UNIVERZITA KARLOVA

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Magdalena Šrajnová

Diferenciace a retikulace ve fylogeografii vlka obecného

Differentiation and reticulation in grey wolf phylogeography

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Pavel Hulva, Ph.D.

Konzultant práce: Pavlína Vacková MSc.

Praha 2025

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně, a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu, ze kterých jsem čerpala. Dále prohlašuji, že tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne: ……

…….

(Podpis autora)

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala mému školiteli, prof. RNDr. Pavlu Hulvovi, Ph.D., a mé konzultantce, Pavlíně Vackové, MSc, za užitečné a věcné rady, trpělivost a čas, který mi věnovali při psaní této práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině, která mi byla po celou dobu velkou oporou.

Děkuji.

Abstrakt

Vlk obecný (*Canis lupus*) je široce rozšířená šelma holarktického areálu, jehož genetická struktura odráží kombinaci historických událostí a evolučních procesů. Genetická diferenciace vlčích populací vznikala převážně během pleistocénu v důsledku izolace v glaciálních refugiích, zatímco opětovné kontakty mezi liniemi (vnitrodruhové retikulační procesy) vedly k výměně genetického materiálu. Mezidruhové retikulační procesy, jako je hybridizace s příbuznými druhy rodu *Canis*, zásadně ovlivnily vývoj některých populací. K nejvýraznějším případům patří genový tok mezi vlky a kojoty ve východní části Severní Ameriky či introgrese psích alel do vlčích populacích. Zjištěné vzorce divergence a admixture poskytují podrobnější vhled do evoluční dynamiky druhu a ukazují, že jeho vývoj byl formován jak izolací, tak opakovaným genovým tokem mezi liniemi i druhy.

Klíčová slova: vlk obecný, *canis lupus*, fylogeografie, admixture, hybridizace

Abstract

The grey wolf (*Canis lupus*) is a predator widely distributed across the Holarctic, and its genetic structure reflects a combination of historical events and evolutionary processes. The genetic differentiation of wolf populations mostly occurred during the Pleistocene due to isolation in glacial refugia. Subsequent contact between lineages (intraspecific reticulate processes) led to gene flow. Interspecific reticulate processes, such as hybridization with related *Canis* species, have significantly shaped the genomes of certain populations. Notable examples include gene flow between wolves and coyotes in eastern North America, and introgression of dog´s alleles into wolve´s populations. The observed patterns of divergence and admixture provide a detailed insight into the evolutionary dynamics of the species demonstrating that its development has been shaped by both long-term isolation and repeated gene exchange across lineages and species.

Keywords: gray wolf*, Canis lupus,* phylogeography, admixture, hybridization

Obsah

1. Úvod **1**
2. Fylogeografie vlka obecného **2**
3. Diferenciace vlka obecného **3**
3.1. Indická linie 7
3.2 Tibetská linie 8
3.3. Holarktická linie 9
4. Retikulace ve fylogeografii vlka obecného **9**
4.1. Hybridizace 10
4.1.1. Kojot prérijní 11
4.1.2. Šakal obecný 12
4.1.3. Pes domácí 13
4.2. Admixture 15
Závěr **20**
Citace **22**

1. Úvod

Fylogeografie jako multidisciplinární obor propojuje molekulární genetiku s biogeografií a ekologickou historií, přičemž se snaží rekonstruovat prostorové a časové vzorce genetické diverzity uvnitř druhu (*Avise et al., 1987). Jedním z modelových druhů v této oblasti je vlk obecný (*Canis lupus*), který je, díky své široké ekologické plasticitě a rozsáhlému areálu rozšíření, ideálním objektem pro zkoumání biogeografických procesů v měřítku celých kontinentů (Pilot et al., 2010).

Evoluční historie vlka obecného je úzce spjata s klimatickými změnami pleistocénu, které měly vliv na populační strukturu druhu (Kurtén a Anderson, 1980; Loog et al., 2020). Genetické rekonstrukce naznačují, že během tohoto období docházelo k opakovaným fluktuacím, které byly řízeny střídáním glaciálů a interglaciálů (Leonard et al., 2007; Pilot et al., 2010). Tyto klimatické cykly podporovaly izolaci populací v refugijních oblastech, čímž došlo k vytvoření různorodých genetických struktur (Pilot et al., 2010; Hulva et al., 2024).

Díky molekulárním datům, zejména mitochondriální DNA, bylo možné identifikovat hlavní vývojové linie vlka obecného (Pilot et al., 2010; Zhang et al., 2014; Hennelly et al., 2024). Každá z těchto linií se adaptovala na specifické ekologické podmínky a její diferenciace odráží jak historické biogeografické procesy, tak současnou ekologickou selekci (Leonard et al., 2014; Wang et al., 2022).

Kromě diverzifikace však vývoj vlka obecného výrazně ovlivnila i retikulace – procesy hybridizace a genetické introgrese. Hybridizace vlků s jinými druhy rodu *Canis*, jako jsou psi nebo kojoti, vedla ke vzniku komplexních genomových struktur, které rozostřují klasické fylogenetické vztahy a představují výzvu pro taxonomii a ochranu přírody (Pilot et al., 2018; Gopalakrishnan et al., 2018). V některých případech však může mít introgrese i pozitivní evoluční význam (Wang et al., 2020).

Cílem této práce je popsat fylogeografickou strukturu vlka obecného s důrazem na dva hlavní evoluční mechanismy – diferenciaci a retikulaci. Práce shrnuje poznatky o vývoji jednotlivých linií a analyzuje hybridizační události, které formují současné genetické vzorce napříč jeho areálem.

2. Fylogeografie vlka obecného

Vlk obecný byl během pleistocénu a holocénu rozšířen po celé severní polokouli a jako jeden z mála velkých masožravců přežil vymírání megafauny na konci pleistocénu (Kurtén a Anderson, 1980; Loog et al., 2020). Období pleistocénu trvalo přibližně od 2,6 milionu do 11 700 let před současností (Loog et al., 2020). Bylo provázeno změnami v potravních sítích, které vedly k vyhynutí mnoha velkých predátorů, včetně některých vlčích populací (Loog et al., 2020). Vymírání megafauny mělo významný dopad na genetickou diverzitu pleistocenních vlků (Leonard et al., 2007). Genetické studie naznačují, že během tohoto období došlo k populačním bottleneckům, kdy původní genetické linie pleistoceních vlků byly nahrazeny novými populacemi, které se rozšířily z oblasti Beringie (Loog et al., 2020). Rozšíření vlků z této oblasti bylo pravděpodobně umožněno relativně stabilním klimatem Beringie a to v době, kdy jiné části Eurasie a Severní Ameriky zažívaly výrazné klimatické fluktuace (Clark et al., 2012).

Během Pleistocénu a Holocénu bylo rozšíření vlků ovlivněno střídáním glaciálů a interglaciálů (Pilot et al., 2010). Vlčí populace byly izolovány v různých glaciálních útočištích, což způsobilo jejich genetickou diferenciaci (Pilot et al., 2010). Předpokládá se, že vlci a další druhy využívali během glaciálních období refugia a to v Evropě na Pyrenejském, Apeninském a Balkánském poloostrově, v Severní Americe v oblasti Beringie, a v Asii na Tibetské náhorní plošině a Indickém subkontinentu (Pilot et al., 2010; Loog et al., 2020; Srinivas a Jhala, 2024; Henelly et al., 2024).

V období glaciálů se některé populace vlků stahovali do jižnějších oblastí, zatímco v interglaciálech, kdy došlo k ústupu ledovců, mohly opět kolonizovat severnější oblasti (Leonard et al., 2007). Tyto klimatické cykly, které zahrnovaly posuny vegetačních pásů, změny v dostupnosti kořisti a proměny krajiny (Loog et al., 2020), vedly k opakovaným expanzím a kontrakcím vlčích populací (Avise et al., 1998). Nálezy, jako jsou fosilní pozůstatky vlků z různých lokalit, poskytují důkazy o jejich přítomnosti v různých oblastech během pleistocénu (Loog et al., 2020).

Fosilní vlci z pleistocénu, pocházející z různých částí historického areálu vlka obecného, nesli často mitochondriální linie, které se dnes již nevyskytují. To naznačuje, že tyto linie vymizely a byly nahrazeny liniemi současných populací. Zajímavým příkladem je genom vlka z Taimyrského poloostrova, jehož jaderná DNA se výrazně liší od dnešních vlků, zatímco

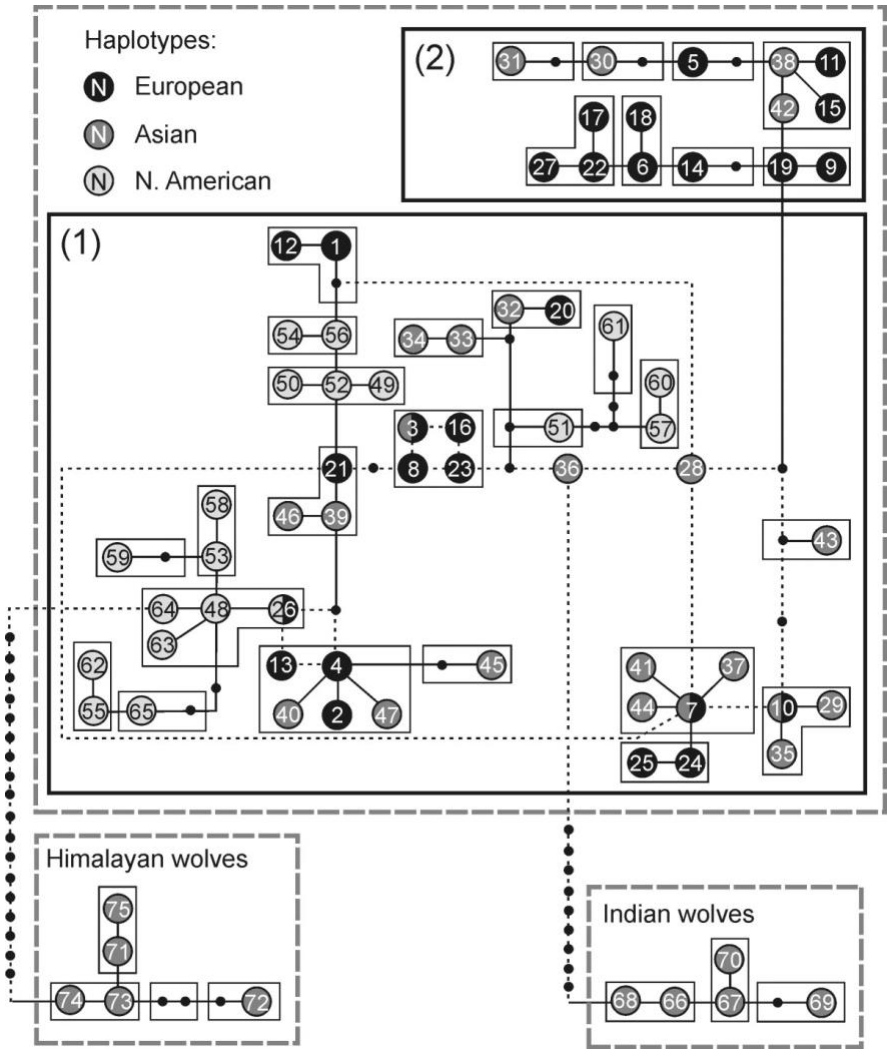
mitochondriální DNA je téměř totožná s tou, kterou nesou současní vlci. Tento nesoulad může být výsledkem post-divergentního genového toku (Pilot et al., 2019). Analýzy kompletních genomů navíc ukázaly, že všichni dnešní vlci i psi pocházejí z jediné prapůvodní populace, která existovala již před více než 20 000 lety (Freedman et al., 2014; Loog et al., 2020).

