

HIBRIDIZACIJA UNUTAR PORODICE PASA (Canidae)

HYBRIDIZATION AMONG THE MEMBERS OF THE DOG FAMILY (Canidae)

SEMINARSKI RAD

Veronika Lončar

Prediplomski studij biologije (Undergraduate Study of Biology)

Mentor: doc. dr. sc. Ana Galov

Zagreb, 2015.

SADRŽAJ

1. UVOD	2
2. EVOLUCIJA I FILOGENIJA PRIPADNIKA PORODICE PASA.....	3
3. HIBRIDI ZABILJEŽENI U DIVLJINI	4
3.1. Istočni vuk – kojot (<i>C. lupus lycaon/C. lycaon x C. latrans</i>)	5
3.2. Vuk - pas (<i>C. lupus x C. lupus familiaris/C. familiaris</i>)	6
3.3. Crveni vuk (<i>C. rufus/C. lupus rufus</i>)	7
3.4. Pas – kojot (<i>C. familiaris/C. lupus familiaris x C. latrans</i>)	8
4. DETEKCIJA HIBRIDA	9
5. SMJER HIBRIDIZACIJE	10
6. KONZERVACIJA HIBRIDA.....	11
7. LITERATURA	12
8. SAŽETAK	15
9. SUMMARY	16

1.UVOD

Hibridizacija je križanje svojiti koje se međusobno genetički razlikuju, a mogu dati plodne potomke – hibride. Prema Oxfordskom rječniku, pojam „hibrid“ vuče podrijetlo od latinske riječi „hybrida“ koja je označavala potomka domaće krmače i mužjaka divlje svinje. Česta je pojava među biljkama, no smatrala se neobičnom pojavom među životinjama, unatoč tome što najmanje 10% životinjskih vrsta sudjeluje u hibridizaciji sa srodnim vrstama (Mallet 2005). Botaničari prihvaćaju hibridizaciju kao važan evolucijski aspekt, dok su ju zoolozi dugo smatrali problemom za konzervaciju ugroženih vrsta. Pojam koji se često veže uz hibridizaciju je introgresija, a odnosi se na prijenos genskog materijala s jedne vrste na drugu preko povratnog križanja hibrida s jednom od roditeljskih vrsta.

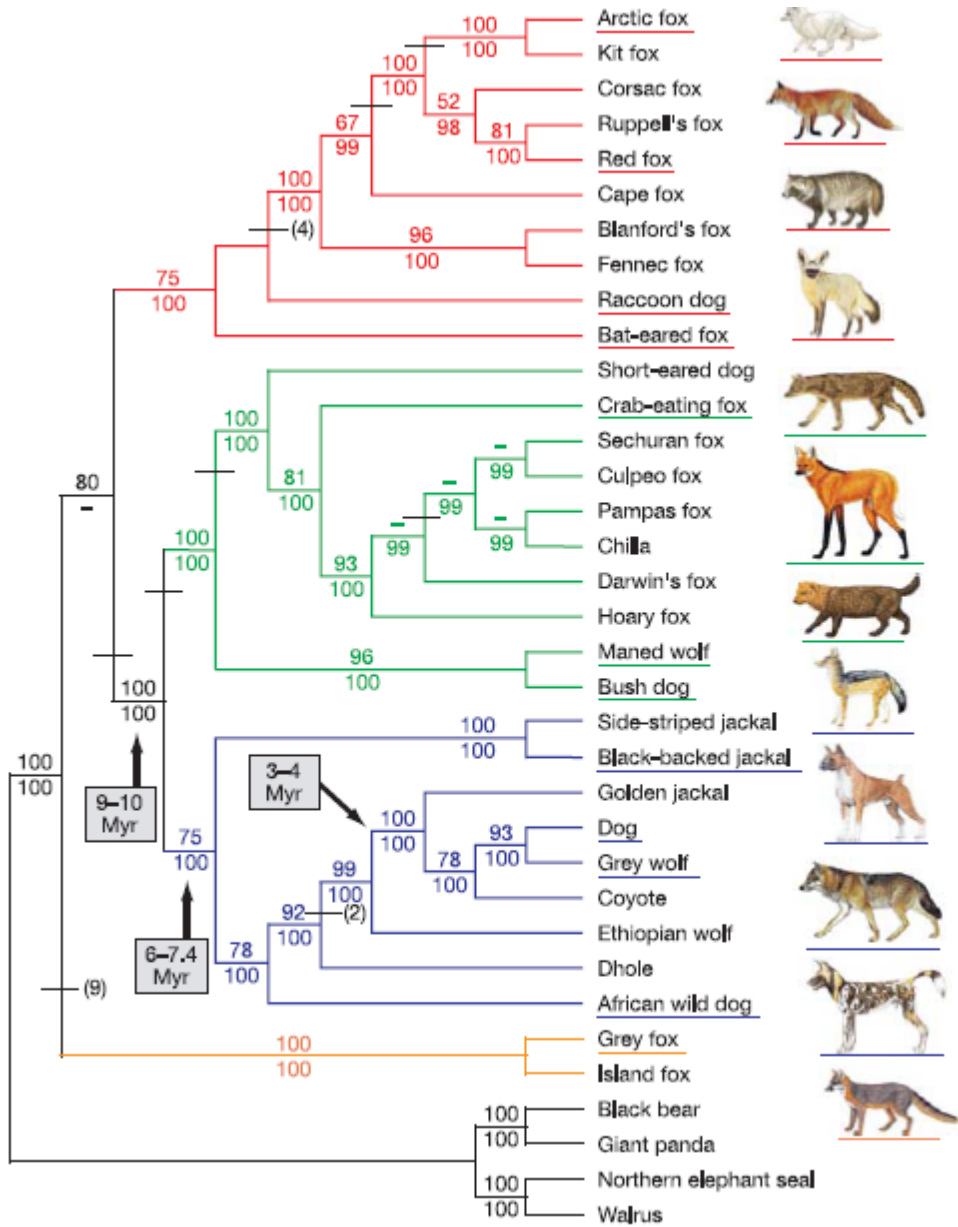
Unutar carstva Animalia poznati su hibridi unutar svakog razreda kralješnjaka (Vertebrata), a među beskralješnjacima (Avertebrata) u razredu kukaca (Insecta). Mnogi su hibridi ciljano stvoreni od strane čovjeka, dok su neki nastali zbog antropogenog utjecaja na staništa roditeljskih vrsta, tj. populacija. Iako u mnogim kulturama postoje priče o mitološkim bićima koja su hibridi dviju evolucijski udaljenih životinja te su karakteristike oba roditelja lako vidljive, u stvarnosti jedinke moraju biti dovoljno srodne da bi uopće došlo do kopulacije i oplodnje, a zatim razvitka zdravog potomka koji će moći prenijeti svoj hibridni genski materijal. U ovom se radu pojam hibrida odnosi samo na spontane hibride nastale u divljini s obzirom da postoje izolacijski mehanizmi među pojedinim vrstama koji se u laboratoriju ili uzgoju mogu zaobići, a onemogućavali bi parenje u divljini. Jedan od problema koji se javlja u proučavanju hibrida je samo poimanje vrste, odnosno gdje povući crtu između populacija, podvrsta i novih vrsta, pogotovo kod taksona koji imaju nepotpunu reproduktivnu izolaciju zbog relativno nedavne točke divergencije. Iz tog se razloga neki hibridi neće navoditi u ovom radu, s obzirom da nisu različite vrste u pravom smislu riječi.

