

АРХЕОЛОГИЯ

DOI: <https://doi.org/10.32653/CH22175-97>



Исследовательская статья

Манасерян Нина

д.б.н., ведущий научный сотрудник

Лаборатория позвоночных животных Института зоологии

Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения

ninna_man@yahoo.com

Касабян Мамикон

к.б.н., старший научный сотрудник, заведующий

Лаборатория позвоночных животных Института зоологии

Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения

mghasabian@yahoo.com

Балян Люба

младший научный сотрудник

Лаборатория позвоночных животных Института зоологии

Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения

lubabalyan73@gmail.com

Нелли Барсемян

к.б.н., старший научный сотрудник

Лаборатория Ихтиологии Института Гидроэкологии и Ихтиологии

Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения

nelka.84@bk.ru

Асмик Багоян

младший научный сотрудник

Лаборатория позвоночных животных Института зоологии

Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения

bagoyanhasmik@yahoo.com

Андраник Генджян

к.б.н., научный сотрудник, руководитель научной группы

Лаборатория позвоночных животных Института зоологии

Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Армения

andgyonjyan@gmail.com

Для цитирования: Манасерян Н., Касабян М., Балян Л., Барсемян Н., Багоян А., Генджян А. Дополнение к краниологии современных и субфоссильных волков Армении // История, археология и этнография Кавказа. 2026. Т. 22. № 1. С. 75-97. doi.org/10.32653/CH22175-97

ARCHEOLOGY

DOI: <https://doi.org/10.32653/CH22175-97>



Research paper

Nina Manaseryan
Dr. Biol. Sci., Leading Researcher
Laboratory of Vertebrate Zoology, Institute of Zoology
Scientific Center of Zoology and Hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia
ninna_man@yahoo.com

Mamikon Ghasabyan
Cand. Biol. Sci., Senior Researcher, Head of Laboratory
Laboratory of Vertebrate Zoology, Institute of Zoology
Scientific Center of Zoology and Hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia
mghasabian@yahoo.com

Luba Balyan
Research Associate
Laboratory of Vertebrate Zoology, Institute of Zoology
Scientific Center of Zoology and Hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia
lubabalyan73@gmail.com

Nelli Barseghyan
Cand. Biol. Sci., Senior Researcher
Laboratory of Ichthyology, Institute of Hydroecology and Ichthyology
Scientific Center of Zoology and Hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia
nelka.84@bk.ru

Hasmik Bagoyan
Research Associate
Laboratory of Vertebrate Zoology, Institute of Zoology
Scientific Center of Zoology and Hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia
bagoyanhasmik@yahoo.com

Andranik Gyonjyan
Cand. Biol. Sci., Head of Research Group
Laboratory of Vertebrate Zoology, Institute of Zoology
Scientific Center of Zoology and Hydroecology of NAS RA, Yerevan, Armenia
andgyonjyan@gmail.com

For citation: Manaseryan N., Ghasabyan M., Balyan L., Barseghyan N., Bagoyan H., Gyonjyan A. Addendum to the craniology of modern and subfossil wolves of Armenia. *History, Archeology and Ethnography of the Caucasus*. 2026. Vol. 22. N. 1 P. 75-97. doi.org/10.32653/CH22175-97

ДОПОЛНЕНИЕ К КРАНИОЛОГИИ СОВРЕМЕННЫХ И СУБФОССИЛЬНЫХ ВОЛКОВ АРМЕНИИ

Аннотация. В статье рассматривается проведенное впервые краниометрическое исследование семи волков, принесенных в жертву и захороненных в святилище раннебронзового века (XXVIII–XXVI вв. до н.э.) поселения Мец Сепасар. Исследование позволило выявить краниологические параметры черепа волков и морфометрическую изменчивость черепа в хронологическом диапазоне от ранней бронзы до современности. В сравнительном аспекте изучены параметры черепов субфоссильных собак и современных волков с территории Армении, хранящихся в коллекционных фондах Научного центра Института зоологии и гидроэкологии НАН РА; установлен диапазон индивидуальных вариаций, различия в размерах и строении черепа субфоссильных и современных представителей данного рода. Черепа волков из археологического памятника Мец Сепасар представляют собой уникальный материал, относящийся к раннему бронзовому веку, и могут свидетельствовать о различных аспектах экологии, а также культовых практиках того времени. Результаты исследования демонстрируют сходство абсолютных параметров субфоссильных и современных волков. Причем субфоссильные волки из святилища Мец Сепасар, отличаются более крупными размерами по сравнению с современными волками из других регионов Армении. Выявлено также, что субфоссильные собаки по всем параметрам довольно чётко отличаются как от современных, так и от субфоссильных волков. Полученные данные обогащают краниологические сведения по роду *Canis*, являясь ценным материалом для идентификации костных остатков для дальнейших краниологических и зоологических исследований, а их использование может значительно расширить понимание культурных и экологических аспектов взаимодействия человека с дикой природой в прошлом. Результаты исследования служат важным подспорьем для определения их костных остатков в материалах из раскопок археологических памятников и вносят вклад в реконструкцию экосистем Древней Армении.

