euroopa sisese migratsiooni toimumist. Haplogrupp 2 on säilinud veel Pleistotseeni refuugiumites Itaalias, Balkani poolsaarel ja Karpaatides. Itaalia poolsaarel on esineb ainult haplogrupp 2, mis viitab populatsioonide isoleeritusele. Balkani poolsaarel ja Karpaatides on näha haplogrupp 1 osakaalu suurenemine ning tulevikus võib haplogrupp 2 täielikult kaduda. Haplogrupp 1 on ülekaalukalt levinud Ida-Euroopas, seega võib eeldada, et antud haplogrupp ja haplotüübid on idapoolt pärit.

6.2 Aasia võrdlus Pleistotseeni ja tänapäevaga

Pleistotseenis ei ole Aasias kujunenud välja kindlaid refuugiume, kuid teatud piirkondades (Kaukaasia, Uuralid, Hiina rannik) on hunt rohkem levinud. Pilot jt. (2014) toob välja, et Kaukaasia hundi populatsioonid kuuluvad tänapäeval kõik haplogruppi 1, kuigi haplotüüpide poolest on populatsioonides segunenud nii Euroopa kui ka Aasia haplotüübid. Venemaal ja ülejäänud Aasias on segunenud haplogrupp 1 ja 2 ning kindlaid piire ei saa eristada (Pilot jt. 2019). Pilot jt. (2014) toob välja, et Kaukaasia hundi populatsioonid kuuluvad tänapäeval kõik haplogruppi 1, kuigi haplotüüpide poolest on populatsioonides segunenud nii Euroopa kui ka Aasia haplotüübid. Venemaal ja ülejäänud Aasias on segunenud haplogrupp 1 ja 2 ning kindlaid piire ei saa eristada (Pilot jt. 2019).

Jaapanis jagunevad hundi populatsioonid kahe saare vahel. Levinud on Jaapani hunt, mis kuulub haplogruppi 2 ja Ezo hunt, mis kuulub haplogruppi 1 (Matsumura jt. 2014). Uuringus toodi ka välja, et Ezo hunt on mtDNA põhjal kõige sarnasem tänapäevastele Põhja-Ameerika populatsioonidele, mistõttu võib eeldada, et hunt on Jaapanis arenenud pikalt isolatsioonis ja migratsiooni Aasiast ei esine.

6.3 Põhja-Ameerika võrdlus Pleistotseeni ja tänapäevaga

Leonard jt. (2007) näitab oma töös, et Pleistotseeni aegne Beringi hunt Põhja-Ameerikas on mitokondriaalse genoomi liine võrreldes väga erinev tänapäeva populatsioonidest. Fossiilsete leidude mtDNA proovid ei langenud kokku tänapäevaste proovidega, mis näitab, et Beringi populatsioonid Põhja-Ameerikas kadusid Pleistotseeni lõpus või Holotseeni alguses, kuigi mitmed fossiilid näitavad hundi kohalolu ka jääaja haripunktis 23-16 000 aastat tagasi. Beringi hunt kadus tõenäoliselt liigse spetsialiseerumise tagajärjel, mis ei võimaldanud populatsioonil uute soojemate tingimustega Pleistotseeni lõpus kohaneda. Mandrijääst lõuna poole jäävad populatsioonid (Rancho la Brea) panid aluse tänapäeva populatsioonidele Põhja-Ameerikas (Koblmüller jt. 2016). Kuigi Beringi maismaasild on olnud avatud mitmel korral Pleistotseenis ja võimaldanud hundil Euraasia ja Ameerika vahel liikuda, siis Koblmüller jt. (2016) näitab mtDNA liine võrreldes, et tänapäeva Põhja-Ameerika hunt on pärit ühest ainsast koloniseerimisest, mis toimus tõenäoliselt enne viimase jääaja maksimumi kui mandrijää ei olnud veel nii ulatuslik. Pilot jt. (2019) andmetel kuuluva kõik Põhja-Ameerika populatsioonid haplogruppi 1. Siiski ei moodusta populatsioonid homogeenset tervikut. Ülejäänud populatsioonidest erinevad Mehhiko hundid, mida peeti varasema kolonisatsiooni jäanukiks. MtDNA analüüside kontrollregioonid näitavad aga, et Põhja-Ameerika hunt moodustab monofüleetilise

terviku. Seega võis Mehhiko hunt jääajal olla pikalt isolatsioonis, mis mõjutas Mehhiko hundi geneetilist tausta. Samuti erinevad Suure järvestu populatsioonid, mis on tõenäoliselt segunenud koiotiga.

Kokkuvõte

Viimane jääaeg Pleistotseenis on tugevalt mõjutanud paljude liikide arengut ja levikut. Paljud populatsioonid kadusid või kahanesis märgatavalt, mille tulemusel toimusid suured muutused nii liigikoosluste tasandil kui ka liigisisel geneetilisel tasandil. Vähesed liigid suutsid jääaja üle elada ja mandrijää alt vabanenud maastiku taasasustada. Hunt kuulus nende väheste liikide hulka, kes oma paindlikkuse ja hea kohanemisvõimega suutis kiirelt tõusta konkurentsist tippkiskjaks põhja poolkeral.

Canis perekonna liikmed olid laialt levinud enne viimast jääaega. Hundi eellased *C. etruscus* ja *C. mosbachensis* olid laialt levinud Euraasias. Hunt (*C. lupus*) pärineb liigina Beringia aladelt. Ida-Aasiast levis liik nii Põhja-Ameerikasse üle maismaasilla kui ka Euraasiasse. Kõik kolm liiki elutsesid Pleistotseenis kõrvuti ja konkureerisid samadele ressurssidele.