Zatímco pleistocenní genetická diverzita byla ovlivněna rozsáhlými klimatickými změnami a izolací populací, fylogeografii holocenních vlků začaly formovat i další faktory. Jejich rozsah byl v posledních staletích výrazně omezen lidskou činností a úbytkem přirozeného prostředí (Leonard et al., 2005; Ersmark et al., 2016). Vlci jsou ale přizpůsobiví a díky své vysoké mobilitě dokáží překonávat geografické bariéry a jsou schopni urazit několik stovek až tisíc kilometrů (Ciucci et al., 2009). Tato schopnost disperze může bránit dlouhodobému vytváření stabilních fylogeografických struktur (Ersmark et al., 2016).

Fylogeografie má význam i pro ochranu přírody, protože pomáhá identifikovat geneticky cenné populace a vymezit evolučně významné jednotky (ESU), která je klíčová pro efektivní management ohrožených druhů (Moritz, 1994).

3. Diferenciace vlka obecného

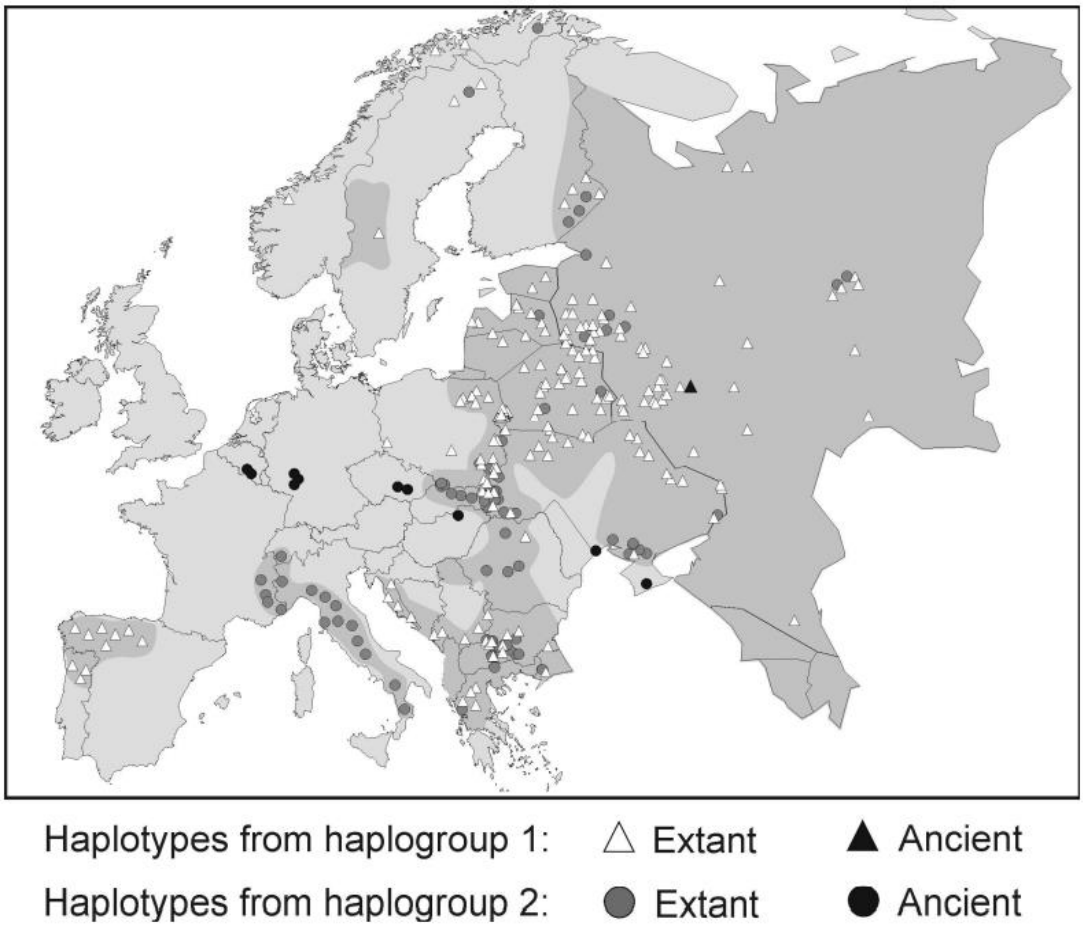
Diferenciace vlků je úzce spojena s postglaciální rekolonizací a ekologickými změnami, které nastaly po skončení posledního glaciálního maxima (Pilot et al., 2010). Pro studium těchto procesů se často využívají genetické markery jako mitochondriální DNA, protože umožňuje rekonstruovat mateřské linie, identifikovat haplotypy a sledovat historické rozšíření populací (*Avise et al., 1987; Avise et al., 1998; Pilot et al., 2010). Výhodou je i její využitelnost při analýze fosilního materiálu, což umožňuje sledovat vyhynulé linie (*Avise et al., 1987; Shapiro a Hofreiter, 2012; Wei et al., 2020). Haploskupina pak sdružuje více příbuzných haplotypů se společným předkem (*Avise et al., 1987; Pilot et al., 2010). Na základě studie Pilot 2010 bylo identifikováno 75 haplotypů: 23 v Evropě, 30 v Asii, 18 v Severní Americe, 3 sdílené mezi Evropou a Asií a 1 sdílený haplotyp mezi Evropou a Severní Amerikou (Obrázek 1.; Pilot et al., 2010).



Obrázek 1. *Rozšíření haplotypů 1 a 2 u současných a starověkých evropských vlků (Pilot et al., 2010)*

V Evropě byly identifikovány dvě hlavní haploskupiny vlků, haploskupina 1 a haploskupina 2, které jsou výsledkem historických klimatických změn a izolace populací v glaciálních refugiích. Haploskupina 1 je fixována na Pyrenejský poloostrov a převládá ve východní Evropě, zatímco haploskupina 2 je fixována na Apeninský poloostrov (Obrázek 2.; Pilot et al., 2010). Alpinská populace vlků pochází z izolované italské populace na Apeninském poloostrově a vyznačuje se unikátním haplotypem patřícím do haploskupiny 2, která je spojena s vyhynulou linií rozšířenou v Eurasii a Severní Americe během pozdního pleistocénu. Naproti tomu středoevropská populace patří do haploskupiny 1, která po posledním glaciálním maximu nabyla na četnosti, a v posledních tisíciletích převládla nad haploskupinou 2 (Hulva et al., 2024). To je pravděpodobně důsledkem environmentálních a ekologických změn, k nimž

došlo po posledním glaciálním maximu (Hulva et al., 2024), jelikož haploskupiny vlků z pleistocénu tak vykazují vyšší genetickou diverzitu než současní vlci a analýzy mitochondriální DNA ukazují, že obě haploskupiny byly rozšířeny po celé Eurasii (Leonard et al., 2007).



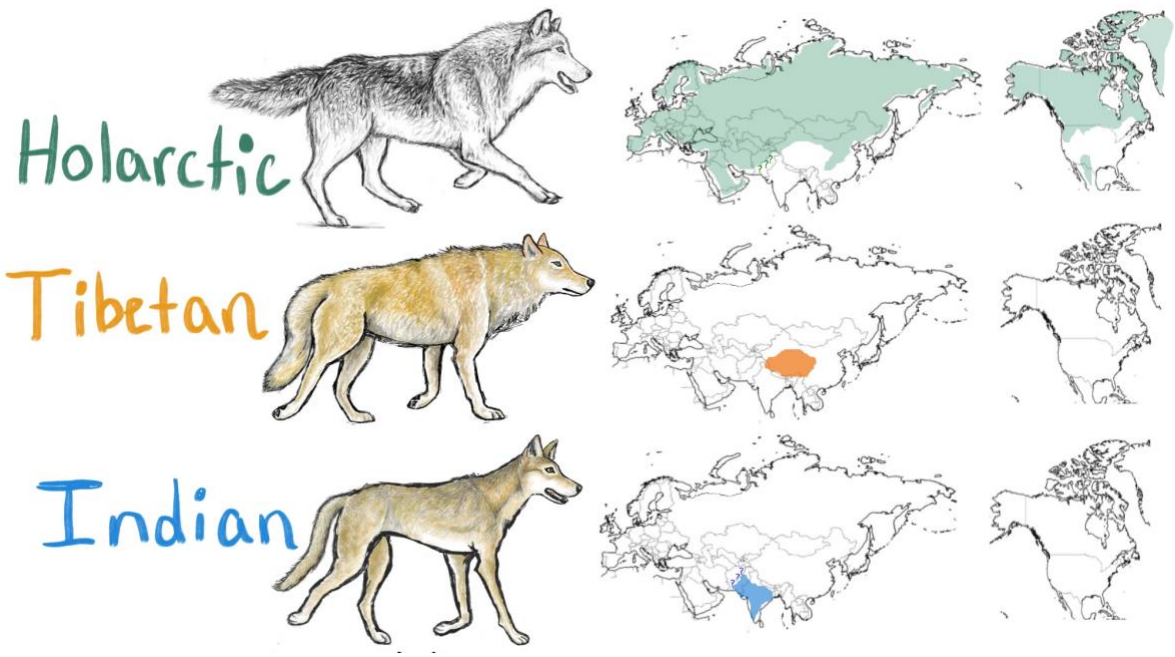
Obrázek 2. *Geografické rozložení haploskupin vlků obecných v Evropě (Pilot et al., 2010)*

U současných vlků v Severní Americe se vyskytuje pouze haploskupina 1 (Pilot et al., 2010). Genetické studie naznačují, že moderní holarktičtí vlci pocházejí z populace, která se začala šířit během pozdního pleistocénu, pravděpodobně v reakci na ekologické tlaky (Loog et al., 2020; Pilot et al., 2010). K rozšíření vlků do Severní Ameriky došlo během existence pevninského mostu mezi Eurásií a Severní Amerikou, a před spojením Kordilleránského a Laurentidského ledovcového štítu před 23 000 lety (Koblümer, 2016). Beringijský pevninský most, tvořený v dnešní oblastí Beringova průlivu, sehrál zásadní roli v šíření mnoha druhů mezi kontinenty. Tento most byl periodicky přístupný při poklesu mořských hladin, zejména během maxim glaciálních období, a sloužil jako koridor pro migraci fauny v obou směrech (Goebel et

al., 2008). Pleistocenní pevninské mosty umožnily také kolonizaci japonských ostrovů (Koblümer, 2016), avšak pro vývoj vlků byla primární právě Beringie, která fungovala nejen jako most, ale také jako refugium. Analýzy ancient DNA ukazují, že populace vlků jižně od ledovcových štítů byla geneticky velmi podobná vlkům z Beringie (Loog et al., 2020). K zaplavení beringijského pevninského mostu došlo před 11 000 lety, čímž došlo k přerušení pozemní cesty mezi Asií a Severní Amerikou a následné izolaci populací na obou stranách (Jakobsson et al., 2017). Jedinci s haploskupinou 2 byli zaznamenáni pouze z pleistocénních fosilií (Hulva et al., 2018). Haploskupiny amerických vlků jsou bazální vůči současným vlkům, což naznačuje, že moderní severoameričtí vlci nejsou přímými potomky pleistoceních vlků. Téměř všichni moderní holarktičtí vlci sdílejí společný původ, zatímco pleistocenní severoameričtí vlci jsou fylogeneticky spojeni s odlišnou skupinou moderních evropských haplotypů (Leonard et al., 2007).