2. EVOLUCIJA I FILOGENIJA PORODICE PASA

Porodica pasa (Canidae) pripada redu zvijeri (Carnivora), tj. skupini pretežito predatornih sisavaca čija je glavna osobina par karnasijalnih zuba koji pomažu pri hranjenju, odnosno rezanju mesa i kože s plijena. Prema molekularnom satu, pripadnici porodice pasa su divergirali od ostalih pripadnika reda Carnivora prije 50 milijuna godina (Wayne i sur. 1989), što je u skladu s fosilnim nalazima iz eocena iako materijalni dokazi nisu potpuni, tj. nedostaju fosili iz vremena same divergencije (Marshall 1977). Recentni pripadnici porodice Canidae pripadaju potporodici Caninae, a izumrle su sve vrste iz potporodica Hesperocyoninae i Borophaginae (Tedford 1978). Odvedeniji pripadnici potporodice Caninae, tj. tribus Canini, prvi put se pojavljuje u srednjem miocenu na području Sjeverne Amerike u obliku prijelaznog taksona *Eucyon* koji preko Beringije osvaja Europu (Rook 1992) do kasnog micena, odnosno Aziju (Tedford i Qiu 1996) do ranog pliocena. Većina recentnih vrsta ili njihovi blisko srodnici razvili su se do kasnog pleistocena.

Pređačke vrste roda *Canis*, veličine čaglja, pojavljuju se u Sjevernoj Americi na prijelazu miocena i pliocena (*Canis ferax*, *C. lepophagus*), a u Europi u kasnom miocenu (*Canis cipio*) i ranom pliocenu (*Canis adoxus*). U Euroaziji dolazi do radijacije i širenja areala roda *Canis* u kasnom pliocenu i pleistocenu, zbog čega nastaju srodne vrste u Aziji, Africi i Europi. Paleontološka istraživanja pokazala su da su vrste koje su izumrle u pleistocenu bile specijalizirani pripadnici svoje grane, tj. ograničile su se na hiperkarnivoriju - prehranu s više od 70% mesa (Van Valkenburgh i Hertel 1998), a preživjeli su oblici koji su bili generalisti.

Unatoč holarktičkom rasprostranjenju, u različitim regijama holarktisa javljaju se različite grane (Sillero-zubiri i sur., 2004). Filogenijske analize (Lindblad-Toh i sur. 2005) svrstavaju pripadnike porodice pasa u četiri grane: vrste nalik na pse (plavo, slika 1.), vrste nalik na crvenu lisicu (crveno), južnoameričke vrste (zeleno) te siva i otočna siva lisica (narančasto). Prva grana se sastoji od sivih vukova, pasa, kojota i čagljeva, a svi imaju 78 kromosoma (Wayne i sur. 1987) i međusobno mogu hibridizirati (Grey 1954). Znanstvenici se ne mogu usuglasiti oko pitanja gdje prestaju podvrste, a počinju vrste, zbog čega dolazi do nepodudarnosti u literaturi, ali i problema oko njihove zaštite. U Sjevernoj Americi postoji nekoliko taksona upitnog statusa koji se smatraju podvrstama sivog vuka (*C. lupus*), no sve je više dokaza da se radi o zasebnim vrstama (Chambers i sur. 2012).