Viimase jääaja maksimum 23-16 000 aastat tagasi oli katsumuseks neile liikidele. Liigid *C. etruscus* ja *C. mosbachensis* surid mõlemad välja, kuid *C. lupus* jäi pealt näha püsima. Geneetilise liine vaadates mtDNA põhjal on aga näha, et mitmed liinid kadusid või paigutusid ümber. Euroopas levinud haplogrupp 2 asendus Holotseenis haplogrupiga 1, mis oli levinud ida pool. Mõnes isoleeritud piirkonnas (Itaalia) on haplogrupp 2 suutnud vastu pidada, kuid mujal Euroopas on antud haplogrupp kadumas. Põhja-Ameerikas elutses viimasel jääajal koos haplogrupp 1 (Rancho la Brea) ja haplogrupp 2 (Yukon), kuid püsima jäi haplogrupp 1 lõunapoolsetel aladel. Aasia on kogu Pleistotseeni vältel olnud vahelüli Euroopa ja Ameerika vahel. Aasias puudusid suuremõõtmelised mandrijää segmendid, mis oleks oluliselt piiranud liigi levikut ja ellujäämist. Aasias sai hunt vabalt levida ja taasasustada piirkondi nii Euroopas kui Ameerikas, kus hundi populatsioonid olid jääajal kadunud.

Haplogrupp 2 kadumine võib olla täiesti loomulik nähtus. Nii Beringi hunt kui ka *C. l. maximus* Euroopas olid mõlemad kohanenud karmide tingimustega ja spetsialiseerunud suurimetajate küttimisele, et jääaja piiratud tingimustes ellu jääda. Jääaja möödudes ja kliima soojenedes paljud suurimetajad kadusid koos nende küttimisele kohanenud liikidega, k.a Beringi hunt. Alles jäid paindlikumad ja väiksemad isendid, kes elutsesid mitmetes refuugiumites. Kui haplogrupp 2 on omane suurematele ja spetsialiseerunumatele isenditele, siis praegu jääaja vaheajal on loomulik paindlikumate isendite (haplogrupp1) edukas levik haplogrupp 2 kadumise arvelt.

Summary

Global changes in distribution and genetic diversity of grey wolf (*Canis lupus*) from Pleistocene to today

The Last Glacial Maximum (LGM) in the Pleistocene has had a significant effect on the development and distribution of species. Many populations disappeared or decreased in size, which caused changes in ecosystems and species' genetics. Few species survived the LGM and re-inhabited new landscapes that had been under glacials. The grey wolf was one of the few, who managed to survive due to its ability to adapt to the new environment quickly and become a top predator in the Northern Hemisphere.

Members of the genus *Canis* were widely spread before the LGM. The ancestors of grey wolf, *C. etruscus* and *C. mosbachensis* were common in Eurasia. Grey wolf (*C. lupus*) originates from the Beringia. There the species expanded to North America across the land bridge and to Europe. All three species co-existed in the Pleistocene and competed for the same resources.

The Last Glacial Maximum around 23-16 000 years ago, really tested their ability to adapt. *C. etruscus* and *C. mosbachensis* both disappeared while *C. lupus* seemingly survived. When we take a closer look at different mtDNA lineages of grey wolf, we can see the loss or relocation of some lineages. Haplogroup 2 that was common in Europe has been replaced in the Holocene by haplogroup 1 that was common in Asia. In some isolated European regions (Italy) the haplogroup 2 survived, but elsewhere it is disappearing. In North America both haplogroup 1 (Rancho la Brea) and 2 (Beringia) were common in the Pleistocene, but only haplogroup 1 survived. Asia has always been the link between European and North American populations. During LGM most of Asia was free of glacials that allowed the grey wolf to thrive and constantly re-settle areas in the East and West, where wolf populations had disappeared.

The disappearing of haplogroup 2 could be a natural process. The Beringian wolf and *C. l. maximus* in Europe were both adapt to harsh environments and specialised hunters of large prey. As the ice gaps melted and the climate became softer, many large animals disappeared along with the hunters. Only more adapt and smaller individuals survived. If haplogroup 2 represents bigger and more specialised ecomorphs than haplogroup 1, then that could explain the replacement of haplogroup 2 by haplogroup 1 as the climate is currently in a warming stage.