Mimo Evropu a Severní Ameriku vykazují odlišné haploskupiny i asijské linie vlků. Tibetská populace je charakteristická haploskupinou T1, která je evolučně adaptovaná na podmínky vysoké nadmořské výšky (Zhang et al., 2014), zatímco indická linie nese haploskupinu I1, spojenou s aridními ekosystémy Indického subkontinentu (Wang et al., 2022). Haplotypy indických a tibetských vlků jsou výrazně odlišné a oddělené více než šesti mutacemi, což překračuje práh 95 % parsimoniálního spojení, a tvoří tak samostatné vývojové linie (Pilot et al., 2010).

Fylogenetické studie ukazují, že indická linie se oddělila jako první, následovala tibetská a teprve poté holarktická linie (Obrázek 3.; Hennelly et al., 2021). Divergence indických vlků nastala pravděpodobně před více než 250 000 lety, čímž se řadí mezi nejbazálnější linii v rámci druhu (Sharma et al., 2004; Loog et al., 2020). Tibetští vlci divergovali krátce poté, přičemž zůstávali dlouhodobě izolováni na Tibetské náhorní plošině.



Obrázek 3. *Geografické rozšíření tří hlavních mitochondriálních linií Canis lupus (Hennelly et al., 2021).*

Podle studie Aggarwal et al. (2007) jsou dvě populace vlků indických a himálajských geneticky výrazně odlišné nejen od sebe navzájem, ale také od všech ostatních vlků, včetně poddruhů *C. lupus chanco* a *C. lupus pallipes*. Genetická analýza mitochondriálního cytochromu b potvrdila jejich samostatnost, což vedlo autory k návrhu uznat tyto populace jako samostatné druhy *Canis himalayensis* a *Canis indica* (Aggarwal et al., 2007).

3.1. Indická linie

Vlci indické linie (*Canis lupus pallipes*) obývají suché a travnaté oblasti indického subkontinentu a preferují otevřené nížinné biotopy (Shrinivas, 2024). Vyskytují se zejména v západní Indii v krajině Saurashtra-Kachchh-Thar. Významné populace se vyskytují také v Madhjapradéši, Rádžasthánu, Gudžarátu a Mahárášťře (Jhala et al., 2022). Vlci v jihozápadní Asii rovněž vykazují znaky indického původu, což pravděpodobně souvisí s dřívějším rozšířením této linie (Hennelly et al., 2024). Indičtí vlci patří mezi nejmenší vlky na světě (Hennelly et al., 2024) a jsou jedinými vlky, kteří se rozmnožují v zimě (Shrinivas, 2024).

Indická linie se oddělila od ostatních vlků během glaciálních období, kdy byla izolována na indickém subkontinentu (Wang et al., 2022). Studie mtDNA z roku 2004 potvrzuje, že vlci

indičtí představují výrazně odlišnou linii od ostatních vlků a psů a tvoří jejich sesterskou linii (Sharma et al., 2004).

Jejich stav je však nejistý. Populace je odhadována na přibližně 3 100 dospělých jedinců, což je srovnatelné s populací tygrů v Indii (Jhala et al., 2022). Ochrana indických vlků je náročná, protože většina jejich populace žije mimo chráněné oblasti a v současnosti neexistují žádné cílené snahy o jejich ochranu (Hennelly et al., 2024). Tato otázka je obzvlášť naléhavá v případě vlka indického, který patří mezi nejohroženější populace vlků na světě (Pilot et al., 2021).

3.2 Tibetská linie

Tibetská linie vlků (*Canis lupus chanco*) se vyskytuje v jižní Asii. Obývá oblasti Himalájí v Nepálu, Tibetskou plošinu a horské oblasti střední Asie (Henelly et al., 2021; Henelly et al., 2024). Tato oblast má komplexní reliéf, který se formoval v důsledku orogenních procesů během eocénu, kdy kolize Indie s Asií způsobila vyzdvižení Himalájí a Tibetské plošiny (Werhahn et al., 2020). Odlišení vlků tibetskych bylo potvrzeno na základě analýzy mitochondriálního genomu a sekvenci genů ZFX (zinc-finger X-chromosomal) a ZFY (zinc-finger Y-chromosomal) (Werhahn et al., 2017).

Tibetští vlci jsou, ve srovnání s jinými liniemi, větší a hustěji až vlnitě, což jim poskytuje izolaci proti chladnému klimatu vysokohorských oblastí (Zhang et al., 2014; Hennelly et al., 2024).

Tato linie si vytvořila adaptaci na vysokohorské prostředí Qinghai-Tibetské plošiny, která se nachází ve výšce nad 3 000 m. Je to prostředí s nízkou koncentrací kyslíku, které vytváří selekční tlak a adaptaci na hypoxické podmínky. Mezi klíčové geny spojené s těmito adaptacemi patří EPAS1, ANGPT1 a RYR2. Gen EPAS1 reguluje erytropoetin (EPO) a vaskulární endoteliální růstový faktor (VEGF) pro zlepšení přenosu kyslíku, ANGPT1 podporuje zvýšenou vaskularizaci tkání pro lepší dodávku kyslíku a RYR2 ovlivňuje srdeční funkci prostřednictvím uvolňování vápníku (Zhang et al., 2014).

Navzdory jejím unikátním adaptacím a odlišnému genetickému profilu zůstává tato linie relativně málo prozkoumaná (Werhahn et al., 2017; Hennely, 2024), přestože se jejich celkový počet odhaduje jen na 400–1000 jedinců (Srinivas a Jhala, 2024). S ohledem na její vzácnost by bylo vhodné věnovat této populaci detailnější výzkum, jenž by mohl přispět k její ochraně.

3.3. Holarktická linie

Holarktická linie vlků se vztahuje k současným populacím vlků, které jsou rozšířeny po holarktické oblasti, zahrnující části Severní Ameriky, Evropy a Asie (Leonard et al., 2007). Je to nejrozšířenější a nejlépe prostudovaná mezi liniemi vlků (Henelly et al., 2024). Jedinci této linie se vyznačují většími tělesnými rozměry, mohutnou stavbou těla a hustou srstí přizpůsobenou chladnějším klimatickým podmínkám (*Frame, 2004). Zbarvení srsti se pohybuje od světle šedé až po téměř černou, přičemž tmavá varianta je, díky historické hybridizaci s domácími psy, častější v Severní Americe (Anderson et al., 2009). Zajímavostí je, že v rámci holarktické linie existuje vysoká genetická variabilita a adaptivní diverzifikace, umožňující vlkům osídlit širokou škálu ekosystémů od tundry po smíšené lesy mírného pásu (Pilot et al., 2010). Rozdíly lze najít i ve fenotypové diverzitě, kdy jedinci ze severních oblastí obvykle dosahují větších tělesných rozměrů než ti z jižních populací (Hulva et al., 2024). Tato linie je odlišná od jiných divergentních linií vlků jako jsou indická a tibetská (Henelly et al., 2021). Skupina vlků je geneticky podobná napříč celým svým areálem, přestože zahrnuje velké geografické území (Víla et al., 1999), a téměř všichni moderní holarktští vlci sdílejí společného předka se severoamerickými vlky z pozdního pleistocénu (Leonard et al., 2007). Tato linie odráží masivní expanze, během pleistocénu napříč velkou částí Eurasie a do Severní Ameriky, s opakovaným genovým tokem mezi jejími populacemi za posledních 100 000 let (Henelly et al., 2024).

Během pozdního pleistocénu prošla holarktická linie několika expanzními vlnami, které ji přivedly do kontaktu s Indickým subkontinentem a Tibetskou náhorní plošinou. K této expanzi pravděpodobně došlo, když se holarktičtí vlci rozšířili do oblastí, kde byly indické a tibetské populace izolovány v glaciálních útočištích (Henelly et al., 2024). Rozšíření holarktické linie do těchto oblastí vedlo ke vzniku kontaktních zón s dalšími geneticky odlišnými liniemi vlků, kde dochází k omezenému genovému toku a vytváření jasných genetických hranic. (Henelly et al., 2021)

4. Retikulace ve fylogeografii vlka obecného

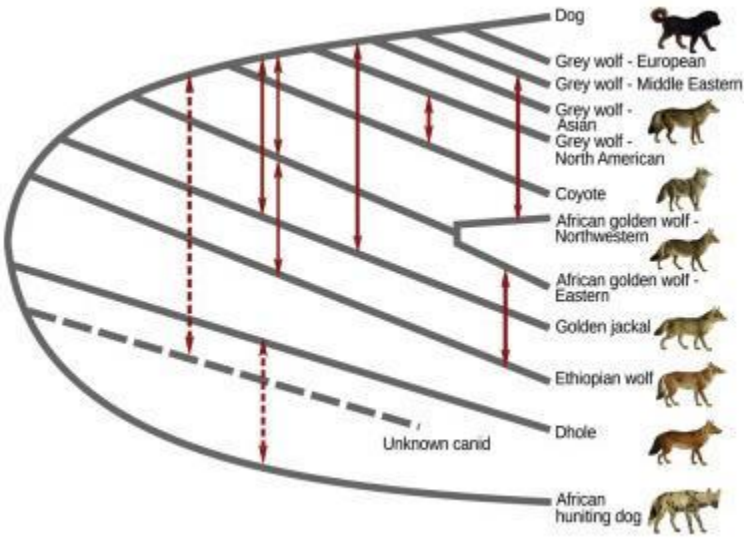
Retikulace je evoluční proces, při němž se genetické linie znovu propojují skrze hybridizaci nebo admixture. Na rozdíl od klasické fylogeneze, zobrazované jako strom s oddělenými větvemi, vytváří retikulace složitou síť evolučních vztahů (Mallet, 2005; Arnold, 2009).