Slika 1. Grafički prikaz pripadnika porodice pasa (Lindblad-Toh i sur., 2005)

3. HIBRIDNI ZABILJEŽENI U DIVLJINI

3.1. Istočni vuk – kojot (*C. lupus lycaon*/*C. lycaon* x *C. latrans*)

Hibrid između istočnog vuka i kojota naziva se istočnim kojotom, sjeveroistočnim kojotom ili „coywolf“. Naseljava sjeveroistok Sjeverne Amerike, a pojavio se na sjeveru Nove Engleske i New Yorka 1930-ih i 1940-ih godina. Prvi je put opisan 1960. godine kao velika životinja nalik kojotu koja je produkt hibridizacije vuka i psa (Lawrence i Bossert 1969; Silver i Silver 1969). Wilson i sur. (2012) smatraju da je istočni vuk zasebna vrsta srodna s crvenim vukovima, a da su sivi vukovi evolucijski previše udaljeni od kojota da bi došlo do hibridizacije. Jonathan G. Way i sur. (2010) su u svojim istraživanjima pronašli dokaze o hibridizaciji u različitim omjerima, što podupire teoriju o razlici u masi naspram kojota zbog utjecaja vučje DNA. Prema njihovim podacima o masi kojota Sjeverne Amerike vidljivo je da je istočni kojot najveće mase, veće nego najbliža podvrsta kojota (*C. latrans thomnos*). Primjećeno je da ženke istočnog kojota imaju 21% veću masu od muških kojota te regije. Kays i suradnici (2010) pronašli su djelomičnu sekvencu haplotipa mitohondrijske DNA (mtDNA) koji ukazuje na hibridizaciju sa psom, no smatraju da to nije česta pojava u toj populaciji.

Prehrana istočnog kojota sadrži više većeg plijena poput jelena nego što je uobičajeno kod ostalih kojota. Lubanje su im šire s većim područjima za prihvaćanje žvačnih mišića, što povećava silu zagriža i omogućava svladavanje masivnijih životinja. Boja krzna istočnog kojota varira od pretežito bijele boje na glavi do tamnosmeđe-sive, crvene, svjetlosmeđe i sive boje (slika 2.) (Way 2013). Chambers (2010) odbija naziv „coywolf“ koji predlaže Way zbog implikacije da je podjednak udio genetičkog materijala roditeljskih vrsta, što je netočno. Populacije istočnog kojota su heterogenijeg sastava, no više sadrže kojotske DNA, stoga predlaže pojednostavljeni naziv „kojot“ ili „sjeveroistočni kojot“.



Slika 2. Istočni kojot (hibrid kojota i istočnog vuka) (Way, 2013)

3.2. Vuk - pas (*C. lupus* x *C. lupus familiaris*/*C. familiaris*)

Domaći pas je morfološki najvarijabilnija vrsta među sisavcima te razlike među pasminama premašuju razlike između svih ostalih vrsta iz porodice pasa (Wayne 1987). Vilà i Wayne prema svojim podacima iz 1999. zaključuju da se psi nisu razvili iz jedne populacije vukova te da je moglo doći do introgresije vučjih gena i nakon divergencije. Područje istraživanja hibrida pasa i vukova proteže se na sve podvrste, odnosno vrste vukova: sivi vuk (*C. lupus*), crveni vuk (*C. rufus*), istočni vuk (*C. lycaon*) i etiopski vuk (*C. simensis*). U Europi je zabilježena učestalost hibridizacije od 3-5%, a korišteni su podaci iz Rusije (Ryabov 1985; Bi-bikov 1985, 1988), Ukrajne (Gurski 1975), Latvije (Kronit 1971), Italije (Boitani 1983; Randi i sur. 1993) i Španjolske (Vilà i sur. 1997), dok su Gotelli i sur. (1994) zabilježili 8-17% hibrida psa i etiopskog vuka u Africi. Hibridi psa i vuka nasljeđuju mnoge karakteristike od roditeljskih vrsta, poput boje i uzorka krzna, boje očiju, oblika ušiju i lubanje i sl. (slika 3.) (Iljin 1941).

Zabilježene su bihevioralne karakteristike divljih hibrida koje potječu od psa, poput promiskuitetnijeg parenja bez formiranja parova te slabe uključenosti mužjaka u odgajanje štenaca koji otežavaju integraciju hibrida u vučju populaciju. Dodatan problem su razdoblja estrusa koja su kod hibridnih ženki pomaknute za 2 mjeseca, iz veljače u prosinac (Mengel 1971; Silver i Silver 1969). Ako uspiju pronaći partnera i pariti se, oštenit će se zimi umjesto u proljeće, što može povećati mortalitet u hladnijim regijama (Adams i sur. 2003). Postoji primjer introgresije psećih alela boje krzna (*k* lokus) u populacije sivog vuka u Kanadi i kojota u jugoistočnom SAD-u koji uzrokuje melanističku obojenost (Anderson i sur. 2009). Alel se održao, iako nije poznato koja je točno prednost njome dobivena, no pretpostavlja se da je adaptacija na ekološke uvjete (Coulson i sur. 2011; Musiani i sur 2007). Proučavanjem uzgojenih hibrida utvrđeno je da su često asocijalni, agresivniji i manje plašljivi od pasa te imaju izraženiji lovački instinkt, zbog čega su hibridi s višim postotkom vučje krvi često preveliki izazov vlasnicima i završe na ulici.



Slika 3. Dva hibrida psa i vuka F_1 generacije (Hindrikson i sur. 2012)

3.3. Crveni vuk (*C. rufus/C. lupus rufus*)

Među najkontroverznijim vrstama iz porodice pasa nalazi se crveni vuk koji se nalazi na IUCN-ovoj Crvenoj listi. Bio je proglašen izumrlim u divljini 1980., no populacija je vraćena na području Sjeverne Karoline u SAD-u te prema podacima iz 2008. broji manje od 150 jedinki. Taksonomski status mu je i dalje upitan te postoje četiri teorije njegova podrijetla: kao zasebna sjevernoamerička vrsta iz Starog svijeta najrodnija sa sivim vukom, kao vrsta koja se odvojila od pretka nalik kojotu u Novom Svijetu, kao hibridna populacija kojota i sivih vukova (VonHoldt i sur. 2011), te da nije uopće zasebna vrsta, nego pripada istočnim vukovima (*C. lycaon*) (Way 2013).