Ключевые слова: субфоссильный волк; субфоссильная собака; бронзовый век; краниометрия; захоронения волков; Мец Сепасар

A CONTRIBUTION TO THE CRANIOLOGY OF MODERN AND SUBFOSSIL WOLVES IN ARMENIA

Abstract. This article presents the first craniometric study of seven wolves sacrificed and buried at an Early Bronze Age sanctuary (28th–26th centuries BCE) in the Mets Sepasar settlement. The study identifies specific craniometric parameters and analyzes morphometric skull variability across a chronological range from the Early Bronze Age to the present day. Comparative analyses were conducted using skull parameters of subfossil dogs and modern wolves from Armenia, sourced from the collections of the Scientific Center of Zoology and Hydroecology of the National Academy of Sciences of the Republic of Armenia. The research establishes ranges of individual variation and highlights differences in cranial size and structure between subfossil and modern representatives of the genus *Canis*. The wolf skulls from the Mets Sepasar archaeological site represent unique Early Bronze Age material, as they constitute a unique dataset that reflect various aspects of ecology and ritual practices of the time. The results demonstrate similarities in the absolute parameters of subfossil and modern wolves; notably, the subfossil wolves from the Mets Sepasar sanctuary exhibit larger dimensions compared to modern wolves from other regions of Armenia. Furthermore, subfossil dogs were found to be clearly distinct from both modern and subfossil wolves across all measured parameters. These findings enrich the craniological data for the genus *Canis*, providing valuable comparative material for identifying bone remains in future craniological and zoological research. Such data significantly expands our understanding of the cultural and ecological dimensions of human-wildlife interaction in the past. These results serve as a critical tool for identifying skeletal remains in archaeological excavations and contribute to the reconstruction of Ancient Armenian ecosystems.

Keywords: subfossil wolf; subfossil dog; Bronze Age; craniometry; wolf burials; Mets Sepasar

Введение

Волк – *Canis Lupus Linnaeus, 1758* – является самым крупным представителем семейства псовых. Ареал распространения кавказского подвида охватывает Кавказ, Закавказье и смежные с ним территории Ирана и Турции. Считается, что волк был в изобилии во многих частях Закавказья, но его остатки редко идентифицируются в археологических раскопках.

Наиболее древние находки костных остатков хищных млекопитающих в Армении относятся к памятникам каменного века. Анализ костных остатков, обнаруженных в мустьерских пещерах Ереван 1 и Лусакерт, установил наличие в названных памятниках представителей отряда хищных (волк *Canis lupus*, шакал *Canis aureus*, лисица *Vulpes vulpes*, медведь *Ursus arctos*) [1].

В остеологических материалах из раскопок хронологически более поздних памятников голоценовой фауны находки костных остатков крупных хищных носят в значительной степени случайный характер, встречаются не во всех памятниках и обычно бывают представлены небольшим количеством. Одна из возможных причин этого обстоятельства – проблема достоверности определения элементов скелета, связанная с их плохой сохранностью и во многих случаях с частичной фрагментацией найденного материала. В частности, это касается представителей рода *псовых*, включающих современные виды, такие как волки, собаки и шакалы, немногочисленные остатки которых, черепа и отдельные кости посткраниального скелета, зафиксированы в хронологически разновременных археологических памятниках среднего голоцена [2; 3].

Сохранность субфоссильного материала не всегда оптимальна для определения вида, особенно в тех случаях, когда в материалах из раскопок присутствуют представители одного и того же семейства. Так, например, определение волка по костным остаткам затрудняется из-за схожести с костями крупных собак. Именно поэтому при определении вида в материалах из раскопок, необходимо подробное описание и знание параметров скелета рецентного вида.

В настоящем исследовании впервые проведено краниометрическое исследование семи волков, принесенных в жертву и захороненных в святилище раннебронзового века (XXVIII–XXVI вв. до н.э.) поселения Мец Сепасар. Святилище раннебронзового периода расположено на вершине горы Мец Сепасар, на севере Республики Армения. Мифологические предпосылки, которыми было определено местоположение святилища – гора (стоящие рядом горы-близнецы Мец Сепасар и Покр Сепасар), расположение гор на севере плоскогорья, вода (река Ахурян, разделяющая горы), также яма, подобно пещере на вершине вулканической горы, как точка прикосновения земли и неба, вход в потусторонний мир. Вершина Мец Сепасар воспринималась как ритуальное пространство, где наличие нужных предпосылок (гора, река, пещера) и стало основой для возникновения святилища.