U rodu *Canis* je tento jev běžný. Všechny jeho druhy jsou schopné hybridizace vedoucí ke vzniku životaschopných potomků, což svědčí o neúplné reprodukční izolaci (Hindrikson et al., 2012). U vlka obecného dochází ke genetickému míšení jak mezi populacemi, tak mezi druhy, například s kojoty nebo psy, ale i mezi jednotlivými vlčími liniemi (Pilot et al., 2010, Gopalakrishnan et al., 2018).

Hybridizace může přinášet výhodné genetické varianty, ale zároveň ohrožuje genetickou integritu některých druhů. To platí například pro vlčka etiopského (*Canis simensis*) nebo severoamerické druhy jako vlk rudohnědý (*Canis rufus*) a vlk lesní (*Canis lycaon*), jejichž historie i současnost jsou ovlivněny introgresí kojotí DNA (Gottelli et al., 1994; vonHoldt et al., 2011; Stephens et al., 2015; Vilaça et al., 2023).

4.1. Hybridizace

Mezidruhová hybridizace hrála významnou úlohu při adaptivní radiaci celého kladu vlka obecného (Obrázek 4.; Gopalakrishnan et al., 2018). Umožnila rozsáhlý genový tok mezi různými druhy rodu *Canis*, který vedl ke genetickému obohacení populací a podpořil vznik nových adaptací. Tento proces vedl také ke vzniku hybridních druhů (Gopalakrishnan et al., 2018).



Obrázek 4. *Evoluční historie čeledi psovitých (Canidae). Plné šipky označují známé události admixture, přerušované šipky odkazují na nově objevené vzorce genového toku. (Gopalakrishnan et al., 2018).*

Hybridizace představuje významný faktor formující genetickou strukturu vlčí populace i v současnosti, zejména v oblastech s antropogenním vlivem (*Randi, 2011).

4.1.1. Kojot prérijní

Jedním z nejlépe zdokumentovaných recentních případů hybridizace s vlky je křížení s kojotem (*Canis latrans*). Kojot je středně velká psovitá šelma, která se vyskytuje především v Severní a Střední Americe a jejíž areál se od původního západu Spojených států rozšířil téměř po celém severoamerickém kontinentu, včetně městských oblastí (Way et al., 2010).

Hybridizace mezi vlky a kojoty je v Severní Americe rozšířená, přičemž genetické studie prokázaly přítomnost kojotí DNA v historických i současných populacích vlků v oblasti Velkých jezer a jihovýchodní Kanady (Bergström et al., 2022; Vilaça et al., 2023). Vlci a kojoti patří do stejné vývojové větve rodu *Canis* a sdílejí společného předka, od kterého se oddělili přibližně před 1 až 2 miliony lety (Bergström et al., 2022; vonHoldt et al., 2011). Kojoti jsou schopni hybridizovat jak s vlky, tak se psy, přičemž pravděpodobnost přiřazení kojotů k psímu klastru se pohybovala mezi 0 a 15 % a k vlčímu klastru mezi 0 a 7 % (Pilot et al., 2018). K hybridizaci dochází častěji mezi samci vlků a samicemi kojotů (Hindrikson et al., 2012), tuto asymetrii potvrzuje přítomnost vlčí DNA v jaderném genomu, ale její absence v mitochondriálním genomu kojotů z Ohia (Monzón et al., 2014).

Hybridizace vlků obecných s kojoty se vyskytuje především v oblastech, kde je oslabena sociální struktura vlčích smeček, což je často důsledkem lidské činnosti (Stronen et al., 2012). V západní části Severní Ameriky se hybridizace mezi vlky a kojoty nevyskytuje, pravděpodobně kvůli silnému mezidruhovému antagonismu, který brání úspěšnému páření (Bergström et al., 2022).

Analýza starověkých vlků ukázala, že introgrese kojotí DNA probíhala již v pleistocénu. Mitochondriální DNA kojotího původu byla identifikována u dvou vlků z oblasti Yukonu, jejichž stáří bylo odhadnuto na více než 80 000 let (Bergström et al., 2022). Naopak pětný tok genetické informace z vlků do kojotů zjištěn nebyl (Bergström et al., 2022).

Hybridizace může hrát roli i ve vzniku nových druhů. Vlk lesní (*Canis lycaon*) i vlk rudohnědý (*Canis rufus*) vznikly pravděpodobně v důsledku historické hybridizace mezi příslušníky rodu *Canis*. Vlk lesní je považován za výsledek křížení vlka obecného a kojota, přičemž podle genomových dat došlo k oddělení této linie od vlka přibližně před 67 000 lety a k introgresi

kojotí DNA asi před 37 000 lety (Vilaça et al., 2023). Ačkoli se u této linie v průběhu vývoje opakovaně vyskytovala hybridizace s jinými druhy rodu *Canis*, genetické analýzy potvrzují její status samostatného druhu (Rutledge et al., 2010; Vilaça et al., 2023). Současný výskyt vlka lesního je omezen převážně na jihovýchodní Kanadu a severovýchodní oblasti Spojených států. Vlci lesní jsou, v porovnání s vlky obecnými, menší, štíhlejší a často tmavěji zbarvení (Nowak et al., 2009).

Vlk rudohnědý má spornou evoluční historii. Podle vonHoldt et al. (2011) existují tři hlavní hypotézy jeho původu: 1. jako samostatný severoamerický druh blízce příbuzný šedým vlkům starého světa; 2. jako druh, který se vyvinul nezávisle z předka podobného kojotovi v novém světě; nebo 3. jako hybridní populace vzniklá křížením šedých vlků a kojotů. Genetické studie ukazují, že současné populace vlka rudohnědého nesou vysoký podíl kojotí DNA, což výrazně komplikuje jeho taxonomické zařazení (vonHoldt et al., 2011; vonHoldt et al., 2022). Navzdory této genetické komplexitě zpráva Národní akademie věd USA z roku 2019 potvrdila, že *Canis rufus* představuje samostatně rozpoznatelný taxon (NASEM, 2019).

Podíl kojotí ancestry je nejvyšší u vlků rudohnědých, nižší u vlků lesních a vlků z oblasti velkých jezer, nejnižší, ale stále detekovatelný, je u vlků mexických a atlantské vlčí populace (Sinding et al., 2018). Přičemž u vlků rudohnědých je podíl 40 % vlka a 60 % kojota, vlků lesních 60 % vlka a 40 % kojota a vlků z oblasti velkých jezer 75 % vlka a 25 % kojota (Sinding et al., 2018).

Otázka původu vlků rudohnědých a vlků lesních však zůstává předmětem vědecké debaty. Doposud není jasné, zda vznikli hybridizací vlka obecného a kojota, nebo ve vzniku těchto druhů hrál roli i jiný zaniklý canid (Sinding et al., 2018).

4.1.2. Šakal obecný

Dalším druhem schopným hybridizovat s vlkem je šakal obecný (*Canis aureus*), středně velká psovitá šelma patřící rovněž do rodu *Canis* (Kazimirov et al., 2024). Jeho areál výskytu zahrnuje jižní Evropu, Blízký východ, Indii a jižní Asii, přičemž se šíří směrem na sever a západ Evropy (Ninausz et al., 2023). Ačkoliv jsou vlk obecný a šakal obecný geneticky blízce příbuzní, přímé důkazy o hybridizaci těchto dvou druhů ve volné přírodě jsou zatím velmi omezené. Ggenetické nálezy ale potvrzují introgresi mezi šakalem obecným a vlkem africkým v Izraeli (Ninausz et al., 2023). V jednom případě byl geneticky určen jedinec odpovídající hybridu druhé generace (F2) mezi vlkem a šakalem, což potvrzuje reprodukční kompatibilitu

těchto druhů (vzorek z roku 2021) (Kazimirov et al., 2024). U jedinců podezřelých z hybridizace šakala obecného a vlka obecného nebyla dosud zjištěná mitochondriální DNA odpovídající šakalovi, což naznačuje, že v těchto případech byla matkou pravděpodobně samice vlka (Galov et al., 2015; Kazimirov et al., 2024). Tento vzorec je v souladu s obecně pozorovanou sexuální asymetrií hybridizace u psovitých (Hindrikson, 2012).

Přímý důkaz o hybridizaci mezi vlkem obecným a šakalem obecným ve volné přírodě chybí, ale genetické důkazy o míšení existují mezi šakaly a vlky africkými (*Canis lupaster*) (Ninausz et al., 2023). Přičemž bylo zjištěno, že vlk africký má hybridní původ. Genomová analýza odhalila přibližně 72 % podíl vlka obecného a 28 % podíl vlčka etiopského (*Canis simensis*), to podporuje hypotézu o jeho původu z mezidruhového křížení (Gopalakrishnan et al., 2018).

Studie Kazimov (2024) poukazuje na fakt, že někteří jedinci s fenotypem připomínajícím křížence vlka a šakala mohou ve skutečnosti pocházet z hybridizace vlka s domácím psem (Kazimov, 2024). Přestože byly případy křížení mezi šakalem obecným a domácím psem již zaznamenány, ve volné přírodě se jedná o vzácný jev (Galov et al., 2015).

Existují i případy cílené hybridizace šakala s domácím psem. Příkladem je pak program vedený Klimem Sulimovem, jehož výsledkem bylo vytvoření tzv. Sulimovových psů, kteří byli šlechtěni jako specializované pracovní plemeno využívané k detekci výbušnin (Ninausz et al., 2023).

4.1.3. Pes domácí

Nejčastějším případem hybridizace vlka obecného je křížení s domestikovaným psem (*Canis lupus familiaris*) (*Randi, 2011). Fylogenetické studie řadí psy a vlky jako sesterské taxony (Hindrikson et al., 2012), přičemž pes domácí je nejstarším domestikovaným druhem a od vlka obecného se oddělil mezi 11 000 a 35 000 lety (*Freedman et al., 2017). Tato relativně nedávná divergence znamená, že mezi vlky a psy neexistují plně vyvinuté reprodukční bariéry, a proto je mezi těmito druhy hybridizace častá (Pilot et al., 2018). K tomuto jevu dochází především v oblastech s nízkou hustotou vlčích populací, kde může být nalezení vhodného vlčího partnera omezené (Godinho et al., 2011). Proces hybridizace mezi divokými a domestikovanými taxony je dobře zdokumentován, ale její evoluční důsledky nejsou zcela pochopeny (*Freedman et al., 2017).