Kasutatud kirjandus

Viitamises kasutatud stiil on APA

- Bar-Oz, Weissbrod, Gasparian, Nahapetyan, Wilkinson, Pinhasi. 2012. Taphonomy and Zooarchaeology of a High-Altitude Upper Pleistocene Faunal Sequence from Hovk-1 Cave, Armenia. *Journal of Archaeological Science* 39: 2452–63.
- Baryshnikov. 2015. Late Pleistocene Canidae Remains from Geographical Society Cave in the Russian Far East. *Russian Journal of Theriology* 14: 65–83.
- Baryshnikov. 2012. Pleistocene Canidae (Mammalia, Carnivora) from the Paleolithic Kudaro Caves in the Caucasus. *Russian Journal of Theriology* 11: 71–120.
- Baryshnikov, Mol, Tikhonov. 2010. Finding of the Late Pleistocene Carnivores in Taimyr Peninsula (Russia, Siberia) with Paleoecological Context. *Russian Journal of Theriology* 8: 107–13.
- Baumann, Starkovich, Drucker, Münzel, Conard, Bocherens. 2020. Dietary Niche Partitioning among Magdalenian Canids in Southwestern Germany and Switzerland. *Quaternary Science Reviews* 227: 106032.
- Belmaker, Bar-Yosef, Belfer-Cohen, Meshveliani, Jakeli. 2016. The Environment in the Caucasus in the Upper Paleolithic (Late Pleistocene): Evidence from the Small Mammals from Dzudzuana Cave, Georgia. *Quaternary International* 425: 4–15.
- Blasco, Peris. 2009. Middle Pleistocene Bird Consumption at Level XI of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science* 36: 2213–23.
- Bocherens, Billiou, Mariotti. 1999. Palaeoenvironmental and Palaeodietary Implications of Isotopic Biogeochemistry of Last Interglacial Neanderthal and Mammal Bones in Scladina Cave (Belgium). *Journal of Archaeological Science* 26: 599–607.
- Boeskorov, Potapova, Mashchenko, Protopopov, Kuznetsova, Agenbroad, Tikhonov. 2014. Preliminary Analyses of the Frozen Mummies of Mammoth (*Mammuthus Primigenius*), Bison (*Bison Priscus*) and Horse (*Equus* Sp.) from the Yana-Indigirka Lowland, Yakutia, Russia. *Integrative Zoology* 9: 471–80.
- Brugal, Boudadi-Maligne. 2011. Quaternary Small to Large Canids in Europe: Taxonomic Status and Biochronological Contribution. *Quaternary International* 243: 171–82.
- Cherin, Bertè, Rook, Sardella. 2014. Re-Defining *Canis etruscus* (Canidae, Mammalia): A New Look into the Evolutionary History of Early Pleistocene Dogs Resulting from the Outstanding Fossil Record from Pantalla (Italy). *Journal of Mammalian Evolution* 21: 95–110.
- Chlachula. 2010. Pleistocene Climate Change, Natural Environments and Palaeolithic Occupation of East Kazakhstan. *Quaternary International* 220: 64–87.
- Codrea, Bejan, Ursachi, Solomon. 2008. Upper Pleistocene Vertebrates from Zorleni- Dealul Bour (Vaslui District). *Studii Şi Cercetări, Geology-Geography*, 12.
- Crockford, Kuzmin. 2012. Comments on Germonpré et al., *Journal of Archaeological Science* 36, 2009 “Fossil Dogs and Wolves from Palaeolithic Sites in Belgium, the Ukraine and Russia: Osteometry, Ancient DNA and Stable Isotopes”, and Germonpré, Láazkičková-Galetová, and Sablin, *Journal of Archaeological Science* 39, 2012 “Palaeolithic Dog Skulls at the Gravettian Předmostí Site, the Czech Republic”. *Journal of Archaeological Science* 39: 2797–2801.

- Currant, Jacobi. 2001. A Formal Mammalian Biostratigraphy for the Late Pleistocene of Britain. *Quaternary Science Reviews* 20: 1707–16.
- David, Nadachowski, Pascaru, Wojtal, Borziac. 2003. Late Pleistocene Mammal Fauna from the Late Palaeolithic Butchering Site Cosăuți 1, Moldova. *Acta Zoologica Cracoviensia* 12.
- Deffontaine, Libois, Kotlik, Sommer, Nieberding, Paradis, Searle, Michaux. 2005. Beyond the Mediterranean Peninsulas: Evidence of Central European Glacial Refugia for a Temperate Forest Mammal Species, the Bank Vole (*Clethrionomys Glareolus*). *Molecular Ecology* 14: 1727–39.
- Delpech. 2013. Biostratigraphy of the Solutrean Layers of Laugerie-Haute (Les Eyzies, Dordogne). Archaeological Implications. *Paleo* 14.
- Derevianko. 1998. Early Palaeolithic Assemblages in Travertine, Southern Kazakhstan (A Variant of an Adaptation Model). *Anthropologie* 29.
- Diedrich. 2005. Cracking and Nibbling Marks as Indicators for the Upper Pleistocene Spotted Hyaena as a Scavenger of Cave Bear (*Ursus Spelaeus*) Carcasses in the Perick Caves Den of Northwest Germany. *Naturhistorische Gesellschaft Nürnberg* 18.
- Dimitrijevic. 1995. Upper Pleistocene Mammals from Cave Deposits in Serbia. *Acta zoologica cracoviensia*.
- Ersmark, Klütsch, Chan, Sinding, Fain, Illarionova, Oskarsson. 2016. From the Past to the Present: Wolf Phylogeography and Demographic History Based on the Mitochondrial Control Region. *Frontiers in Ecology and Evolution* 4.
- European Association of Vertebrate Palaeontologists, Annual Meeting. 2008. 6th Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. *Spišská Nová Ves, Slovak Republic: Volume of Abstracts*.
- Evins. 1982. The Fauna from Shanidar Cave : Mousterian Wild Goat Exploitation in Northeastern Iraq. *Paléorient* 8:37–58.
- Feranec, García, Díez, Arsuaga. 2010. Understanding the Ecology of Mammalian Carnivorans and Herbivores from Valdegoba Cave (Burgos, Northern Spain) through Stable Isotope Analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 263–72.
- Flower, Schreve. 2014. An Investigation of Palaeodietary Variability in European Pleistocene Canids. *Quaternary Science Reviews* 96:188–203.
- Fosse, Wajrak, Fourvel, Madelaine, Esteban-Nadal, Cáceres, Yravedra, Brugal, Prucca, Haynes. 2014. Bone Modification by Modern Wolf (*Canis lupus*): A Taphonomic Study From Their Natural Feeding Places. *Journal of Taphonomy* 22.
- Gamble. 1999. Faunal Exploitation at Klithi: A Late Glacial Rockshelter in Epirus, Northwestern Greece. *British School at Athens* 10.
- Gasparik. 1993. Late Pleistocene Gastropod and Vertebrate Fauna from Tokod (NE Transdanubia, Hungary). *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica*.
- Gautier, Cordy, Straus, Otte. 1997. Taphonomic, Chronostratigraphic, Paleoenvironment and Anthropogenic Implications of the Upper Pleistocene Faunas from Le Trou Magrite, Belgium. *Anthropozoologica* 12.