В центре памятника, в вулканическом конусе, находилось святилище, со следами проводимых празднеств, сопровождавшихся жертвоприношениями. У очага святилища находились останки семи жертвенных волков [4].

Материал и методы

Исследования проводились в Институте зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии Национальной Академии Наук Республики Армения, в лаборатории зоологии позвоночных животных. Материалом для исследования послужили 7 черепов волка из раннебронзового поселения Мец Сепасар, период захоронения которых был определен с помощью измерения радиоуглеродного состава в Институте Фрэнсиса Крика (Лондон, Соединенное Королевство) и 18 черепов современных волков из научных коллекционных фондов Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА, добытых из разных регионов Армении.

Кроме вышеупомянутых черепов, также были исследованы 14 черепов представителей рода *Canis* из 10 хронологически разновременных (III–I тыс. до н.э.) археологических памятников Армении – Ехегис, Шенгавит, Мохраблур, Цамакаберд, Севан, Айриванк, Гилли, Ширакаван, Мегри, Бениамин (рис. 1). В памятниках Мохраблур, Ширакаван, Севан и Цамакаберд обнаружено по 2 экземпляра [2; 3].

Посланные на определение в Институт Фрэнсиса Крика кости (petrous and tympanic bulla) представителей рода *Canis* из этих памятников, были идентифицированы как «non-human; dog», что позволило в тексте констатировать их как субфоссильные собаки.

В последние годы коллекции черепов рецентных волков пополнились новым остеологическим материалом с территории Армении путем конфискации Инспекционного органа по охране природы и недр РА в результате незаконной охоты, а также в редких случаях путем отстрела для научных целей [5]. Промеры черепов были проведены по общепринятым методикам [6] и в зависимости от поставленных задач и без разграничения по возрастным группам ввиду того, что все исследуемые экземпляры были половозрелыми. Для характеристики изучаемых черепов были использованы 20 самых характерных промеров (P1–P20) по von den Driesch [6] (рис. 2).

Для анализа пропорционального изменения черепов были использованы индексы семи основных краниометрических признаков, которые исследовались в процентах от P1 (Общая длина черепа). Были использованы следующие морфометрические признаки: P2 – Кондилобазальная длина; P3 – Основная длина; P30 – Скуловая ширина; P7 – Длина мозговой части; P29 – Ширина мозговой коробки; P33 – Наименьшая ширина между орбитами и P32 – лобная ширина. Достоверность различий полученных результатов оценивали по таблице стандартных значений критерия t-Стьюдента (t_{st}) для уровня значимости $P = 0,05$ [7; 8]. Вариационно-статистическая обработка проводилась по общепринятым методикам с использованием программного пакета STATISTICA 8.

Были рассчитаны средние значения признаков (M), а также пределы варьирования (min – max) и среднее квадратическое отклонение (σ , SD). Измерения признаков проводились с точностью до 1 мм. Значение показателя достоверности различий (t_{φ}) сравниваемых средних значений признаков вычисляли по формуле:

$$t_{\varphi} = \frac{|\overline{M}_1 - \overline{M}_2|}{\sqrt{\frac{(n_1 - 1) \times \sigma_1^2 + (n_2 - 1) \times \sigma_2^2}{n_1 + n_2 - 2} \times \frac{n_1 + n_2}{n_1 \times n_2}}}$$

для $n_1 \neq n_2$ и числа степеней свободы $k = n_1 + n_2 - 2$ [9].

Различия в длине краниометрических показателей изучаемых черепов (волки из Мец Сепасар, современные волки, субфоссильные собаки) были исследованы с помощью однофакторного дисперсионного анализа с последующим использованием апостериорных (post-hoc) тестов Тьюки по методу HSD при уровне значимости $p = 0,05$. Значение дисперсии F было получено с помощью одномерного дисперсионного анализа.

В качестве дополнительных методов при сравнении пропорциональных морфометрических признаков использовали метод главных компонент, кластерный анализ (дендрограммы сходства, метрику ближайшего сходства, метрика Евклидово расстояние).

Для кластерного анализа также были использованы индексы 7 основных краниометрических признаков (P2; P3; P7; P29; P30; P32; P33), полученные в результате деления последних на общую длину черепа (P1).

Результаты и обсуждения

При сравнении топографии черепов волка из памятника бронзового века Мец Сепасар обращают на себя внимание конфигурация свода черепа, визуально крупные размеры (наибольшая длина черепа 246–255 мм, кондилобазальная длина 220–229 мм, скуловая ширина 141–142 мм) с разной степенью стирания зубов. Слуховые пузыри велики, выпуклы и не смяты, что является отличительной чертой волка от собак. Хорошо развит сагиттальный гребень, скуловые кости широкие. Черепа имеют светло-коричневый цвет. Зубы сохранились не у всех черепов, у некоторых имеется хищнический зуб.