Hybridi jsou obvykle plodní a mohou vést k různým stupňům genomové introgrese (Donfrancesco et al., 2019). Tato introgrese může vést jak k negativním důsledkům, jako je genetický zánik a ztráta lokálně adaptovaných genofondů, tak i k přenosu adaptivních alel, které mohou zvýšit adaptivní potenciál populací v měnícím se prostředí (*Freedman et al., 2017). V důsledku introgrese může dojít ke ztrátě unikátních adaptací nebo vyhynutí, ale může mít i pozitivní vliv, jako je přenos adaptivní alel, které mohou zvýšit adaptivní potenciál populací v měnícím se prostředí (*Freedman et al., 2017). Příkladem pozitivního evolučního vlivu hybridizace je introgrese genu EPAS1 do vlků tibetských, který je spojen s adaptací na prostředí s nízkým obsahem kyslíku ve vysokých nadmořských výškách (Pilot, 2021). Genetické analýzy ukazují, že tento adaptivní gen pravděpodobně pochází z dosud neznámé divergentní linie, a byl zachován selekcí v extrémním prostředí Tibetské náhorní plošiny (Wang et al., 2020). Hybridizace s psy způsobila i fenotypové změny, například černé zbarvení srsti u severoamerických vlků, které bylo do druhu zavlečené prostřednictvím introgrese (Ninausz et al., 2023). Současné odhady ukazují, že poměr psů k volně žijícím vlkům v Evropě dosahuje přibližně 1500:1, což představuje vysokou pravděpodobnost kontaktu mezi těmito druhy (Pilot, 2021). Není však známo, jak antropogenní introgrese ovlivňuje adaptivní variabilitu na celogenomové úrovni u divokých populací vlků (Pilot, 2021). Výskyt hybridních jedinců byl zaznamenán zejména ve Středomoří, v oblastech jako je Apeninský a Balkánský poloostrov. Co se týče údajů o hybridizaci ve Skandinávii a na severovýchodě Evropy, konkrétně v Lotyšsku (Vilà et al., 2003; Godinho et al., 2011; Hindrikson et al., 2012), do starších prací se pravděpodobně promítá zkreslení způsobené nedostatečnou statistickou silou mikrosatelitových datasetů (Randi et al. 2014), nové práce založené na analýzách stovek celých genomů intenzivnější introgresi psích alel do vlčích genomů nepotvrzují (Smeds et al. 2021). O asijských populacích vlků existuje méně výzkumů, ale byla zaznamenána hybridizace mezi vlky a psy na Kavkaze a v Íránu (Aghbolaghi et al., 2014; Pilot et al., 2014).

Pilot et al. (2018) zjistili, že euroasijští vlci nesou malé segmenty genomu psího původu u 62 % analyzovaných jedinců. Hybridizace mezi vlky a psy je v Severní Americe méně častá, s výjimkou mexických vlků, u nichž bylo detekováno 0,7 až 5,1 % SNP alel psího původu. Naproti tomu většina ostatních severoamerických vlků vykazuje méně než 0,6 % těchto alel, což svědčí o nízké míře kontaktu s domácími psy ve volné přírodě. Vlci mohou preferovat křížení s kojoty spíše než s psy, to může být důležité pro pochopení hybridizačních vzorců v této oblasti.

Páření mezi vlky a psy vykazuje známky sexuální asymetrie, častěji dochází ke křížení mezi samicemi vlků a samci psů (Hindrikson et al., 2012). Tato asymetrie může být důsledkem rozdílů v sociálním chování a reprodukční strategii obou druhů. Samice vlků žijí obvykle v rámci smečky s omezeným přístupem k reprodukci, který je řízen hierarchií. V takové situaci mohou samice vlků vyhledávat psy (*Randi, 2011; Hindrikson et al., 2012). Dalším faktorem je rozdíl v reprodukčním cyklu. Psi ztráceli během domestikace sezónní reprodukci a mohou se rozmnožovat celoročně, zatímco vlci se rozmnožují jednou ročně v přesně vymezeném období (*Freedman et al., 2017). Pokud je samice vlka v říji a nemá k dispozici vlčího partnera, může být přítomný samec psa jediným dostupným samcem. (Hindrikson et al., 2012; Pilot et al., 2018). Dalším faktorem je, že samice vlků jsou aktivnější v hledání psů jako partnerů a byly pozorovány, jak volají po samcích psů během období páření (Hindrikson et al., 2012; Pilot et al., 2018).

Hybridizace mezi vlky a psy neprobíhala pouze spontánně v přírodě, ale v některých případech byla člověkem cíleně využívána jako metoda pro vyšlechtění nových psích plemen se specifickými vlastnostmi. Příkladem této cílené hybridizace je československý a saarloosův vlčák. Československý vlčák vznikl v 50. letech 20. století křížením německých ovčáků s divokými karpatskými vlky. Tento šlechtitelský projekt začal původně jako vojenský experiment v bývalém Československu, jeho cílem bylo vytvořit odolné a vytrvalé plemeno vhodné pro hlídání státních hranic během studené války (Smetanová, 2015). Saarloosův vlčák je plemeno, které vzniklo ve 30. letech 20. století díky experimentálnímu chovatelskému projektu vedenému Leendertem Saarloosem, který rovněž křížil plemeno německého vlčáka s vlkem (Báčová et al., 2025). Cílem bylo vytvořit plemeno se silnými přírodními instinkty, které by bylo odolnější a mělo lepší smysly než tehdejší pracovní psi. Genetické studie ukazují, že saarloosův vlčák má vyšší koeficient inbreedingu než československým vlčák, což odráží inbreeding během jeho vývoje (Báčová et al., 2025). V současnosti je saarloosův vlčák využíván především jako společenský pes, zatímco československý vlčák je využíván jako pracovní a služební pes i v rámci policejních složek (Räber a Kulová, 1994).

4.2. Admixture

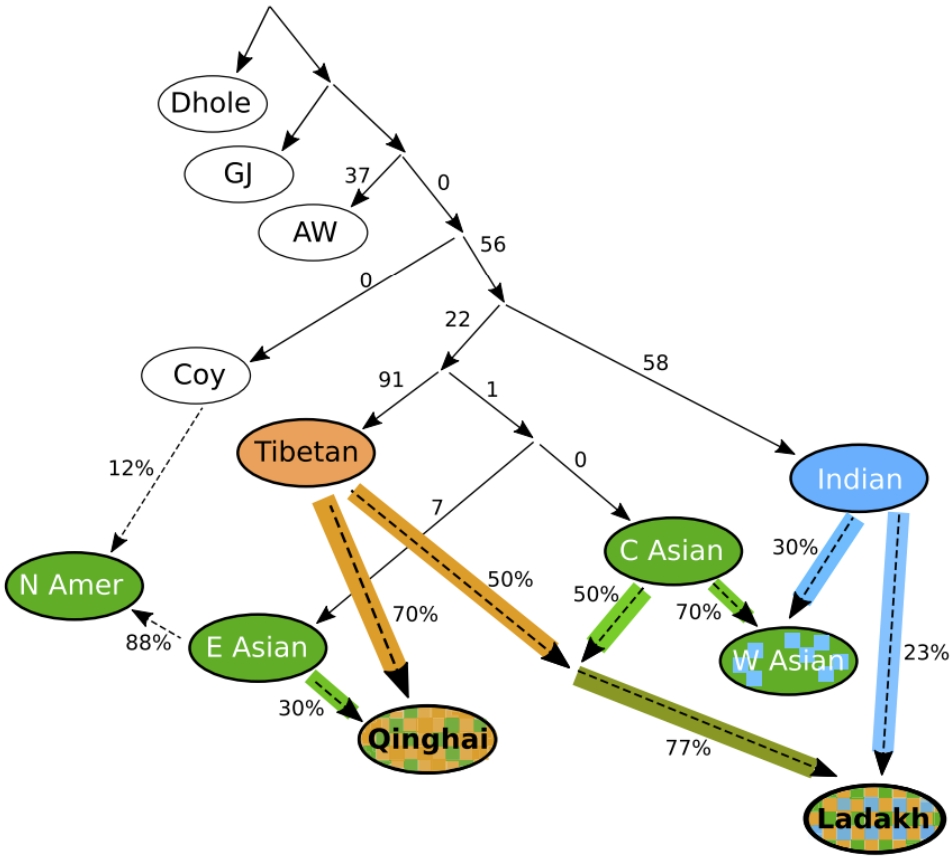
Admixture označuje genetické mísení mezi dvěma nebo více dříve izolovanými populacemi vlků. Výsledkem je vznik nových genetických kombinací v potomcích, kteří nesou znaky více původních linií (Dries, 2009). V genetice je admixture analyzována pomocí tzv. Ancestry informativních markerů (AIMs), které pomáhají rozlišit původ jednotlivých částí genomu

(Dries, 2009). Tento proces vede ke vzniku hybridních genomových struktur, jež mohou narušit klasické fylogenetické vztahy (Dries, 2009; Hennelly et al., 2021).
Fylogenetické rekonstrukce založené na genomových datech ukazují, že západoasijští vlci nesou známky mísení mezi indickou a holarktickou linií (Fan, 2016; Hennelly et al., 2021). Tento historický genový tok mohl probíhat v oblasti Íránu, Afghánistánu a Pákistánu, kde se rozšíření těchto dvou linií překrývalo (Hennelly et al., 2024). Morfologická podobnost mezi indickými a západoasijskými vlky, například tvarem lebky, podporuje tuto hypotézu (Nowak et al., 2009).

Tibetští vlci vykazují známky genetické introgrese ze středoasijských a východoasijských populací holarktických vlků (Hennelly et al., 2021). K tomuto toku pravděpodobně docházelo na severních okrajích tibetské plošiny. Geny související s adaptací na hypoxii, jako například EPAS1, mohly být přeneseny během těchto kontaktů, což ukazuje na přítomnost adaptivní introgrese (Wang et al., 2020). Navzdory geografické blízkosti zůstává genový tok mezi indickou a tibetskou linií omezený. Genetické analýzy ukazují, že indičtí vlci sdílejí více alel se západoasijskými vlky než s tibetskými (Hennelly et al., 2024). Genová výměna mezi těmito dvěma liniemi proběhla pouze v omezené míře, pravděpodobně v důsledku ekologických a geografických bariér, jako je například pohoří Himálaj, a fakt, že vlci tibetští obývají oblasti s větší nadmořskou výškou (Zhang et al., 2014; Hennelly et al., 2024). Tuto izolaci dále podporují i výsledky mikrosatelitní analýzy, které prokázaly úplnou absenci admixture mezi vlky indickými a vlky tibetskými, čímž potvrzují absenci současného genového toku mezi nimi (Shrinivas, 2024).