Mech je 1970. predložio da su crveni vukovi fertilni hibridi sivog vuka i kojota, a Reich i sur. (1999) prihvaćaju tu premisu i datiraju početak hibridizacije na razdoblje od prije 2500 godina. Iste podatke Bertorelle i Excoffier (1998) interpretiraju kao dokaze da su kojot i crveni vuk sestrinski taksoni koji su se kasnije odvojili. Mitohondrijske analize pokazale su da je crveni vuk hibridni oblik ili odvojeni takson koji je naknadno hibridizirao s vukovima ili kojotima (Wayne i Jenks 1991), dok SNP analize (Tang i sur. 2006) pridaju 75-80% genoma crvenog vuka kojotskim genima, a ostatak sivom vuku. Razlog tome može biti povećana frekvencija križanja s kojotima u novije vrijeme zbog većih populacija kojota od populacija sivih vukova (Roy i sur. 1994).

Crveni vuk obično je veći od kojota, no manji od sivog vuka, dugačkih je nogu i velikih ušiju. Njuška mu je široka, a oči bademaste, što pridonosi vučjem izgledu (slika 4.). Krzno mu je smečkaste boje sa sivim i crnim oznakama na leđima i repu. Pretežno su noćne životinje s najvišom aktivnosti u sumrak i zoru kada love manji plijen poput nutrija, zečeva, rakuna, no hrane se i većim plijenom poput jelena. Primjećen je solitarni lov, ali i lov u čoporu. Manji plijen češće konzumiraju mlađi članovi čopora (Philips i sur. 2003), što je karakteristika vukova, ne kojota.



Slika 4. Crveni vuk (slika: James H. Robinson)

3.4. Pas – kojot (*C. familiaris/C. lupus familiaris x C. latrans*)

Građani istočnog i središnjeg područja SAD-a često prijavljuju jedinke za koje smatraju da su križanci psa i kojota (eng. *coydog*), no najčešće su analize pokazale da se radi o psima lualicama nalik na kojote, ali bez kojotskih gena ili o jedinki kojota koja je veće mase nego što je to uobičajeno za to područje. U istraživanju lubanja pripadnika porodice pasa skupljenih u Arkansasu Gipson i sur. (1974) identificirali su 13.7% hibrida psa i kojota među lubanjama jedinki roda *Canis*. Razlog za tako visoki postotak vjerojatno je prisutnost peradarskog otpada koji je privukao divlje pse i time povećao mogućnost susreta kojota i pasa. Rančeri i lovci na krzno primjetili su da kućni ljubimci odlaze za kojotima i da se u jednom slučaju ženka psa parila s mužjakom kojota nedaleko jedne farme.

Mišljenja su podijeljena oko mogućnosti introgresije psećih gena u kojotsku populaciju, odnosno povratnog križanja F_1 hibrida s kojotima umjesto međusobnog parenja ili parenja sa psima. Mengel (1971) smatra da pomak sezone parenja u hibrida u jesen sprječava parenje s kojotima, koji imaju sezonu parenja zimi, dok Gipson i sur. (1974) pretpostavljaju da je postojalo dovoljno vremensko preklapanje da bi pseći geni bili uneseni u kojotsku populaciju. Lubanje korištene u istraživanju sezale su od onih psolikih preko intermedijarnih oblika do lubanja jedva razlučivih od kojotskih. Također su ukazali na mogućnost razmnožavanja mužjaka kojota s hibridnim ženkama s obzirom da većina hibrida preferira parenje s kojotima. Mengel (1971) je zaključio da hibridni mužjaci ne pokazuju sklonost prema odgoju štenaca te da su legla hibridnih ženki rođena zimi, zbog čega F_2 generacija hibrida teže preživljava u područjima s oštrim zimama, kao i prethodno navedeni hibridi kojota i vuka. Kasnije analize lubanja (Mahan i sur. 1978) s područja Nebraske identificirale su 31 hibridnu jedinku od 44 primjeraka za koje se sumnjalo da su hibridi psa i kojota. Weeks i sur. (1990) također su analizirali lubanje, ali s područja Ohia te su pronašli samo 2% hibrida kojota i psa. Adams i sur. (2003) analizirali su mitohondrijske DNA kontrolne regije 112 kojota te pronašli 12 jedinki s haplotipom srodnom onome u domaćih pasa te time pokazali da se mužjak kojota pario s kujom te da se hibridna ženka uspješno integrirala u populaciju kojota.

Hibridi psa i kojota mogu imati različita obojenja krzna, ovisno o pasmini psa roditelja (slika 5.). Uzgojene jedinke imaju trokutaste uši, prodorne oči i gusti rep okrenuti prema dolje. Temperament im također ovisi o pasmini psa roditelja, no obično su plahiji i agresivniji od pasa te se glasaju mješavinom zavijanja i visokotonskog laveža. U nekim

djelovima SAD-a zakonski je dozvoljeno imati ih kao kućne ljubimce, no s njima se teško može postupati, što je očekivano za životinju koja sadrži DNA potpuno divlje vrste.