В данной работе мы ограничились характеристикой краниометрических данных волков как наиболее показательных для сравнительного краниологического анализа.

Описание черепов из памятника Мец Сепасар приводятся ниже и представлены на рис. 3.

Череп а – хорошей сохранности. Общая длина черепа составляет 248 мм, лицевая длина черепа составляет 142 мм. Мозговая часть черепа в области наименьшей ширины раздроблена. Длина составляет 121 мм. На черепе измерено 24 промера. Барабанные камеры раздроблены, с левой стороны имеется хищнический зуб (P⁴) и заднекоренной зуб (M²). Костное небо хорошо сохранено и составляет 111 мм.

Череп б – хорошей сохранности. Общая длина черепа составляет 251 мм, хорошо сохранена лицевая и мозговая часть черепа, составляя соответственно 143 мм и 122 мм. Носовые кости отсутствуют, точка для промера носовых костей хорошо выражена. Наибольшая длина носовых костей 91 мм. Скуловая ширина хорошо выражена, наибольшая длина ее составляет 109 мм.

Череп с – хорошей сохранности. Общая длина черепа 255 мм. Кондилобазальная длина черепа 229 мм. Левая часть черепа сломана. Носовые кости отсутствуют. Мозговая коробка с левой стороны раздроблена. Скуловая дуга черепа раздроблена с левой стороны. Барабанные камеры плохой сохранности. Длина костного неба 116 мм. Ширина мозговой коробки 66 мм. Высота черепа составляет 80 мм, высота черепа без сагиттального гребня составляет 66 мм.

Череп д – хорошей сохранности. Общая длина черепа 246 мм. Кондилобазальная длина черепа 220 мм. Левая часть черепа сломана. Носовые кости отсутствуют. Мозговая коробка с левой стороны раздроблена. Скуловая дуга черепа раздроблена с левой стороны. Барабанные камеры плохой сохранности. Длина костного неба 113 мм. Ширина мозговой коробки 64 мм. Высота черепа составляет 76 мм, высота черепа без сагиттального гребня составляет 65 мм.

Череп е – плохой сохранности. С левой стороны почти весь раздроблен. Левая часть лицевого отдела черепа отсутствует. Носовые кости отсутствуют. Мозговая коробка с левой стороны раздроблена. Скуловая дуга черепа раздроблена с правой стороны. Барабанные камеры плохой сохранности. Костное небо отсутствует. Зубной ряд слева сохранен частично P⁴; M¹; M², зуб M², с правой стороны сохранен почти весь зубной ряд, отсутствует только часть P⁴; M¹; M². Высота черепа составляет 78 мм, высота черепа без сагиттального гребня составляет 64 мм.

Череп ф – сильно разрушен. Передняя часть черепа отсутствует. Высота черепа составляет 72 мм. Высота черепа без сагиттального гребня – 64 мм. Костное небо отсутствует.

Череп г – плохой сохранности. Передняя часть черепа была раздроблена на мелкие куски, однако с их помощью удалось реконструировать и промерить общую длину черепа (234 мм). Сохранена лишь мозговая часть черепа и небольшая часть лицевого отдела. Длина мозговой части черепа составляет 114 мм. Сагиттальный гребень хорошо развит. Ширина мозговой коробки составляет 66 мм, наименьшая ширина черепа – 44 мм. Сохранена часть скуловой дуги с правой стороны. Барабанные камеры отсутствуют. Высота черепа составляет 70 мм. Высота черепа без сагиттального гребня – 62 мм. Костное небо отсутствует. Имеется правая лицевая часть черепа, в зубном ряду сохранился зуб P⁴.

Необходимо отметить, что по всем 20 абсолютным краниометрическим признакам средние показатели у волков из Мец Сепасар и современных волков значительно превалируют над таковыми у субфоссильных собак (табл. 1–3).