V oblasti Ladakh-Karakoram se nachází kontaktní zóna mezi holarktickou a tibetskou linií vlků. Vyznačuje se výrazným genetickým rozhraním, které naznačuje existenci reprodukční bariéry, které omezují genový tok mezi oběma liniemi (Henelly et al., 2021). Její úzký rozsah naznačuje, že faktory spojené s vysokohorským prostředím, nebo faktory spojené s preferencí jedinců zůstat ve svém původním prostředí, mohou přispívat k udržování těchto genetických hranic (Werhahn et al., 2020). Další kontaktní zóna mezi holarktickou a indickou linií se nachází v horských oblastech lemujících nížinné údolí řeky Indu v Pákistánu. Zatímco vlci, žijící v nižších nadmořských výškách a jižních částech Pákistánu nesou převážně genetický materiál indického původu, jedinci ve vyšších polohách vykazují více genetických znaků holarktické linie. Tento vzorec genetického míšení odpovídá dosavadním mitochondriálním a morfologickým studiím (Henelly et al., 2024). Obrázek 5 zobrazuje

odhady admixture u vlků z Ladakhu, Čching-chaj a západní Asie ve vztahu k pěti primárním populacím vlků. Barevné šipky a procenta odpovídají odhadovaným podílům ancestry a admixture z primárních populací vlků ve střední Asii, východní Asii, Severní Americe, Tibetu a Indii. Jako referenční skupiny byly použity dhoul, šakal obecný, vlk africký a kojot prérijní (Henelly et al., 2021).



Obrázek 5. *Graf odhadů admixture vlků z Ladakhu, Čching-chaj a západní Asie ve vztahu k primárním populacím vlků (Henelly et al., 2021)*

Na úrovni jednotlivých vlčích populací se admixture dále komplikuje. I v rámci stejné linie dochází k rozdílům v míře genového toku. Křížení mezi odlišnými populacemi ovlivňuje jejich genetické i fenotypové vlastnosti (Hulva et al., 2018).

Ve střední Evropě dochází k admixture mezi dříve izolovanými vlčími populacemi, karpatské a středoevropské (Hulva et al. 2018) a alpské a středoevropské (Hulva et al., 2024). Karpatská populace vykazuje vysokou genetickou diverzitu a známky sekundárních kontaktů, zejména s nížinnými vlky, což dokládá výskyt haplotypů w1 a w2 v západních Karpatech (Hulva et

al., 2018). Haplotyp w4, typický pro ukrajinskou pontickou populaci, byl zaznamenán v rumunských Karpatech, což poukazuje na genový tok z východu (Huvla et al., 2018). Středoevropská populace, která se šíří z oblasti Baltského moře, vykazuje při své expanzi směrem na západ a jih admixture s karpatskou i alpskou populací. Jde o oblast Šumavy, kde byly detekovány jak středoevropské, tak alpské haplotypy (Hulva et al., 2024). Vzorky z této oblasti navíc ukazují na asymetrický genový tok. Většina jedinců s hybridním původem nese mitochondriální DNA středoevropského typu (Hulva et al., 2018). Alpská populace, původem z izolované apeninské linie, se vyznačuje, v důsledku zakladatelského efektu, nižší genetickou diverzitou (Fabbri et al., 2007), ale vykazuje kontakt s dinársko-balkánskou populací (Ražen et al., 2016).

V Severní Americe rovněž dochází ke křížení mezi jednotlivými populacemi. Bylo identifikováno sedm populací a ekotypů vlka obecného, které jsou označovány jako západní lesní (West Forest), boreální lesní (Boreal Forest), britskokolumbijská (British Columbia), atlantická lesní (Atlantic Forest), arktická, vysokoarktická a mexická populace (vanHolt et al., 2011; Schweizer et al., 2016). V rámci vysokoarktického areálu byly dále identifikovány tři geneticky odlišné populace polárních vlků, endemických pro ostrov Ellesmere a Grónsko. Analýzy jejich genetické diverzity odhalily extrémní míru inbreedingu a nízkou heterozygotnost, to odráží jejich dlouhodobou izolaci od ostatních severoamerických vlků (Sinding et al., 2018). Přesto vlci z Ellesmerova ostrova (polární vlci) vykazují určitou míru admixture se západoarktickými vlky (Sinding et al., 2018).

Příkladem admixture je populace vlka obecného v oblasti států Washington a Oregon, která pravděpodobně vznikla v důsledku admixture dvou odlišných ekotypů, vnitrozemských vlků lesních ze severních Skalistých hor a vlků z pobřežních deštných lesů (Hendricks et al., 2019). Pobřežní populace vlků, která je rozšířena v Britské Kolumbii a jihovýchodní Aljašce, se vyznačuje vysokým stupněm genetické diferenciace a ekologickou speciací na prostředí pobřežních lesů. Zatímco vnitrozemští vlci obývají rozsáhlé horské a lesní ekosystémy na rozhraní Kanady a Spojených států (Weckworth et al., 2011). Populace vlků ve státě Washington vykazuje genetické znaky obou ekotypů, včetně mitochondriálního haplotypu lu68, který je typický právě pro pobřežní vlky (Hendricks et al., 2019). V oblasti Pacifického severozápadu tak vzniká hybridizační zóna, kde dochází k opakovanému kontaktu a genovému toku mezi původně oddělenými ekotypy. (Hendricks et al., 2019).

Genetické analýzy dále potvrdily existenci genového toku mezi eurasijskými a aljašskými vlky, konkrétně mezi populacemi ze Sibiře (Čukotka) a jedinci z Aljašky. Tento genový tok je výsledek historické introgrese, ke které pravděpodobně došlo během pleistocénu, kdy byla oblast dnešního Beringova průlivu spojena (Sinding et al., 2018).

Závěr

Fylogeografie vlka obecného odhaluje, že současná genetická struktura tohoto druhu je výsledkem složitého historického vývoje, ve kterém hrály roli klimatické výkyvy, geografické bariéry a mezidruhová hybridizace. Pleistocénní glaciální cykly vedly k izolaci populací v různých refungialních oblastech Eurasie a Severní Ameriky. Tyto izolace umožnily vznik tří divergentních linií, které se adaptovaly na odlišné ekologické podmínky. Indická a tibetská linie představují divergentní větve vůči holarktické linii, avšak z hlediska početnosti tvoří pouze malý zlomek celkové populace druhu. Jednotlivé linie vykazují rozdíly nejen v mitochondriální a jaderné DNA, ale také v morfologii a adaptacích na specifické podmínky prostředí.

Mezidruhové křížení přispělo nejen ke komplikaci genetické struktury, ale v některých případech i k přenosu adaptivních alel. Takto získané genetické varianty mohly zvýšit šanci na přežití v extrémních prostředích. Zároveň však hybridizace představuje potenciální riziko pro zachování genetické integrity menších a fragmentovaných populací.

Hybridizace mezi vlkem obecným a dalšími příbuznými druhy, především psem domácím a kojotem, vedla k vývoji populací s různým stupněm introgresovaných sekvencí. Hybridizační události s kojotem byly zaznamenány v Severní Americe, kde umožnily vznik specifických taxonů jako je vlk rudohnědý nebo vlk lesní. Křížení mezi vlky a kojoty se odehrává výhradně na východě Severní Ameriky, zatímco na západě je mezi těmito druhy silný antagonismus.

V Severní Americe je hybridizace vlků a psů vzácná a omezuje se převážně na oblast Mexika. V Evropě a Asii je tento jev sice rozšířenější, ale většinou má lokální charakter. Hybridizace představuje potenciální riziko pro zachování genetické integrity, především menších a fragmentovaných populací. Admixture mezi jednotlivými vlčími liniemi, například v oblasti Kavkazu nebo Ladakhu, dokumentuje probíhající kontakt mezi dříve izolovanými evolučními jednotkami.

Cílem této práce bylo popsat dva hlavní evoluční procesy formující fylogeografii vlka obecného – diferenciaci a retikulaci – a analyzovat jejich dopad na genetickou strukturu a adaptivní potenciál druhu. Na základě rešerše dostupné literatury se podařilo shrnout poznatky o vývoji hlavních linií, jejich historické dynamice a hybridizačních událostech, které formovaly jejich současnou podobu. Práce tak naplnila svůj cíl a zároveň nabídla syntetický pohled na komplexní evoluční historii vlka obecného. Zpracování tématu přineslo hlubší

porozumění nejen genetické diverzitě druhu, ale i významu retikulačních procesů v rámci evoluce savců. Ukázalo se, že evoluce nemusí probíhat výhradně lineárně, ale často ji charakterizuje síťové propojení linií skrze genový tok. V rámci rešerše se také ukázalo, že ačkoli se v literatuře objevují zmínky o možné hybridizaci mezi vlkem obecným a šakalem obecným, v současné době neexistují vědecké články, které by takovou hybridizaci jednoznačně potvrzovaly.

Citace

*AVISE, J C; ARNOLD, J; BALL, R M; BERMINGHAM, E; LAMB, T et al. INTRASPECIFIC PHYLOGEOGRAPHY: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. Online. Annual Review of Ecology and Systematics. 1987, roč. 18, č. 1, s. 489-522. ISSN 0066-4162. Dostupné z: https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002421.

*FRAME, Paul. Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation, edited by L. David Mech and Luigi Boitani. Online. ARCTIC. 2004, roč. 57, č. 2, s. 216-217. ISSN 1923-1245. Dostupné z: https://doi.org/10.14430/arctic540.

*FREEDMAN, Adam H.; WAYNE, Robert K.; FOX-DOBBS, Kena; KOCH, Paul L.; WAYNE, Robert K. et al. Deciphering the Origin of Dogs: From Fossils to Genomes. Online. Annual Review of Animal Biosciences. 2017, roč. 5, č. 1, s. 281-307. ISSN 2165-8102. Dostupné z: https://doi.org/10.1146/annurev-animal-022114-110937.

*RANDI, Ettore. Genetics and conservation of wolves Canis lupus in Europe. Online. Mammal Review. 2011, roč. 41, č. 2, s. 99-111. ISSN 03051838. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00176.x.

AGGARWAL, Ramesh K; RAMADEVI, J a SINGH, Lalji. Ancient origin and evolution of the Indian wolf: Evidence from mitochondrial DNA typing of wolves from Trans-Himalayan region and Pennisular India. Online. Genome Biology. Roč. 2003, č. 6. ISSN 14656906. Dostupné z: https://doi.org/10.1186/gb-2003-4-6-p6.

AGGARWAL, R. K.; KIVISILD, T.; RAMADEVI, J. a SINGH, L. Mitochondrial DNA coding region sequences support the phylogenetic distinction of two Indian wolf species. Online. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2007, roč. 45, č. 2, s. 163-172. ISSN 0947-5745. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2006.00400.x.

AGHBOLAGHI, Marzieh Asadi; REZAEI, Hamid Reza; SCANDURA, Massimo a KABOLI, Mohammad. Low gene flow between Iranian Grey Wolves (Canis lupus)

and dogs documented using uniparental genetic markers. Online. Zoology in the Middle East. 2014, roč. 60, č. 2, s. 95-106. ISSN 0939-7140. Dostupné z: https://doi.org/10.1080/09397140.2014.914708.

ANDERSON, Tovi M.; VONHOLDT, Bridgett M.; CANDILLE, Sophie I.; MUSIANI, Marco; GRECO, Claudia et al. Molecular and Evolutionary History of Melanism in North American Gray Wolves. Online. Science. 2009, roč. 323, č. 5919, s. 1339-1343. ISSN 0036-8075. Dostupné z: https://doi.org/10.1126/science.1165448.