- Germonpr, Sablin, Lázničková-Galetová, Després, Stevens, Stiller, Hofreiter. 2014. Palaeolithic Dogs and Pleistocene Wolves Revisited: A Reply to Morey (2014). *Journal of Archaeological Science* 54: 210–16.
- Harington. 2011. Pleistocene Vertebrates of the Yukon Territory. *Quaternary Science Reviews*.
- Hewitt. 2000. The Genetic Legacy of the Quaternary Ice Ages. *Nature* 405: 907–13.
- Hewitt. 1999. Post-Glacial Re-Colonization of European Biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- Iwase, Hashizume, Izuho, Takahashi, Sato. 2012. Timing of Megafaunal Extinction in the Late Late Pleistocene on the Japanese Archipelago. *Quaternary International* 255: 114–24.
- Kaminská, Kozłowski, Svoboda. 2020. The 2002–2003 Excavation in the Dzerava Skala Cave, West Slovakia. *Anthropologie* 13.
- Kobl Müller, Vilà, Lorente-Galdos, Dabad, Ramirez, Marques-Bonet, Wayne, Leonard. 2016. Whole Mitochondrial Genomes Illuminate Ancient Intercontinental Dispersals of Grey Wolves (*Canis Lupus*). *Journal of Biogeography* 43: 1728–38.
- Kosintsev. 2007. Late Pleistocene Large Mammal Faunas from the Urals. *Quaternary International* 160: 112–20.
- Kuzmin, Gorbunov, Orlova, Kirillova, Burr. 1995. C Dating of the Late-Pleistocene Faunal Remains from Sakhalin Island (Russian Far East). *Paleoenvironments: Vertebrates* 4.
- Leonard, Vilà, Fox-Dobbs, Koch, Wayne, Valkenburgh. 2007. Megafaunal Extinctions and the Disappearance of a Specialized Wolf Ecomorph. *Current Biology* 17: 1146–50.
- Lucchini, Galov, Randi. 2004. Evidence of Genetic Distinction and Long-Term Population Decline in Wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines. *Molecular Ecology* 13: 523–36.
- Made, Stefaniak, Marciszak. 2014. The Polish Fossil Record of the Wolf *Canis* and the Deer *Alces*, *Capreolus*, *Megaloceros*, *Dama* and *Cervus* in an Evolutionary Perspective“. *Quaternary International* 326–327: 406–30.
- Marciszak, Kovalchuk. 2011. The Wolverine *Gulo Gulo* Linnaeus, 1758 from the Late Pleistocene Site at Kaniv: A Short Review of the History of the Species in the Ukraine. *Acta Zoologica Cracoviensia - Series A: Vertebrata* 54: 47–53.
- Marean, Kim. 1998. Mousterian Large-Mammal Remains from Kobeh Cave Behavioral Implications for Neanderthals and Early Modern Humans. *Current Anthropology* 39: S79–114.
- Mashkour, Monchot, Trinkaus, Reyss, Biglari, Bailon, Heydari, Abdi. 2009. Carnivores and Their Prey in the Wezmeh Cave (Kermanshah, Iran): A Late Pleistocene Refuge in the Zagros. *International Journal of Osteoarchaeology* 19: 678–94.
- Matsumura, Inoshima, Ishiguro. 2014. Reconstructing the Colonization History of Lost Wolf Lineages by the Analysis of the Mitochondrial Genome. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 80: 105–12.
- Mecozzi, Lucenti. 2018. The Late Pleistocene *Canis lupus* (Canidae, Mammalia) from Avetrana (Apulia, Italy): Reappraisal and New Insights on the European Glacial Wolves. *Italian Journal of Geosciences* 137: 138–50.
- Messenger, Belmecheri, Grafenstein, Nomade, Ollivier, Voinchet, Puaud. 2013. Late Quaternary Record of the Vegetation and Catchment-Related Changes from Lake Paravani (Javakheti, South Caucasus). *Quaternary Science Reviews* 77: 125–40.