Таблица 1. Краниометрическая характеристика черепов субфоссильных волков из памятника Мец Сепасар (мм) / Table 1. Craniometric characteristics of subfossil wolf skulls from Mets Sepasar archaeological site (mm)

	n	Mean±SD	Lim	SE
P1	6	248,67 ± 8,43	234,00–258,00	3,44
P2	6	223,83 ± 6,01	217,00–233,00	2,46
P3	6	210,83 ± 4,62	204,00–217,00	1,89
P7	6	120,83 ± 3,92	114,00–126,00	1,60
P8	2	122,00 ± 2,83	120,00–124,00	2,00

P9	4	142,75 ± 3,30	139,00–147,00	1,65
P10	2	93,00 ± 2,83	91,00–95,00	2,00
P12	4	104,50 ± 4,65	99,00–110,00	2,33
P14	7	48,43 ± 1,90	45,00–50,00	0,72
P15a	3	103,67 ± 1,53	102,00–105,00	0,88
P16	4	31,00 ± 8,83	25,00–44,00	4,42
P37	4	39,25 ± 2,50	36,00–42,00	1,25
P29	7	66,43 ± 2,57	64,00–70,00	0,97
P30	6	142,83 ± 5,85	137,00–154,00	2,39
P31	6	42,83 ± 1,72	41,00–45,00	0,70
P32	6	66,33 ± 3,83	62,00–73,00	1,56
P33	6	52,67 ± 2,16	50,00–56,00	0,88
P38	7	77,00 ± 3,27	72,00–82,00	1,23
P39	7	64,29 ± 1,25	62,00–66,00	0,47
P13	4	112,25 ± 2,99	109,00–116,00	1,49

Примечания: n – количество измеренных черепов, Mean±SD – среднее арифметическое ± стандартное отклонение, Lim – минимальное–максимальное значение, SE – стандартная ошибка

Таблица 2. Краниометрическая характеристика черепов современных волков (мм) / Table 2. Craniometric characteristics of modern wolf skulls (mm)

	n	Mean±SD	Lim	SE
P1	18	244,89 ± 9,63	233,00–264,00	2,27
P2	18	224,89 ± 7,97	214,00–237,00	1,88
P3	18	211,94 ± 7,17	201,00–224,00	1,69
P7	18	117,44 ± 5,55	109,00–127,00	1,31
P8	18	125,00 ± 5,59	116,00–137,00	1,32
P9	18	139,78 ± 5,92	131,00–154,00	1,39
P10	16	98,13 ± 5,30	90,00–107,00	1,33
P12	17	104,35 ± 4,31	97,00–112,00	1,05
P14	16	44,75 ± 2,89	39,00–50,00	0,72
P15a	11	99,82 ± 3,68	96,00–106,00	1,11
P16	17	25,53 ± 1,42	23,00–28,00	0,34
P37	17	38,12 ± 1,90	35,00–41,00	0,46
P29	18	61,06 ± 3,33	50,00–66,00	0,79
P30	18	134,89 ± 8,28	118,00–148,00	1,95
P31	18	42,56 ± 2,01	39,00–47,00	0,47
P32	18	64,39 ± 6,06	53,00–73,00	1,43
P33	18	47,83 ± 4,12	40,00–56,00	0,97
P38	17	74,76 ± 4,49	70,00–87,00	1,09
P39	18	60,83 ± 2,79	56,00–67,00	0,66
P13	17	114,53 ± 3,54	108,00–120,00	0,86

Примечания: n – количество измеренных черепов, Mean±SD – среднее арифметическое ± стандартное отклонение, Lim – минимальное–максимальное значение, SE – стандартная ошибка

Таблица 3. Краниометрическая характеристика черепов субфосильных собак из археологических памятников Армении (мм) / Table 3. Craniometric characteristics of subfossil dog skulls from archaeological sites of Armenia (mm)

	n	Mean ± SD	Lim	SE
P1	14	196,29 ± 18,58	165,00–223,00	4,97
P2	14	183,43 ± 17,77	153,00–210,00	4,75
P3	14	175,36 ± 15,94	147,00–203,00	4,26
P7	13	94,92 ± 10,66	80,00–110,00	2,96
P8	9	102,33 ± 12,95	82,00–123,00	4,32
P9	9	118,89 ± 8,30	109,00–135,00	2,77
P10	8	80,00 ± 10,64	60,00–94,00	3,76
P12	7	84,86 ± 5,30	78,00–93,00	2,01
P14	11	39,91 ± 2,63	34,00–44,00	0,79
P15a	2	89,50 ± 4,95	86,00–93,00	3,50
P16	11	23,64 ± 2,20	20,00–27,00	0,66
P37	10	33,80 ± 2,20	31,00–38,00	0,70
P29	14	55,86 ± 2,44	51,00–60,00	0,65
P30	14	104,21 ± 12,49	80,00–120,00	3,34
P31	11	39,27 ± 1,35	37,00–41,00	0,41
P32	14	52,00 ± 8,26	36,00–63,00	2,21
P33	14	42,86 ± 8,50	30,00–56,00	2,27
P38	11	66,64 ± 4,70	60,00–73,00	1,42
P39	11	55,55 ± 1,97	53,00–59,00	0,59
P13	8	100,75 ± 6,45	94,00–110,00	2,28