AVISE, John C.; WALKER, DeEtte a JOHNS, Glenn C. Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. Online. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 1998, roč. 265, č. 1407, s. 1707-1712. ISSN 0962-8452. Dostupné z: https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0492.

BÁČOVÁ, Alžběta; LUCAS LLEDÓ, José Ignacio; ELIÁŠOVÁ, Kristýna; NERADILOVÁ, Silvie; STRONEN, Astrid Vik et al. Genomic Rewilding of Domestic Animals: The Role of Hybridization and Selection in Wolfdog Breeds. Online. Genes. 2025, roč. 16, č. 1. ISSN 2073-4425. Dostupné z: https://doi.org/10.3390/genes16010102.

BERGSTRÖM, Anders; STANTON, David W. G.; TARON, Ulrike H.; FRANTZ, Laurent; SINDING, Mikkel-Holger S. et al. Grey wolf genomic history reveals a dual ancestry of dogs. Online. Nature. 2022, roč. 607, č. 7918, s. 313-320. ISSN 0028-0836. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/s41586-022-04824-9.

CIUCCI, PAOLO; REGGIONI, WILLY; MAIORANO, LUIGI a BOITANI, LUIGI. Long-Distance Dispersal of a Rescued Wolf From the Northern Apennines to the Western Alps. Online. The Journal of Wildlife Management. 2009, roč. 73, č. 8, s. 1300-1306. ISSN 0022-541X. Dostupné z: https://doi.org/10.2193/2008-510.

CLARK, Peter U.; SHAKUN, Jeremy D.; BAKER, Paul A.; BARTLEIN, Patrick J.; BREWER, Simon et al. Global climate evolution during the last deglaciation. Online. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012, roč. 109, č. 19. ISSN 0027-8424. Dostupné z: https://doi.org/10.1073/pnas.1116619109.

DIMAURO, Salvatore a DAVIDZON, Guido. Mitochondrial DNA and disease. Online. Annals of Medicine. 2009, roč. 37, č. 3, s. 222-232. ISSN 0785-3890. Dostupné z: https://doi.org/10.1080/07853890510007368.

DONFRANCESCO, Valerio; CIUCCI, Paolo; SALVATORI, Valeria; BENSON, David; ANDERSEN, Liselotte Wesley et al. Unravelling the Scientific Debate on How to Address Wolf-Dog Hybridization in Europe. Online. Frontiers in Ecology and Evolution. 2019, roč. 7. ISSN 2296-701X. Dostupné z: https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00175.

DRIES, Daniel L. Genetic Ancestry, Population Admixture, and the Genetic Epidemiology of Complex Disease. Online. Circulation: Cardiovascular Genetics. 2009, roč. 2, č. 6, s. 540-543. ISSN 1942-325X. Dostupné z: https://doi.org/10.1161/CIRCGENETICS.109.922898.

ERSMARK, Erik; KLÜTSCH, Cornelya F. C.; CHAN, Yvonne L.; SINDING, Mikkel-Holger S.; FAIN, Steven R. et al. From the Past to the Present: Wolf Phylogeography and Demographic History Based on the Mitochondrial Control Region. Online. Frontiers in Ecology and Evolution. 2016, roč. 4. ISSN 2296-701X. Dostupné z: https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00134.

FREEDMAN, Adam H.; GRONAU, Ilan; SCHWEIZER, Rena M.; ORTEGA-DEL VECCHYO, Diego; HAN, Eunjung et al. Genome Sequencing Highlights the Dynamic Early History of Dogs. Online. PLoS Genetics. 2014, roč. 10, č. 1. ISSN 1553-7404. Dostupné z: https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016.

GALOV, Ana; FABBRI, Elena; CANIGLIA, Romolo; ARBANASIĆ, Haidi; LAPALOMBELLA, Silvana et al. First evidence of hybridization between golden jackal (Canis aureus) and domestic dog (Canis familiaris) as revealed by genetic markers. Online. Royal Society Open Science. 2015, roč. 2, č. 12. ISSN 2054-5703. Dostupné z: https://doi.org/10.1098/rsos.150450. [cit. 2025-03-30].

GODINHO, RAQUEL; LLANEZA, LUIS; BLANCO, JUAN C.; LOPES, SUSANA; ÁLVARES, FRANCISCO et al. Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. Online. Molecular

Ecology. 2011, roč. 20, č. 24, s. 5154-5166. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x.

GOEBEL, Ted; WATERS, Michael R. a O'ROURKE, Dennis H. The Late Pleistocene Dispersal of Modern Humans in the Americas. Online. Science. 2008, roč. 319, č. 5869, s. 1497-1502. ISSN 0036-8075. Dostupné z: https://doi.org/10.1126/science.1153569.

GOPALAKRISHNAN, Shyam; SINDING, Mikkel-Holger S.; RAMOS-MADRIGAL, Jazmín; NIEMANN, Jonas; SAMANIEGO CASTRUITA, Jose A. et al. Interspecific Gene Flow Shaped the Evolution of the Genus Canis. Online. Current Biology. 2018, roč. 28, č. 21, s. 3441-3449.e5. ISSN 09609822. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.08.041.

HENNELLY, Lauren M.; HABIB, Bilal; MODI, Shrushti; RUENESS, Eli K.; GAUBERT, Philippe et al. Ancient divergence of Indian and Tibetan wolves revealed by recombination-aware phylogenomics. Online. Molecular Ecology. 2021, roč. 30, č. 24, s. 6687-6700. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/mec.16127.

HENNELLY, Lauren M; SARWAR, Ghulam; FATIMA, Hira; WERHAHN, Geraldine; ABBAS, Fakhar I et al. Genomic analysis of wolves from Pakistan clarifies boundaries among three divergent wolf lineages. Online. Journal of Heredity. 2024, roč. 115, č. 4, s. 339-348. ISSN 0022-1503. Dostupné z: https://doi.org/10.1093/jhered/esad066.

HENDRICKS, Sarah A.; SCHWEIZER, Rena M.; HARRIGAN, Ryan J.; POLLINGER, John P.; PAQUET, Paul C. et al. Natural re-colonization and admixture of wolves (Canis lupus) in the US Pacific Northwest: challenges for the protection and management of rare and endangered taxa. Online. Heredity. 2019, roč. 122, č. 2, s. 133-149. ISSN 0018-067X. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/s41437-018-0094-x.

HINDRIKSON, Maris; MÄNNIL, Peep; OZOLINS, Janis; KRZYWINSKI, Andrzej; SAARMA, Urmas et al. Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization: First Evidence

from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves. Online. PLoS ONE. 2012, roč. 7, č. 10. ISSN 1932-6203. Dostupné z: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046465.

HULVA, Pavel; ČERNÁ BOLFÍKOVÁ, Barbora; WOZNICOVÁ, Vendula; JINDŘICHOVÁ, Milena; BENEŠOVÁ, Markéta et al. Wolves at the crossroad: Fission–fusion range biogeography in the Western Carpathians and Central Europe. Online. Diversity and Distributions. 2018, roč. 24, č. 2, s. 179-192. ISSN 1366-9516. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/ddi.12676.

HULVA, Pavel; COLLET, Sebastian; BARÁNKOVÁ, Lucie; VALENTOVÁ, Kamila; ŠRUTOVÁ, Jana et al. Genetic admixture between Central European and Alpine wolf populations. Online. Wildlife Biology. 2024, roč. 2024, č. 6. ISSN 1903-220X. Dostupné z: https://doi.org/10.1002/wlb3.01281.

JAKOBSSON, Martin; PEARCE, Christof; CRONIN, Thomas M.; BACKMAN, Jan; ANDERSON, Leif G. et al. Post-glacial flooding of the Bering Land Bridge dated to 11 cal ka BP based on new geophysical and sediment records. Online. Climate of the Past. 2017, roč. 13, č. 8, s. 991-1005. ISSN 1814-9332. Dostupné z: https://doi.org/10.5194/cp-13-991-2017.

JHALA, Yadvendradev; SAINI, Swati; KUMAR, Satish a QURESHI, Qamar. Distribution, Status, and Conservation of the Indian Peninsular Wolf. Online. Frontiers in Ecology and Evolution. 2022, roč. 10. ISSN 2296-701X. Dostupné z: https://doi.org/10.3389/fevo.2022.814966.

KAZIMIROV, P. A.; BELOKON', Yu. S.; BELOKON', M. M.; MISHIN, A. S.; STAKHEEV, V. V. et al. Genetic Identification of Putative Hybrids between Grey Wolf and Golden Jackal. Online. Russian Journal of Genetics. 2024, roč. 60, č. 6, s. 763-770. ISSN 1022-7954. Dostupné z: https://doi.org/10.1134/S1022795424700200.

KOBLMÜLLER, Stephan; VILÀ, Carles; LORENTE-GALDOS, Belen; DABAD, Marc; RAMIREZ, Oscar et al. Whole mitochondrial genomes illuminate ancient intercontinental dispersals of grey wolves (Canis lupus): From Fossils to Genomes.

Online. Journal of Biogeography. 2016, roč. 43, č. 9, s. 1728-1738. ISSN 0305-0270. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/jbi.12765.

KURTÉN, Björn a ANDERSON, Elaine. Pleistocene mammals of North America. New York: Columbia University Press, 1980. ISBN 0-231-03733-3.

LEONARD, Jennifer A. Ecology drives evolution in grey wolves. Online. 2014, roč. 2014. Dostupné z: https://www.evolutionary-ecology.com/open/v16n06/eear2913.pdf.

LEONARD, Jennifer A.; VILÀ, Carles a WAYNE, ROBERT K. FAST TRACK Legacy lost: genetic variability and population size of extirpated US grey wolves (Canis lupus). Online. Molecular Ecology. 2005, roč. 14, č. 1, s. 9-17. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02389.x.

LEONARD, Jennifer A.; VILÀ, Carles; FOX-DOBBS, Kena; KOCH, Paul L.; WAYNE, Robert K. et al. Megafaunal Extinctions and the Disappearance of a Specialized Wolf Ecomorph. Online. Current Biology. 2007, roč. 17, č. 13, s. 1146-1150. ISSN 09609822. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.072.

LOOG, Liisa; THALMANN, Olaf; SINDING, Mikkel-Holger S.; SCHUENEMANN, Verena J.; PERRI, Angela et al. Ancient DNA suggests modern wolves trace their origin to a Late Pleistocene expansion from Beringia. Online. Molecular Ecology. 2020, roč. 29, č. 9, s. 1596-1610. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/mec.15329.

MORITZ, Craig. Defining ‘Evolutionarily Significant Units’ for conservation. Online. Trends in Ecology & Evolution. 1994, roč. 9, č. 10, s. 373-375. ISSN 01695347. Dostupné z: https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90057-4.

National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine. 2019. Evaluating the Taxonomic Status of the Mexican Gray Wolf and the Red Wolf. Washington, DC: The National Academies Press. https://doi.org/10.17226/25351.