- Miracle, Lenardić, Brajković. 2010. Last Glacial Climates, “Refugia”, and Faunal Change in Southeastern Europe: Mammalian Assemblages from Veternica, Velika Pećina, and Vindija Caves (Croatia). *Quaternary International* 212: 137–48.
- Nelson, Madsen. 1986. Canids from The Late Pleistocene of Utah. *The Great Basin Naturalist* 46: 7.
- Normand, Treier, Odgaard. 2011. Commentary: Tree refugia and slow forest development in response to post-LGM warming in North-Eastern European Russia. *Frontiers of Biogeography*.
- Fišáková. 2013. Seasonality of Gravettian Sites in the Middle Danube Region and Adjoining Areas of Central Europe. *Quaternary International* 294: 120–34.
- Pawłowska. 2015. Studies on Pleistocene and Holocene Mammals from Poland: The Legacy of Edward Feliks Lubicz-Niezabitowski (1875–1946). *Quaternary International* 379: 118–27.
- Pilot, Branicki. 2010. Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC Evolutionary Biology* 10:104.
- Pilot, Dąbrowski, Hayrapetyan, Yavruyan, Kopaliani, Tsingarska, Bujalska, Kamiński, Bogdanowicz. 2014. Genetic Variability of the Grey Wolf *Canis lupus* in the Caucasus in Comparison with Europe and the Middle East: Distinct or Intermediary Population. *PLoS ONE* 9: e93828.
- Pilot, Moura, Okhlopkov, Mamaev, Alagaili, Mohammed, Yavruyan. 2019. Global Phylogeographic and Admixture Patterns in Grey Wolves and Genetic Legacy of An Ancient Siberian Lineage. *Scientific Reports* 9: 17328.
- Ridush, Stefaniak, Socha, Proskurnyak, Marciszak, Vremir, Nadachowski. 2013. Emine-Bair-Khosar Cave in the Crimea, a Huge Bone Accumulation of Late Pleistocene Fauna. *Quaternary International* 284: 151–60.
- Sala, Algaba, Arsuaga, Aranburu, Pantoja. 2012. A Taphonomic Study of the Búho and Zarzamora Caves. Hyenas and Humans in the Iberian Plateau (Segovia, Spain) during the Late Pleistocene. *Journal of Taphonomy* 10: 22.
- Salari, Achino, Gatta, Petronio, Rolfo, Silvestri, Pandolfi. 2017. The Wolf from Grotta Mora Cavorso (Simbruini Mountains, Latium) within the Evolution of *Canis lupus* L., 1758 in the Quaternary of Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 476: 90–105.
- Sansalone, Bertè, Maiorino, Pandolfi. 2015. Evolutionary Trends and Stasis in Carnassial Teeth of European Pleistocene Wolf *Canis lupus* (Mammalia, Canidae). *Quaternary Science Reviews* 110: 36–48.
- Sardella, Bertè, Iurino, Cherin, Tagliacozzo. 2014. The Wolf from Grotta Romanelli (Apulia, Italy) and Its Implications in the Evolutionary History of *Canis lupus* in the Late Pleistocene of Southern Italy. *Quaternary International* 328–329: 179–95.
- Semerikov, Semerikova, Putintseva, Tarakanov, Tikhonova, Vidyakin, Oreshkova, Krutovsky. 2018. Colonization History of Scots Pine in Eastern Europe and North Asia Based on Mitochondrial DNA Variation. *Tree Genetics & Genomes* 14: 8.
- Shamoon-Pour, Li, Merriwether. 2019. Rare Human Mitochondrial HV Lineages Spread from the Near East and Caucasus during Post-LGM and Neolithic Expansions. *Scientific Reports* 9: 14751.
- Sommer, Nadachowski. 2006. Glacial Refugia of Mammals in Europe: Evidence from Fossil Records. *Mammal Review* 36: 251–65.

- Stepanchuk, Vasilyev, Khaldeeva, Kharlamova, Borutskaya. 2017. The Last Neanderthals of Eastern Europe: Micoquian Layers IIIa and III of the Site of Zaskalnaya VI (Kolosovskaya), Anthropological Records and Context. *Quaternary International* 428: 132–50.
- Zeng, Wang, Liao, Wang, Zhang. 2015. Multiple Glacial Refugia for Cool-Temperate Deciduous Trees in Northern East Asia: The Mongolian Oak as a Case Study. *Molecular Ecology* 24: 5676–91.
- Taberlet, Fumagalli, Wust-Saucy, Cosson. 1998. Comparative Phylogeography and Postglacial Colonization Routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–64.
- Tedford, Wang, Taylor. 2009. Phylogenetic Systematics of the North American Fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 325: 1–218.
- Thalmann, Shapiro, Cui, Schuenemann, Sawyer, Greenfield, Germonpré. 2013. Complete Mitochondrial Genomes of Ancient Canids Suggest a European Origin of Domestic Dogs. *Science* 342: 871–74.
- Tsanova. 2013. The Beginning of the Upper Paleolithic in the Iranian Zagros. A Taphonomic Approach and Techno-Economic Comparison of Early Baradostian Assemblages from Warvasi and Yafteh (Iran). *Journal of Human Evolution* 65: 39–64.
- Tsoukala, Chatzopoulou. 2005. A New Early Pleistocene (Latest Villafranchian) Site with Mammals in Kalamoto (Mygdonia Basin, Macedonia, Greece)- Preliminary Report. *Mitt. Komm.Quartärforsch .Österr . Akad* 14: 213-233.
- Turnbull, Reed. 2020. The Fauna from the Terminal Pleistocene of Palegawra Cave, A Zarzian Occupation Site in Northeastern Iraq. *Fieldiana.Anthropology* 63: 67.
- Valente. 2004. Humans and Carnivores in the Early Upper Paleolithic in Portugal: Data from Pego Do Diabo Cave. *Revue de Paléobiologie* 23: 611-626.
- Villa, Castel, Beauval, Bourdillat, Goldberg. 2004. Human and Carnivore Sites in the European Middle and Upper Paleolithic: Similarities and Differences in Bone Modification and Fragmentation. *Revue de Paléobiologie* 27: 705-730
- Waltari, Hoberg, Lessa, Cook. 2007. Eastward Ho: Phylogeographical Perspectives on Colonization of Hosts and Parasites across the Beringian Nexus. *Journal of Biogeography* 34: 561–74.
- Wang, Ma, Zhou, Zhang, Savolainen, Wang. 2016. The Geographical Distribution of Grey Wolves (*Canis lupus*) in China: A Systematic Review. *Zoological Research* 37(6): 315-326.
- Weckworth, Talbot, Cook. 2010. Phylogeography of Wolves (*Canis lupus*) in the Pacific Northwest. *Journal of Mammalogy* 91: 363–75.
- Wojtal, Haynes. 2015. A Gravettian Site in Southern Poland. *Krakow Spadzista*.

Lisa 1

Tabelis on välja toodud täiendavad andmed hallhundi leiukohtade kohta, mida kasutati Pleistotseeni kaartide koostamisel.