Примечания: n — количество измеренных черепов, Mean±SD — среднее арифметическое ± стандартное отклонение, Lim — минимальное–максимальное значение, SE — стандартная ошибка

Статистический анализ краниометрических данных современных волков и субфосильных волков из погребений Мец Сепасар показал, что из 12 параметров лишь в 3 наблюдается достоверная разница: длина горизонтальной части небной кости (P14); ширина мозговой коробки (P29), высота черепа без сагиттального гребня (P39). Статистический анализ субфосильных черепов волков из Мец Сепасар и субфосильных собак из разных археологических памятников Армении (III – I тыс. до н.э.) показал, что по всем параметрам есть достоверная разница. Аналогичная картина наблюдается при анализе черепов современных волков и субфосильных собак, который выявил достоверную разницу 18 из 19 параметров. Достоверных различий не обнаружено только в измерении ширины между орбитами (P33) (табл. 4).

Таблица 4. Сравнение краниометрических параметров волков из Мец Сепасар (МСВ), современных волков (СВ) и субфоссильных собак (СС) из памятников Армении / Table 4. Cranial measurements of wolves from Mets Sepasar (МСВ), modern wolves (СВ), and subfossil dogs (СС) from archaeological sites of Armenia.

	Переменная	Средняя разница в длине ± SE	Значимость средней разницы (критерий Тьюки, HSD)
P1	МСВ / СВ	3,78 ± 1,17	p = 0,80447
	МСВ / СС	52,38 ± 1,52	p = 0,00000*
	СВ / СС	48,60 ± 2,70	p = 0,00000*
P2	МСВ / СВ	1,06 ± 0,58	p = 0,97975
	МСВ / СС	40,40 ± 2,29	p = 0,00000*
	СВ / СС	41,46 ± 2,87	p = 0,00000*
P3	МСВ / СВ	1,11 ± 0,20	p = 0,97200
	МСВ / СС	35,48 ± 2,37	p = 0,00000*
	СВ / СС	36,59 ± 2,57	p = 0,00000*
P7	МСВ / СВ	3,39 ± 0,29	p = 0,57335
	МСВ / СС	25,48 ± 1,36	p = 0,00000*
	СВ / СС	22,09 ± 1,65	p = 0,00000*
P8	СВ / СС	22,67 ± 3,00	p = 0,00001*
P9	СВ / СС	20,89 ± 1,37	p = 0,00001*
P10	СВ / СС	18,29 ± 2,44	p = 0,00001*
P12	СВ / СС	17,29 ± 0,96	p = 0,00001*
P14	МСВ / СВ	3,68 ± 0,00	p = 0,01009*
	МСВ / СС	8,52 ± 0,07	p = 0,00000*
	СВ / СС	4,84 ± 0,07	p = 0,00072*
P16	СВ / СС	1,89 ± 0,32	p = 0,010077*
P37	СВ / СС	4,32 ± 0,24	p = 0,000014*
P29	МСВ / СВ	5,37 ± 0,19	p = 0,00003*
	МСВ / СС	10,57 ± 0,32	p = 0,00000*
	СВ / СС	5,20 ± 0,13	p = 0,00048*
P30	МСВ / СВ	7,94 ± 0,43	p = 0,17436
	МСВ / СС	38,62 ± 0,95	p = 0,00000*
	СВ / СС	30,67 ± 1,39	p = 0,00000*
P31	МСВ / СВ	0,28 ± 0,23	p = 0,93792
	МСВ / СС	3,56 ± 0,30	p = 0,00035*
	СВ / СС	3,28 ± 0,07	p = 0,00090*
P32	МСВ / СВ	1,94 ± 0,14	p = 0,79173
	МСВ / СС	14,33 ± 0,64	p = 0,00008*
	СВ / СС	12,39 ± 0,78	p = 0,00056*
P33	МСВ / СВ	4,83 ± 0,09	p = 0,17575
	МСВ / СС	9,81 ± 1,39	p = 0,00203*
	СВ / СС	4,98 ± 1,30	p = 0,15928
P38	МСВ / СВ	2,24 ± 0,14	p = 0,48433
	МСВ / СС	10,36 ± 0,18	p = 0,00002*
	СВ / СС	8,13 ± 0,33	p = 0,00053*

P39	МСВ / СВ	3,45 ± 0,18	p = 0,00548*
	МСВ / СС	8,74 ± 0,12	p = 0,00000*
	СВ / СС	5,29 ± 0,06	p = 0,00004*
P13	СВ / СС	13,75 ± 1,42	P = 0,00001*

*Статистически значимая разница при P<0,05

Обзор исследований, посвященный краниометрической изменчивости, позволил выявить преобладание работ, изучающих данный вид на обширных географических территориях [10; 11; 12; 13]. Однако, практически нет работ, посвященных морфологической изменчивости волка в границах сравнительно небольших, участков ареала [14; 15; 16; 17; 18; 19; 20]. Это обстоятельство послужило предпосылкой к предпринятому исследованию, которое позволило сфокусировать внимание на внутривидовом размерном краниологическом разнообразии серого волка в ограниченном пространственно-временном интервале.