NINAUSZ, Nóra; FEHÉR, Péter; CSÁNYI, Erika; HELTAI, Miklós; SZABÓ, László et al. White and other fur colourations and hybridization in golden jackals (Canis

aureus) in the Carpathian basin. Online. Scientific Reports. 2023, roč. 13, č. 1. ISSN 2045-2322. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/s41598-023-49265-0.

NOWAK, Ronald M. Taxonomy, Morphology, and Genetics of Wolves in the Great Lakes Region. Online. In: WYDEVEN, Adrian P.; VAN DEELEN, Timothy R. a HESKE, Edward J. (ed.). Recovery of Gray Wolves in the Great Lakes Region of the United States. New York, NY: Springer New York, 2009, s. 233-250. ISBN 978-0-387-85951-4. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-0-387-85952-1_15.

PILOT, M; GRECO, C; VONHOLDT, B M; JĘDRZEJEWSKA, B; RANDI, E et al. Genome-wide signatures of population bottlenecks and diversifying selection in European wolves. Online. Heredity. 2014, roč. 112, č. 4, s. 428-442. ISSN 0018-067X. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/hdy.2013.122.

PILOT, Małgorzata. Disentangling the admixed trails of grey wolf evolution. Online. Molecular Ecology. 2021, roč. 30, č. 24, s. 6509-6512. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/mec.16261.

PILOT, Małgorzata; BRANICKI, Wojciech; JĘDRZEJEWSKI, Włodzimierz; GOSZCZYŃSKI, Jacek; JĘDRZEJEWSKA, Bogumiła et al. Phylogeographic history of grey wolves in Europe. Online. BMC Evolutionary Biology. 2010, roč. 10, č. 1. ISSN 1471-2148. Dostupné z: https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-104.

PILOT, Małgorzata; GRECO, Claudia; VONHOLDT, Bridgett M.; RANDI, Ettore; JĘDRZEJEWSKI, Włodzimierz et al. Widespread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids. Online. Evolutionary Applications. 2018, roč. 11, č. 5, s. 662-680. ISSN 1752-4571. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/eva.12595.

PILOT, Małgorzata; MOURA, Andre E.; OKHLOPKOV, Innokentiy M.; MAMAEV, Nikolay V.; ALAGAILI, Abdulaziz N. et al. Global Phylogeographic and Admixture Patterns in Grey Wolves and Genetic Legacy of An Ancient Siberian Lineage. Online. Scientific Reports. 2019, roč.9,č.1.ISSN 2045-2322. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/s41598-019-53492-9.

RÄBER, Hans a KULOVÁ, Anna. Plemena psů: encyklopedie: původ, předkové, cíle chovu, schopnosti a užití. 1. díl, Pastevečtí a honáčtí psi, ovčácká plemena. Ostrava: Blesk, 1994. ISBN 80-85606-55-0.

RANDI, Ettore; HULVA, Pavel; FABBRI, Elena; GALAVERNI, Marco; GALOV, Ana et al. Multilocus Detection of Wolf x Dog Hybridization in Italy, and Guidelines for Marker Selection. Online. PLoS ONE. 2014, roč. 9, č. 1. ISSN 1932-6203. Dostupné z: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086409.

RAŽEN, Nina; BRUGNOLI, Alessandro; CASTAGNA, Chiara; GROFF, Claudio; KACZENSKY, Petra et al. Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (Canis lupus) populations. Online. European Journal of Wildlife Research. 2016, roč. 62, č. 1, s. 137-142. ISSN 1612-4642. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/s10344-015-0971-z.

RUTLEDGE, L Y; GARROWAY, C J; LOVELESS, K M a PATTERSON, B R. Genetic differentiation of eastern wolves in Algonquin Park despite bridging gene flow between coyotes and grey wolves. Online. Heredity. 2010, roč. 105, č. 6, s. 520-531. ISSN 0018-067X. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/hdy.2010.6.

SHAPIRO, Beth a HOFREITER, Michael (ed.). Ancient DNA. Online. Methods in Molecular Biology. Totowa, NJ: Humana Press, 2012. ISBN 978-1-61779-515-2. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-1-61779-516-9.

SHARMA, Dinesh K.; MALDONADO, Jesus E.; JHALA, Yadrendradev V. a FLEISCHER, Robert C. Ancient wolf lineages in India. Online. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 2004, roč. 271, č. suppl_3. ISSN 0962-8452. Dostupné z: https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0071.

SCHWEIZER, Rena M.; VONHOLDT, Bridgett M.; HARRIGAN, Ryan; KNOWLES, James C.; MUSIANI, Marco et al. Genetic subdivision and candidate genes under selection in North American grey wolves. Online. Molecular Ecology. 2016, roč. 25, č. 1, s. 380-402. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/mec.13364.

SINDING, Mikkel-Holger S.; GOPALAKRISHAN, Shyam; VIEIRA, Filipe G.; SAMANIEGO CASTRUITA, Jose A.; RAUNDRUP, Katrine et al. Population genomics of grey wolves and wolf-like canids in North America. Online. PLOS Genetics. 2018, roč. 14, č. 11. ISSN 1553-7404. Dostupné z: https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007745.

SMEDS, Linnéa; ASPI, Jouni; BERGLUND, Jonas; KOJOLA, Ilpo; TIRRONEN, Konstantin et al. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. Online. Evolutionary Applications. 2021, roč. 14, č. 3, s. 721-734. ISSN 1752-4571. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/eva.13151.

SRINIVAS, Yellapu a JHALA, Yadvendradev. Genetic diversity, structure, and demographic histories of unique and ancient wolf lineages in India. Online. Conservation Genetics. 2024, roč. 25, č. 1, s. 33-48. ISSN 1566-0621. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/s10592-023-01553-y.

STRONEN, Astrid V.; TESSIER, Nathalie; JOLICOEUR, Hélène; PAQUET, Paul C.; HÉNAULT, Michel et al. Canid hybridization: contemporary evolution in human-modified landscapes. Online. Ecology and Evolution. 2012, roč. 2, č. 9, s. 2128-2140. ISSN 2045-7758. Dostupné z: https://doi.org/10.1002/ece3.335.

VILÀ, C.; AMORIM, I. R.; LEONARD, J. A.; POSADA, D.; CASTROVIEJO, J. et al. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf Canis lupus. Online. Molecular Ecology. 1999, roč. 8, č. 12, s. 2089-2103. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00825.x.

VILÀ, C; WALKER, C; SUNDQVIST, A-K; FLAGSTAD, Ø; ANDERSONE, Z et al. Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf–dog hybrids. Online. Heredity. 2003, roč. 90, č. 1, s. 17-24. ISSN 0018-067X. Dostupné z: https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800175.

VILAÇA, Sibelle T; DONALDSON, Michael E; BENAZZO, Andrea; WHEELDON, Tyler J; VIZZARI, Maria Teresa et al. Tracing Eastern Wolf Origins From Whole-Genome Data in Context of Extensive Hybridization. Online. Molecular Biology and

Evolution. 2023, roč. 40, č. 4. ISSN 0737-4038. Dostupné z: https://doi.org/10.1093/molbev/msad055.

VONHOLDT, Bridgett M.; BRZESKI, Kristin E.; AARDEMA, Matthew L.; SCHELL, Christopher J.; RUTLEDGE, Linda Y. et al. Persistence and expansion of cryptic endangered red wolf genomic ancestry along the American Gulf coast. Online. Molecular Ecology. 2022, roč. 31, č. 21, s. 5440-5454. ISSN 0962-1083. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/mec.16200.

VONHOLDT, Bridgett M.; POLLINGER, John P.; EARL, Dent A.; KNOWLES, James C.; BOYKO, Adam R. et al. A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids. Online. Genome Research. 2011, roč. 21, č. 8, s. 1294-1305. ISSN 1088-9051. Dostupné z: https://doi.org/10.1101/gr.116301.110.

WANG, Ming-Shan; THAKUR, Mukesh; JHALA, Yadvendradev; WANG, Sheng; SRINIVAS, Yellapu et al. Genome Sequencing of a Gray Wolf from Peninsular India Provides New Insights into the Evolution and Hybridization of Gray Wolves. Online. Genome Biology and Evolution. 2022, roč. 14, č. 2. ISSN 1759-6653. Dostupné z: https://doi.org/10.1093/gbe/evac012.

WANG, Ming-Shan; WANG, Sheng; LI, Yan; JHALA, Yadvendradev; THAKUR, Mukesh et al. Ancient Hybridization with an Unknown Population Facilitated High-Altitude Adaptation of Canids. Online. Molecular Biology and Evolution. 2020, roč. 37, č. 9, s. 2616-2629. ISSN 0737-4038. Dostupné z: https://doi.org/10.1093/molbev/msaa113.

WAY, Jonathan G.; RUTLEDGE, Linda; WHEELDON, Tyler a WHITE, Bradley N. Genetic Characterization of Eastern “Coyotes” in Eastern Massachusetts. Online. Northeastern Naturalist. 2010, roč. 17, č. 2, s. 189-204. ISSN 1092-6194. Dostupné z: https://doi.org/10.1656/045.017.0202.

WECKWORTH, Byron V.; DAWSON, Natalie G.; TALBOT, Sandra L.; FLAMME, Melanie J.; COOK, Joseph A. et al. Going Coastal: Shared Evolutionary History between Coastal British Columbia and Southeast Alaska Wolves (Canis lupus).

Online. PLoS ONE. 2011, roč. 6, č. 5. ISSN 1932-6203. Dostupné z: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019582.

WEI, Yuan; LEWIS, Ryan; NASERI, Ardalan; ZHANG, Shaojie a ZHI, Degui. Genealogical search using whole-genome genotype profiles. Online. In: Responsible Genomic Data Sharing. Elsevier, 2020, s. 51-94. ISBN 9780128161975. Dostupné z:
https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816197-5.00004-8.

WERHAHN, Geraldine; LIU, Yanjiang; MENG, Yao; CHENG, Chen; LU, Zhi et al. Himalayan wolf distribution and admixture based on multiple genetic markers. Online. Journal of Biogeography. 2020, roč. 47, č. 6, s. 1272-1285. ISSN 0305-0270. Dostupné z: https://doi.org/10.1111/jbi.13824. [cit. 2025-03-01].

WERHAHN, Geraldine; SENN, Helen; KADEN, Jennifer; JOSHI, Jyoti; BHATTARAI, Susmita et al. Phylogenetic evidence for the ancient Himalayan wolf: towards a clarification of its taxonomic status based on genetic sampling from western Nepal. Online. Royal Society Open Science. 2017, roč. 4, č. 6. ISSN 2054-5703. Dostupné z: https://doi.org/10.1098/rsos.170186.

ZHANG, Wenping; FAN, Zhenxin; HAN, Eunjung; HOU, Rong; ZHANG, Liang et al. Hypoxia Adaptations in the Grey Wolf (Canis lupus chanco) from Qinghai-Tibet Plateau. Online. PLoS Genetics. 2014, roč. 10, č. 7. ISSN 1553-7404. Dostupné z: https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004466.