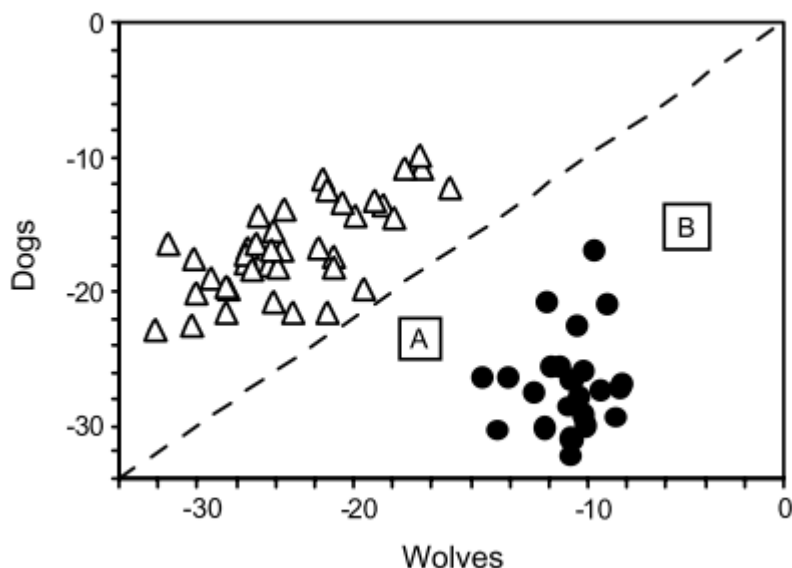
Slika 5. Hibrid psa i kojota (<http://www.coydog.ca>)

4. DETEKCIJA HIBRIDA

Jedan od glavnih problema u konzervacijskoj biologiji upravo je identifikacija hibrida. Prethodno navedena istraživanja hibrida kojota i vuka iz 1970-ih godina koristile su relativno nepreciznu metodu za analize uzoraka zasnovane na morfološkim usporedbama lubanja i zubala koja daje samo pozitivan, odnosno negativan rezultat, a ne može se sa sigurnošću odrediti koliki je udio genoma pojedine vrste. Hibride psa i vuka teško je uočiti zbog toga što se vučje karakteristike ne uspiju dovoljno ispoljiti pa takve jedinke često izgledaju kao mješanci dviju pasmina pasa. Unatoč tome, morfološki se znakovi hibridizacije ne mogu zanemariti jer upravo one ukazuju na jedinke koje bi mogle biti hibridi.

U novije doba koriste se manje invazivne metode koje neizbježno uključuju DNA analize. Randi je u svojem istraživanju 2008. koristio 18 mikrosatelitskih markera za identifikaciju F_1 i F_2 generacije hibrida te prvih dviju generacija povratnog križanja. Vilà i sur. (2003.) koristili su tri različita markera kako bi ustanovili jesu li dva uzorka (nazvani uzorak A i B) iz populacije vukova na Skandinavskom poluotoku hibridne jedinke: mitohondrijsku DNA, genske markere na autosomalnim kromosomima te na Y kromosomu kako bi se moglo doći do zaključaka i o smjeru hibridizacije. Sekvencirao se dio mtDNA te se uspoređivalo sa sedam haplotipova (H1-H7), od čega se H1 haplotip očekuje u vukova ili hibrida s vučjim podrijetlom s majčinske strane, a ne očekuje se u pasa. Mikrosatelitni aleli s

Y kromosoma potvrdili su da je uzorak A mužjak, a uzorak B ženka s obzirom da se samo u prvom slučaju uspješno amplificirao. Međutim, identificirani alel imaju i vukovi i psi te nisu bili od pomoći u detekciji hibrida. Na slici 6 prikazana je vjerojatnost svrstavanja uzoraka A i B među skandinavske vukove, odnosno pse. Autosomalni mikrosateliti koji pripadaju psima nalaze se iznad dijagonale, dok se vučji mikrosateliti nalaze ispod dijagonale. Uzorak A nalazi se između distribucije vukova i pasa, što je očekivano za hibride F_1 generacije. Uzorak B ima veću vjerojatnost pripadnosti vukovima nego psima te se stoga ne smatra hibridom. Koristeći ove podatke, autori su zaključili da je došlo do hibridizacije u skandinavskoj populaciji vukova te da se vučica parila s mužjakom psa. Dodatan način za preliminarnu identifikaciju hibrida koristi Randi u svom radu iz 2007. uzimajući uzorke vukova iz populacije u Italiji s crnim krznom ili zakržljanim prvim prstom na stražnjim nogama, što je karakteristika pasa, ne vukova.



Slika 6. Vjerojatnost svrstavanja uzoraka među pse (prazni trokuti), odnosno skandinavske vukove (puni kružići). Označena je distribucija uzoraka A i B (kvadratići) u odnosu na autosomalne mikrosatelite pasa, odnosno skandinavskih vukova (Vilà i sur. 2003).

5. SMJER HIBRIDIZACIJE

Prilikom analiza mtDNA primjećeno je da hibridi psa i vuka sadrže samo vučju mtDNA, dok hibridi kojota i vuka nasljeđuju kojotsku mtDNA, što ukazuje na asimetrično parenje vukova s ostalim vrstama. Naime, uobičajena je kombinacija mužjaka vuka s jednom, a vučice s drugom vrstom roda *Canis*, tako da je druga roditeljska vrsta ona o kojoj ovisi

smjer asimetrične hibridizacije. U slučaju križanja vukova i pasa parit će se mužjak psa s vučicom (Vilà i Wayne 1999), dok će se u slučaju križanja vukova i kojota pariti mužjak vuka sa ženkom kojota (Rutledge i sur. 2010). Međutim, Munoz-Fuentez i sur. (2010) uspjeli su detektirati pseći mtDNA u tri vučja uzorka iz Kanade, što predstavlja obrnuti smjer hibridizacije u odnosu na onaj koji se pronalazi u većini slučajeva. Hindrikson i sur. (2012) pronalaze još dva slučaja obrnutog smjera hibridizacije u Latviji. Analizom mitohondrijskih kontrolnih regija pronađeno je da haplotipovi dvaju hibrida pripadaju psima, što znači da im je majka vjerojatno psećeg podrijetla.