Кавказский волк *Canis lupus cubanensis* [21; 22] распространен в горных лесах Кавказа и Закавказья, северной Турции и на северо-западе Ирана. Размеры кавказского волка средние. Кавказский подвид волка, *Canis lupus cubanensis* (syn. *Canis lupus hajastanicus*), изучен недостаточно и отличается большой вариабельностью размеров. Гептнер и др. [23] его обычно считают довольно некрупной формой волков. Так, по Огневу [21] кондилобазальная длина черепа у самцов кавказского волка *Canis lupus cubanensis* составляет 221–250 мм, а у самок – 209–234 мм. Общая длина черепа у самцов составляет 240,9 – 271,8 мм, у самок 224–250,5 мм (табл. 5).

Даль [24] в работе «К систематике волков Закавказья» по краниологическим данным диагностировал пять взрослых самцов и двух самок волков, хранившихся в Институте зоологии Академии наук Армянской ССР как *Canis lupus hajastanicus* subsp. nova. В дальнейшем эти коллекции пополнились черепами 13 волков, добытых из разных районов Армении, которые были впервые краниометрически обследованы с применением методики Сатунина [25]. Был выявлен диапазон индивидуальных изменений, а также различия в размерах и строении черепа самцов и самок [3].

Сопоставление размеров черепов *Canis lupus lupus* и *Canis lupus cubanensis* с полученными нами данными, наглядно показывает, что минимальные размеры черепов современных и субфоссильных волков с территории Армении находятся в пределах колебания размеров черепов *Canis lupus cubanensis*, что подтверждает размерная вариабельность черепов волков.

Таблица 5. Размеры черепа *Canis lupus lupus* и *Canis lupus cubanensis* в сравнении с другими подвидами / Table 5. Skull measurements of *Canis lupus lupus* and *Canis lupus cubanensis* compared to other subspecies.

		Кондилобазальная длина черепа самцов (мм)		Наибольшая длина черепа самцов (мм)		Скуловая ширина черепа самцов (мм)
<i>Canis lupus cubanensis</i> [21]	–	221–250 (235,7)	–	240–272	–	128–152
<i>Canis lupus lupus</i> [21]	–	218–253 (237,1)	–	229–275 (256,5)	–	119,9–153 (138,9)
<i>Canis lupus</i> (кол.фонд)	n = 18	169–236 (215,5)	n = 18	183–264 (235,5)	n = 18	106–148 (130,4)
<i>Canis lupus</i> (Мец Сена-сар)	n = 6	220–229 (223,2)	n = 6	246–255 (250,0)	n = 6	141–142 (141,5)

Интересные результаты дал кластерный анализ краниометрических признаков субфоссильных волков, собак и современных волков.

Нами при изучении краниометрических параметров черепов самцов и самок современных волков были выявлены достоверные различия по 3 признакам из 7: P30 (скуловая ширина), P33 (наименьшая ширина между орбитами) и P32 (лобная ширина). Так, у самцов значения P30, P33 и P32 оказались больше, чем у самок (табл. 6), что свидетельствует о наличии полового диморфизма у современных волков.

Таблица 6. Показатели краниометрических индексов самцов и самок современных волков / Table 6. Craniometric index values of male and female modern wolves.

Признаки	Современные волки				tφ
	Самка		Самец		t _{st} = 2,45
	M ± SD*	Lim	M ± SD	Lim	P = 0,05
В% от P1					
P2	92,16 ± 1,42	90,72–94,49	91,74 ± 1,47	89,43–94,12	0,56
P3	86,88 ± 1,29	85,65–88,98	86,46 ± 1,51	83,71–88,54	0,56
P30	53,06 ± 2,24	50,21–55,93	55,82 ± 1,18	54,20–58,68	9,12
P7	47,87 ± 1,09	46,38–49,15	47,98 ± 0,98	46,88–50,20	0,65
P29	25,13 ± 2,45	21,28–27,97	24,89 ± 1,06	23,11–26,47	0,29
P33	18,57 ± 1,14	17,02–19,92	19,89 ± 1,29	17,97–22,76	6,26
P32	24,52 ± 2,01	22,55–26,69	26,94 ± 1,49	23,95–28,86	7,98

Примечания: M ± SD — среднее арифметическое ± стандартное отклонение, Lim — минимальное–максимальное значение, *tst* – критическое значение *t*-критерия Стьюдента

Для более полной и объективной характеристики мы сравнили параметры черепов субфосильных и современных волков (самцов). Результаты сравнения показывают, что индексы P29 (ширина мозговой коробки) и P30 (скуловая ширина) достоверно уменьшаются у современных представителей (табл. 7).