Leiukoht	Riik	Aegkond	Vanus(Ma)	Artikkel
Hovk-1	Armeenia	H-pleistotseen		Bar-Oz jt.(2012)
Azhych cave	Aserbaidžaan	K-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2012)
Binagadi	Aserbaidžaan	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2012)
Dashsalakhly	Aserbaidžaan	K-pleistotseen	0,3-0,03	Baryshnikov jt.(2012)
Willendorf	Austria	H-pleistotseen	gravettian	Fisakova jt.(2013)
Teufelslucke	Austria	H-pleistotseen	0,023	Fosse jt.(2012)
Gamssulzenhöhle	Austria	H-pleistotseen	MIS 4-2	Salari jt.(2017)
Krems-Wachtberg	Austria	H-pleistotseen	MIS 4-2	Salari jt.(2017)
Salzofenhöhle	Austria	H-pleistotseen	MIS 4-2	Salari jt.(2017)
Scladina Cave	Belgia	H-pleistotseen	0,12	Bocherens jt.(1999)
Goyet caves	Belgia	H-pleistotseen	0,0365	Crockford jt.(2012)
Trou de Nutons	Belgia	H-pleistotseen	0,022	Crockford jt.(2012)
Trou de la Naulette	Belgia	H-pleistotseen	0,013-0,070	Crockford jt.(2012)
Le trou Magrite	Belgia	H-pleistotseen	0,034	Gautier jt.(1997)
Gvardjilas-Kled	Gruusia	H-pleistotseen	0,05-0,01	Baryshnikov jt.(2012)
Ortvala	Gruusia	H-pleistotseen	middle würm	Baryshnikov jt.(2012)
Tsutskhva caves	Gruusia	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2012)
Nanzhuangtou	Hiina	H-pleistotseen	0,01	Wang jt.(2016)
Nanwan	Hiina	H-pleistotseen	epiplestocen	Wang jt.(2016)
Shenquansi	Hiina	H-pleistotseen	0,012	Wang jt.(2016)
Xianrendong	Hiina	H-pleistotseen	0,012	Wang jt.(2016)
Xiaogushan	Hiina	H-pleistotseen	epipleistoce	Wang jt.(2016)
Xiaonanhai	Hiina	H-pleistotseen	0,022-0,011	Wang jt.(2016)
Xujiayao	Hiina	H-pleistotseen	0,1	Wang jt.(2016)
Yanjiagang	Hiina	H-pleistotseen	0,022	Wang jt.(2016)
Banjing	Hiina	K-pleistotseen	0,18	Wang jt.(2016)
Bolomor Cave	Hispaania	K-pleistotseen		Blasco jt.(2009)
Viscaya	Hispaania	H-pleistotseen		Brugal jt.(2011)
Valdegoba Cave	Hispaania	H-pleistotseen	mousterian	Feranec jt.(2010)
Gabasa	Hispaania	H-pleistotseen	mousterian	Fosse jt.(2012)
Los Rincones	Hispaania	H-pleistotseen	MIS 3	Fosse jt.(2012)
Buho/Zarzamora Ca	Hispaania	H-pleistotseen	0,032	Sala jt.(2012)
Mujina pecina	Horvaatia	H-pleistotseen	0,039	Fisakova jt.(2013)
Velika pecina	Horvaatia	H-pleistotseen	MIS 4-3	Miracle jt.(2010)
Veternica	Horvaatia	H-pleistotseen	MIS 2-5	Miracle jt.(2010)
Vindija	Horvaatia	H-pleistotseen	MIS 2-5	Miracle jt.(2010)
Razvodje	Horvaatia	V-Pleistotseen		Miracle jt.(2010)
Tatinja draga	Horvaatia	V-Pleistotseen		Miracle jt.(2010)
Shanidar	Iraak	H-pleistotseen	0,01	Evins jt.(1982)
Palegawra	Iraak	H-pleistotseen	0,012	Turnbull jt.(1974)
Kobeh	Iraan	H-pleistotseen	Mousterian	Marean jt.(1998)
Wezmeh	Iraan	H-pleistotseen	0,07	Mashkour jt.(2009)