Postoji nekoliko faktora koji mogu uzrokovati češći odabir mužjaka psa za partnera kod vučica. Psi obično izbjegavaju vukove jer ih vukovi smatraju potencijalnim plijenom, no vučice su sitnije i možda manje agresivne pa ih zato psi izbjegavaju u manjoj mjeri. Drugi razlog može biti veća aktivnost vučica u traženju psa za partnera. Naime, poznato je da vučice mogu prizivati pse u blizini sela prilikom sezone parenja i da je jedna vučica uspjela privući istog psa dvije godine za redom (Ryabov 1978). Također je primjećeno da su vučice koje se pare s psima ponekad ozlijeđene ili stare, zbog čega im može biti smanjena mogućnost parenja s vukom. S fiziološke strane, postoje nepoklapanja u sezonama parenja između pasa i vukova. Ženke vukova se mogu pariti samo jednom godišnje, a tada su i mužjaci seksualno najaktivniji. Ženke pasa su obično u estrusu dok mužjaci vukova nisu spremni za parenje. Mužjaci pasa se obično mogu pariti tijekom cijele godine, čime su na raspolaganju vučicama koje nisu pronašle vuka za partnera. (Vilà i Wayne, 1999). Ženke pasa koje nisu lualice, već su samo povremeno puštene od strane vlasnika da se slobodno kreću, često ne odgajaju mlade u divljini, već u vlasnikovom domu. Znanstvenicima takvi potomci mogu promaći prilikom detekcije hibrida. Iako se križanje mužjaka vuka i ženke psa rijetko događa, može biti potaknuto nedostatkom vučica ili velikim brojem ženki lualica.

6. KONZERVACIJA HIBRIDA

Većina životinja, a i biljaka, ugrožena je zbog djelovanja čovjeka. Uništavanjem staništa za vlastite potrebe, čovjek smanjuje područja na kojima obitavaju životinje, a predatore poput vukova i kojota dodatno ubija jer ih smatra štetočinama. Hibridi su uglavnom nepoželjni u konzervacijskoj biologiji zbog gubitka reproduktivnog potencijala i genskog integriteta vrste. Hibridi često teže preživljavaju do spolne zrelosti te mogu unijeti letalne i nepoželjne alele te različite nasljedne ili infektivne bolesti (Barilani i sur. 2007; Casas i sur. 2012; Pierpaoli i sur. 2003; Puigcerver i sur. 2007; Randi 2008; Schwartz i sur. 2004). Kod

etiopskog vuka hibridizacija sa psima dovela je do epidemije bjesnoće (Laurenson i sur. 1998; Sillero-Zubiri i sur. 2004). Kod malih populacija mogu se održati i štetni aleli zbog genetičkog drifta koji nadjača prirodnu selekciju (Halfwerk i Slabbekoorn 2014).

Slučaj crvenog vuka je paradoksalan jer dolazi do hibridizacije već hibridne populacije. Naime, velika prijetnja trenutnoj populaciji je introgresija kojotskih gena čija je trenutna stopa oko 15%, odnosno 900% više nego što crveni vukovi mogu podnijeti, a da održe 90% svoje genske raznolikosti u idućih 100 godina (Sillero-Zubiri i sur. 2004). S obzirom na većinom negativan stav prema hibridima, moguće je da će se crveni vuk maknuti s liste ugroženih vrsta s obzirom da postoje dokazi da nije zasebna vrsta. Unatoč tome, postoje i pozitivni učinci hibridizacije kod životinja. Kod dovoljno velike populacije može pružiti dodatan genetički materijal za genski fond poput crne boje krzna (Halfwerk i Slabbekoorn 2014) koja se, iz zasad neobjašnjivih razloga, usidrila među sivim vukovima kao pozitivna osobina.

7. LITERATURA

- Adams, J.R., Leonard, J.A, i Waits, L.P. (2003). Wide-spread occurrence of domestic dog mitochondrial DNA haplotypes in southeastern US coyotes, *Molecular Ecology*, 12,541-4
- Anderson TM, vonHoldt BM, Candille SI, Musiani M, Greco C, et al. (2009) Molecular and Evolutionary History of Melanism in North American Gray Wolves. *Science* 323: 1339–1343.
- Barilani, M., Bernard-Laurent, A., Mucci, N., Tabarronic, C., Kark, S., Garrido, J.A.P., and Randi, E. (2007). Hybridization with introduced chukars (*Alectoris chukar*) threatens the gene pool integrity of native rock (*A. graeca*) and red-legged (*A. rufa*) partridge populations. *Biological Conservation*, 137, 57 – 69.
- Bertorelle G, Excoffier L. 1998. Inferring admixture proportions from molecular data. *Molecular*
- Boitani L. (1983). Wolf and dog competition in Italy. *Acta Zool. Fenni-* ca 174, 259-264.
- Casas, F., Mougeot, F., Sánchez-Barbudo, I., Dávila, J.A., and Viñuela, J. (2012). Fitness consequences of anthro-pogenic hybridization in wild red-legged partridge (*Alectoris rufa*, Phasianidae) populations. *Biological Inva-* sions, 14, 295 – 305.
- Chambers SM, Fain SR, Fazio B, Amaral M (2012). An Account of the Taxonomy of North American Wolves From Morphological and Genetic Analyses. *North Am Fauna* 77: 1–67.
- Coulson, T., MacNulty, D.R., Stahler, D.R., vonHoldt, B., Wayne, R.K., and Smith, D.W. (2011). Modeling effects of environmental change on wolf population dynamics, trait evolution, and life history. *Science*, 334, 1275 – 8.
- Gipson, P.S., Sealander, J.A., and Dunn, J.E. (1974). The taxonomic status of wild *Canis* in Arkansas. *Systematic Zoology*, 23, 1 – 11