Warwasi	Iraan	H-pleistotseen	baradostian	Tsanova jt.(2013)
Grotta del Poggio	Itaalia	H-pleistotseen	ois3	Mecozzi jt.(2018)
Masseria del Monte	Itaalia	H-pleistotseen	ois2	Mecozzi jt.(2018)
Avetrana bed	Itaalia	H-pleistotseen	0,06	Sansalone jt.(2015)
Buco del frate	Itaalia	H-pleistotseen	0,05-0,04	Sansalone jt.(2015)
Covoli di Velo	Itaalia	H-pleistotseen	0,018	Sansalone jt.(2015)
Grotta di S.Agostino	Itaalia	H-pleistotseen	0,055-0,043	Sansalone jt.(2015)
Pocala cave	Itaalia	H-pleistotseen	0,05	Sansalone jt.(2015)
Veja Grotta A	Itaalia	H-pleistotseen	0,057	Sansalone jt.(2015)
Grotta Romanelli	Itaalia	H-pleistotseen	0,069-0,04	Sardella jt.(2014)
La Polledrara	Itaalia	K-pleistotseen	0,34-0,32	Sardella jt.(2014)
Grotta Paglicci	Itaalia	H-pleistotseen	0,015-0,014	Sardella jt.(2014)
Ingarano	Itaalia	H-pleistotseen	0,040	Sardella jt.(2014)
San Sidero	Itaalia	H-pleistotseen	0,071-0,057	Sardella jt.(2014)
Kumaishido	Jaapan	H-pleistotseen	0,03	Iwase jt.(2012)
Old crow	Kanada	K-pleistotseen	0,13	Baryshnikov jt.(2012)
Cripple creek	Kanada	K-pleistotseen	1,11	Tedford jt.(2009)
Bukhtarma	Kasahstan	H-pleistotseen		Chlachula jt.(2010)
Koshkurgan	Kasahstan	V-Pleistotseen		Derevianko jt.(1998)
Klithi	Kreeka	H-pleistotseen	0,016-0,01	Gamble jt.(1999)
Kalamoto	Kreeka	V-Pleistotseen	-	Tsoukala jt.(2005)
Zorleni	Moldova	H-pleistotseen		Codrea jt.(2008)
Cosauti I	Moldova	H-pleistotseen		David jt.(2003)
Wierzchowska	Poola	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2015)
Jaskinia Niedzwiedzia	Poola	H-pleistotseen	0,357-0,135	Fosse jt.(2012)
Naciekowa cave	Poola	H-pleistotseen	0,04-0,025	Made jt.(2014)
Bisnik cave	Poola	K-pleistotseen		Made jt.(2014)
Okiennik Wielki	Poola	K-pleistotseen		Pawlowska jt.(2015)
Krakow	Poola	H-pleistotseen	gravettian	Wojtal jt.(2015)
Pedreira das Salemas	Portugal	H-pleistotseen		Valente jt.(2004)
Buraca Escura	Portugal	H-pleistotseen	0,023	Valente jt.(2004)
Caldeirao	Portugal	H-pleistotseen	0,02	Valente jt.(2004)
Casa da Moura	Portugal	H-pleistotseen	0,025	Valente jt.(2004)
Gruta da Furninha	Portugal	H-pleistotseen	würm	Valente jt.(2004)
Grutas das Fontainhas	Portugal	H-pleistotseen	late würm	Valente jt.(2004)
Pego do Diabo	Portugal	H-pleistotseen	0,04-0,028	Valente jt.(2004)
Balaruc	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,4	Brugal jt.(2011)
Laugerie-Haute Oes	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,02	Delpéch jt.(2012)
Cap de la Bielle	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,3-0,191	Sansalone jt.(2015)
Chatillon-Saint-Jean	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,3-0,191	Sansalone jt.(2015)
Gissey sur Ouche	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,029	Sansalone jt.(2015)
Igue du Gral	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,02	Sansalone jt.(2015)
La Fage	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,301-0,242	Sansalone jt.(2015)
Lazaret	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,17-0,13	Sansalone jt.(2015)
Maldidier cave	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,0287-0,02	Sansalone jt.(2015)
Mars	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,191	Sansalone jt.(2015)
Rameaux	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,34-0,3	Sansalone jt.(2015)
Romain la Roche	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,191	Sansalone jt.(2015)
Saint-Aubin	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,029	Sansalone jt.(2015)
Jaurens cave	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,031	Sardella jt.(2014)

Aven de l'Arquet	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,040	Sardella jt.(2014)
Coudoulous I	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,0245-0,01	Sardella jt.(2014)
Santenay	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,191-130	Sardella jt.(2014)
Lunel-Viel	Prantsusmaa	K-pleistotseen	0,400	Tedford jt.(2009)
Castanet	Prantsusmaa	H-pleistotseen	0,035	Villa jt.(2004)
Combe Sauniere	Prantsusmaa	V-Pleistotseen	0,019	Villa jt.(2004)
Zoolithen	Saksamaa	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2009)
Bernburg	Saksamaa	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2009)
Hohle Fels	Saksamaa	H-pleistotseen	magdalenian	Baumann jt.(2020)
Schussenquelle	Saksamaa	H-pleistotseen	0,013	Baumann jt.(2020)
Perick Caves	Saksamaa	H-pleistotseen	MIS 3	Diedrich jt.(2005)
Brillenhöhle	Saksamaa	H-pleistotseen	gravettian	Fosse jt.(2012)
Ehringsdorf	Saksamaa	H-pleistotseen	MIS 7	Made jt.(2014)
Ariendorf	Saksamaa	K-pleistotseen	0,3-0,13	Made jt.(2014)
Jerinina	Serbia	H-pleistotseen	-	Dimitrijevic jt.(1996)
P.pod crvenim stenom	Serbia	H-pleistotseen		Dimitrijevic jt.(1996)
Risovaca	Serbia	H-pleistotseen	0,036	Dimitrijevic jt.(1996)
Smolucka pecina	Serbia	H-pleistotseen		Dimitrijevic jt.(1996)
Vasiljska	Serbia	H-pleistotseen		Dimitrijevic jt.(1996)
Vrelska	Serbia	H-pleistotseen		Dimitrijevic jt.(1996)
Moravany lopata	Slovakkia	H-pleistotseen	gravettian	Fisakova jt.(2013)
Dzerava skala	Slovakkia	H-pleistotseen	0,034	Kaminska jt.(2004)
Ganovce-Hradok	Slovakkia	H-pleistotseen		Krempaska jt.(2008)
Divje Babe I	Sloveenia	H-pleistotseen	0,06	Fosse jt.(2012)
Potocka zijalka	Sloveenia	H-pleistotseen	0,034	Fosse jt.(2012)
Kesslerloch	Šveits	H-pleistotseen	magdalenian	Baumann jt.(2020)
Cotencher	Šveits	H-pleistotseen	Mousterian	Fosse jt.(2012)
Srbsko Chlum-Khor	Tšehhi	H-pleistotseen	0,6	Baryshnikov jt.(2015)
Gravettian Predmos	Tšehhi	H-pleistotseen	0,031	Crockford jt.(2012)
Dolni vestonice	Tšehhi	H-pleistotseen	gravettian	Fisakova jt.(2013)
Jarošov	Tšehhi	H-pleistotseen	gravettian	Fisakova jt.(2013)
Boršice	Tšehhi	H-pleistotseen	gravettian	Fisakova jt.(2013)
Mladec	Tšehhi	K-pleistotseen		Fosse jt.(2012)
Sloup cave	Tšehhi	H-pleistotseen		Fosse jt.(2012)
Trenčianske Bohuslav	Tšehhi	H-pleistotseen	gravettian	Krempaska jt.(2008)
Black Rock	UK	H-pleistotseen	0,057	Flower jt.(2014)
Bleadon Cave	UK	K-pleistotseen	0,24	Flower jt.(2014)
Boscots	UK	K-pleistotseen	0,13	Flower jt.(2014)
Crayford	UK	K-pleistotseen	0,24	Flower jt.(2014)
Hutton Cave	UK	K-pleistotseen	0,24	Flower jt.(2014)
Ilford	UK	K-pleistotseen	0,24	Flower jt.(2014)
Kents Cavern	UK	H-pleistotseen	0,057	Flower jt.(2014)
Marsworth	UK	K-pleistotseen	0,24	Flower jt.(2014)
Oreston	UK	H-pleistotseen	0,057	Flower jt.(2014)
Paviland	UK	H-pleistotseen	0,057	Flower jt.(2014)
Pontnewydd	UK	K-pleistotseen	0,24	Flower jt.(2014)
Sandford	UK	H-pleistotseen	0,057	Flower jt.(2014)