- Grey A.P. (1954). Mammalian hybrids: a check-list with bibliography, Commonwealth Agriculture Bureaux, Farnham Royal, Bucks, UK.
- Halfwerk W, Slabbekoorn H (2014). Chapter 7 Impact of hybridization with domestic dogs on the conservation of wild canids. 84–97.
- Hindrikson M, Männil P, Ozolins J, Krzywinski A, Saarma U (2012). Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization: First Evidence from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves. *PLoS One* 7: 1–12.
- Iljin, N.A., (1941). Wolf-dog genetics. *Journal of Genetics* 42; 359-414
- Kronit, J. (1971). Hybrids of wolf and dog. *Ochota i ochotnichje khoz- yastvo* 11, 46.
- Lawrence, B., and W.H., Bossert. 1969. Cranial evidence of hibridization in New England Canis. *Breviora* 330:1-13
- Laurenson , M.K. , Sillero-Zubiri , C. , Thompson , H. , Shiferwa , F. , Thirgood , T. , and Malcolm , J.R. (1998). Disease threats to endangered species: Ethiopian wolves, domestic dogs, and canine pathogens . *Animal Conservation* , 1 , 273 – 80
- Lindblad-Toh K, Wade CM, Mikkelsen TS, Karlsson EK, Jaffe DB, Kamal M, et al (2005). Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* 438: 803–819.
- Kays, R., A. Curtis, and J. J. Kirchman. 2010. Rapid evolu- tion of northeastern coyotes via hybridization with wolves. *Biology Letters* 6: 89–93.
- Mahan, B. R., P. S. Gipson, and R. M. Case. In press. Characteristics and distribution of coyote x dog hybrids collected in Nebraska. *Am. Midl. Nat.*
- Mallet J (2005). Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol Evol* 20: 229–237.
- Marshall L.G. (1977). Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. Pp. 709–721 in M.K. Hecht, P.C. Goody and B.M. Hecht, eds. *Major Patterns in Vertebrate*
- Mech, L.D. 1970. *The wolf: the ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press, Doubleday Publishing Co., NY, USA
- Mengel RM (1971). A study of dog-coyote hybrids and implications concerning hybridization in canis. *J Mammal* 52: 316–336.
- Muñoz-Fuentes , V. , Darimont , C.T. , Paquet , P.C. , and Leonard , J.A. (2010). The genetic legacy of extirpation and re-colonization in Vancouver Island wolves . *Conservation Genetics* , 11 , 547 – 56 .
- Musiani , M. , Leonard , J.A. , Cluff , H.D , Gates , C.C. , Mari- ani , S. , Paquet , P.C. , Vilà , C. , and Wayne , R.K. (2007). Differentiation of tundra/taiga boreal coniferous forest wolves: genetics, coat color and association with migratory caribou . *Molecular Ecology* , 16 , 4149 – 70 .
- Pierpaoli , M. , Biró , Z.S. , Herrmann , M. , Hupe , K. , Fernandes , M. , Ragni , B. , Szemethy , L. , and Randi , E. (2003). Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domes- tic cats in Hungary . *Molecular Ecology* , 12 , 2585 – 98 .
- Puigcerver , M. , Vinyoles , D. , and Rodríguez-Teijeiro , J.D. (2007). Does restocking with Japanese quail or hybrids affect native populations of common quail *Coturnix coturnix* ? . *Biological Conservation* , 136 , 628 – 35 .

- Randi E., Lucchini V. and Francisci, F.(1993). Allozyme variability in the Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Heredity* 71, 516-522.
- Randi , E. (2008). Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives . *Molecular Ecology* , 17 , 285 – 93
- Reich, D.E., Wayne, R.K. and Goldstein, D. B. 1999. Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves. *Molecular Ecology* 8:139–144.
- Rook, L. 1992. “*Canis*” *monticinensis* sp. nov., a new Canidae (Carnivora, Mammalia) from the late Messinian of Italy. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 31:151–156.
- Roy, M. S., E. Geffen, D. Smith, E. A. Ostrander, and R. K. Wayne. 1994. Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Mol. Biol. Evol.* 11:553–570.
- Rutledge L, Garroway CJ, Loveless KM, Patterson BR (2010) Genetic differentiation of eastern wolves in Algonquin Park despite bridging gene flow between coyotes and grey wolves. *Heredity* 105: 520–531
- Ryabov L.S. (1985). Results of wolf population disturbances. In: Bibik- ov, D.I. [ed] *The Wolf: History, Systematics, Morphology, Ecology*, Nauka Publishers, Moscow, 415-430
- Ryabov LS (1978) New data on wolves and wolf-dog hybrids in the Voronezh oblast. *Bull MOIP* 83: 39–45
- Chambers SM, Fain SR, Fazio B, Amaral M (2012). An Account of the Taxonomy of North American Wolves From Morphological and Genetic Analyses. *North Am Fauna* 77: 1–67.
- Schwartz , M.K. Pilgrim , K.L. , McKelvey . K.S. , Lindquist , E.L. , Claar , J.J. , Loch , S. , and Ruggiero , L.F. (2004). Hybridization between Canada lynx and bobcats: genetic results and management implications . *Conservation Genetics* , 5 , 349 – 55 .
- Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M. & Macdonald, D.W. (2004). *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Silver, H., i W.T. Silver, 1969, Growth and behaviour of the coyote-like canid of northern New England with observations on canid hybrids. *Wildlife Monographs* 17:1-41
- Tang H, Coram M, Wang P, Zhu X, Risch N. 2006. Reconstructing genetic ancestry blocks in admixed individuals. *American Journal of Human Genetics* 79:1–12.
- Tedford, R.H. 1978. *History of dogs and cats: a view from the fossil record, nutrition and management of dogs and cats: chapter M23*.
- Tedford, R.H. and Qiu, Z.-x. 1996. A new canid genus from the Pliocene of Yushe, Shanxi Province. *Vertebrata Palasiatica* 34:27–40.
- Van Valkenburgh, B. and Hertel, F. 1998. The decline of North American predators during the Late Pleistocene. Pp. 357–374 in J.J. Saunders, B.W. Styles and G.F. Baryshnikov, eds. *Quaternary paleozoology in the Northern Hemisphere*. Illinois
- Vilà C., Savolainen P., Maldonado J.E., Amorim I.R., Rice J.E., Honey- cutt R.L., Crandall K.A., Lundeberg J. and Wayne R.K. (1997). Multiple and Ancient Origins of the Domestic Dog. *Science* 276: 1687-1689.