Steetley Quarry Ca	UK	H-pleistotseen	0,13	Flower jt.(2014)
Stump Cross	UK	K-pleistotseen	0,13	Flower jt.(2014)
Tornewton	UK	K-pleistotseen	0,24	Flower jt.(2014)
Windy Knoll	UK	K-pleistotseen	0,13	Flower jt.(2014)
Wretton	UK	K-pleistotseen	0,13	Flower jt.(2014)
Gough Cave	UK	K-pleistotseen	0,24	Currant jt.(2001)
Grey Glase	UK	K-pleistotseen	0,13	Currant jt.(2001)
Joint Mitnor Cave	UK	K-pleistotseen	0,24	Currant jt.(2001)
Banwelbone Cave	UK	K-pleistotseen	0,13	Currant jt.(2001)
Pin Hole	UK	H-pleistotseen	0,057	Currant jt.(2001)
Eliseevichi	Ukraina	H-pleistotseen	0,017	Crockford jt.(2012)
Mezine	Ukraina	H-pleistotseen	epigravettian	Germonpre jt.(2015)
Kaniv	Ukraina	H-pleistotseen		Marciszak jt.(2011)
Emine-Bair-Khosar	Ukraina	H-pleistotseen		Ridush jt.(2013)
Zaskalnaya	Ukraina	H-pleistotseen	0,027	Stepanchuk jt.(2017)
Vertesszöllös	Ungari	K-pleistotseen		Fosse jt.(2012)
Tokod	Ungari	H-pleistotseen	würm	Gasparik jt.(1993)
Bluefish cave	USA	H-pleistotseen	0,025-0,012	Harington jt.(2011)
Dawson	USA	H-pleistotseen	0,021	Harington jt.(2011)
Herschel island	USA	H-pleistotseen	0,016	Harington jt.(2011)
Sixtymile	USA	H-pleistotseen	0,022	Harington jt.(2011)
White river	USA	H-pleistotseen		Harington jt.(2011)
Bonneville	USA	H-pleistotseen	0,017	Nelson jt.(1986)
Maricopa	USA	H-pleistotseen		Nelson jt.(1986)
Rancho la Brea	USA	H-pleistotseen		Nelson jt.(1986)
Taimyr peninsula	Venemaa	H-pleistotseen	0,016	Baryshnikov jt.(2009)
Kostenki	Venemaa	H-pleistotseen	0,043-0,044	Baryshnikov jt.(2012)
Kudaro cave	Venemaa	H-pleistotseen	0,04	Baryshnikov jt.(2012)
Barakaevskaaya	Venemaa	H-pleistotseen	mousterian	Baryshnikov jt.(2012)
Karmalki	Venemaa	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2015)
Khaptashinsky yar	Venemaa	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2015)
Omolon river	Venemaa	H-pleistotseen		Baryshnikov jt.(2015)
Primorskii	Venemaa	H-pleistotseen	0,057	Baryshnikov jt.(2015)
Oyagosski yar	Venemaa	H-pleistotseen	0,026-0,016	Boeskorov jt.(2014)
Razboinichya	Venemaa	H-pleistotseen	0,0335	Crockford jt.(2012)
Avdeevo	Venemaa	H-pleistotseen	gravettian	Crockford jt.(2012)
Mokhovo	Venemaa	K-pleistotseen		Fosse jt.(2012)
Berelekh	Venemaa	H-pleistotseen	0,012	Fosse jt.(2012)
Ignatevskaya	Venemaa	H-pleistotseen	0,035	Kosintsev jt.(2007)
Nikolskaya	Venemaa	H-pleistotseen	0,016	Kosintsev jt.(2007)
Prizhim	Venemaa	H-pleistotseen	0,016	Kosintsev jt.(2007)
Serpievskaya	Venemaa	H-pleistotseen	0,014	Kosintsev jt.(2007)
Smelovskaya	Venemaa	H-pleistotseen	0,03	Kosintsev jt.(2007)
Ust-Katavskaya	Venemaa	H-pleistotseen	0,035	Kosintsev jt.(2007)
Bayslantash	Venemaa	H-pleistotseen	0,013	Kosintsev jt.(2007)
Bezemyany	Venemaa	H-pleistotseen	0,019	Kosintsev jt.(2007)
Blyznetsova	Venemaa	H-pleistotseen	0,028	Kosintsev jt.(2007)
Tronnyi	Venemaa	H-pleistotseen	0,012	Kuzmin jt.(2002)
Zabaikalie	Venemaa	H-pleistotseen		Ridush jt.(2013)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, _____ Eleonore Susi _____,

(autori nimi)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Hallhundi (*Canis lupus*) leviku ja geneetilise mitmekesisuse globaalsed muutused Pleistotseenist tänapäevani“

(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on _____ Urmas Saarma _____,

(juhendaja nimi)

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, 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.

Eleonore Susi

25.05.2020