- Vila C, Wayne RK (1999). Hybridization between wolves and dogs. *Conserv Biol* 13: 195–198.
- VonHoldt BM, Pollinger JP, Earl D a., Knowles JC, Boyko AR, Parker H, et al (2011). A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids. *Genome Res* 21: 1294–1305.
- Way J.G. (2013). The Canadian Field-Naturalist Taxonomic Implications of Morphological and Genetic Differences. 127:
- Way, J. G., L. Rutledge, T. Wheeldon, and B. N. White. 2010. Genetic characterization of eastern “coyotes” in eastern Massachusetts. *Northeastern Naturalist* 17: 189– 204.
- Wayne RK, Jenks SM. 1991. Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. *Nature* 351:565–568.
- Wayne, R.K., Benveniste, R.E. and O'Brien, S.J. (1989) in *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* (Gittleman, J.L., ed.), pp. 465-494, Cornell University Press
- Wayne, R.K., Nash, W.G. and O'Brien, S.J. (1987) *Cytogenet. Cell Genet.* 44, 123-141
- Weeks, John L.; Tori, Gildo M.; Shieldcastle, Mark C. *The Ohio Journal of Science* 90,142-145
- <http://www.dogbreedinfo.com/coydog.htm>

8. SAŽETAK

Porodica Canidae od velikog je interesa za znanstvenike koji se bave hibridizacijom i specijacijom. Rod *Canis* pojavio se prije oko 5 milijuna godina te svi pripadnici sadrže 78 kromosoma u 39 parova. S obzirom da kod mlađih evolucijskih linija i dalje ne postoji potpuna reproduktivna izolacija, pripadnici različitih vrsta mogu imati plodno potomstvo, odnosno stvarati hibride. Zbog antropogenog utjecaja javljaju se hibridi pasa i divljih vrsta, što stvara probleme za konzervaciju ugroženih vrsta. U divljini su zabilježene hibridizacije domaćeg psa (*C. familiaris*) sa sivim vukom (*C. lupus*), kojotom (*C. latrans*) te etiopskim vukom (*C. simensis*). Od divljih vrsta zabilježeni su hibridi istočnog vuka (*C. lycaon*) i kojota, a upitan je status crvenog vuka kao hibrida kojota i sivog vuka. Prilikom istraživanja hibrida potrebna je preliminarna detekcija prema morfološkim karakteristikama, a zatim analiza mtDNA te genskih markera na autosomalnim kromosomima i Y kromosomu kako bi se ustanovio postotak genoma pojedinih roditeljskih vrsta. Hibridizacija uglavnom teče u jednom smjeru, tj. vučice se pare sa psima, a ženke kojota s vukovima, iako su detektirani slučajevi obrnutih kombinacija. U ovome su radu pobliže opisani najčešći hibridi u divljini, s naglaskom na europske i sjevernoameričke populacije pripadnika porodice pasa, s obzirom da su najviše istražene.

9. SUMMARY

The biological family Canidae is of great interest for scientists researching hybridization and speciation. The genus *Canis* appeared around 5 million years ago and all of its members have 78 chromosomes arranged in 39 pairs. Considering the fact that the reproductive isolation is not complete in younger evolutionary lines, members of different species can have fertile offspring - or hybrids. Because of anthropogenic influence, wolf-dog hybrids have appeared in the wild, which causes problems with the conservation of endangered species. Hybridizations have been reported between the domestic dog (*C. familiaris*) and grey wolf (*C. lupus*), coyote (*C. latrans*) and Ethiopian wolf (*C. simensis*). Among wild species, there have been reports of Eastern wolf-coyote (*C. lycaon x C. latrans*) hybrids, while the red wolf's status as a coyote-grey wolf hybrid is still questionable. While researching hybrids, a preliminary detection is necessary using morphological characteristics, following an analysis of mtDNA, autosomal genetic markers and Y-chromosome genetic markers. Hybridization tends to be asymmetrical, i.e. female wolves mating with male dogs and female coyotes mating with male wolves, although there have been cases of reverse combinations. This paper contains information about the most common hybrids in the wild, with emphasis on European and North American canid populations due to the fact there's an abundance of data from these two continents.