Таблица 7. Показатели краниометрических индексов волков из Мец Сепасар и современных волков / Table 7. Craniometric index values of wolves from Mets Sepasar and modern wolves.

Признаки	Волки из Мец Сепасар		Современные волки		tφ
			Самцы		t _{st} = 2,57
	M ± SD	Lim	M ± SD	Lim	P = 0,05
В % от P1					
P2	90,04 ± 1,46	88,71–92,74	91,74 ± 1,47	89,43–94,12	2,34
P3	84,82 ± 1,29	83,67–87,18	86,46 ± 1,51	83,71–88,54	2,30
P30	57,44 ± 1,38	56,08–59,69	55,82 ± 1,18	54,20–58,68	2,65
P7	48,60 ± 0,38	47,84–48,84	47,98 ± 0,98	46,88–50,20	1,53
P29	26,89 ± 1,00	25,88–28,21	24,89 ± 1,06	23,11–26,47	3,89
P33	21,19 ± 0,90	20,32–22,76	19,89 ± 1,29	17,97–22,76	2,21
P32	26,66 ± 0,86	25,90–28,29	26,94 ± 1,49	23,95–28,86	0,41

Примечания: M ± SD — среднее арифметическое ± стандартное отклонение, Lim — минимальное–максимальное значение, *tst* – критическое значение *t*-критерия Стьюдента

По итогам сравнения пропорциональных индексов черепов субфосильных волков из Мец Сепасар и собак были выявлены достоверные отличия по индексам P2 (кондилобазальная длина), P3 (основная длина), P30 (скуловая ширина), при этом P2 и P3 достоверно выше у собак, а P30 – у волков (табл. 8).

Таблица 8. Показатели краниометрических индексов субфоссильных волков (Мец Сепасар) и субфоссильных собак / Table 8. Craniometric index values of subfossil wolves from Mets Sepasar and subfossil dogs.

Признаки	Мец Сепасар		Субфоссильные собаки		t _p
	M ± SD	Lim	M ± SD	Lim	t _{st} = 2,57
					P = 0,05
В % от P1					
P2	90,04 ± 1,46	88,71–92,74	93,44 ± 1,21	91,75–95,45	5,43
P3	84,82 ± 1,29	83,67–87,18	89,40 ± 2,39	86,60–95,76	4,40
P30	57,44 ± 1,38	56,08–59,69	53,02 ± 2,91	47,13–56,97	3,51
P7	48,60 ± 0,38	47,84–48,84	48,53 ± 1,24	45,98–50,25	0,13
P29	26,89 ± 1,00	25,88–28,21	28,69 ± 2,92	24,29–35,15	1,45
P33	21,19 ± 0,90	20,32–22,76	21,71 ± 3,00	17,24–27,45	0,41
P32	26,66 ± 0,86	25,90–28,29	26,23 ± 2,55	21,82–29,38	0,41

Примечания: M±SD — среднее арифметическое ± стандартное отклонение, Lim — минимальное–максимальное значение, *tst* – критическое значение *t*-критерия Стьюдента

Результаты кластерного анализа показали, что наиболее близки между собой субфоссильные волки из Мец Сепасар и самцы современных волков по P29 (ширина мозговой коробки) (Евклидово расстояние = 4,80) (рис. 8).

Наиболее близки между собой субфоссильные волки из Мец Сепасар и субфоссильные собаки по P32 (лобная ширина) (Евклидово расстояние = 4,81) (рис. 10).

Наиболее близки между собой самцы современных волков и субфоссильные собаки по следующим признакам: P2 (кондилобазальная длина), (Евклидово расстояние = 3,90) и P30 (скуловая ширина) (Евклидово расстояние = 2,93) (рис. 4, 6).

Наиболее близки между собой самки и самцы современных волков по следующим признакам: P3 (основная длина) (Евклидово расстояние = 3,86), P7 (длина мозговой части) (Евклидово расстояние = 1,92) и P33 (наименьшая ширина между орбитами) (Евклидово расстояние = 5,60) (рис. 5, 7, 9).

Результаты кластерного анализа показали, что из семи сравниваемых параметров черепа наиболее близки к волкам из Мец Сепасар современные волки по признаку P32, а по индексу P29 субфоссильные волки из Мец Сепасар и самцы современных волков. Учитывая также схожесть абсолютных размеров черепов волков из Мец Сепасар и самцов современных волков, можно предположить, что семь черепов, обнаруженных в памятнике Мец Сепасар, скорее всего, принадлежат самцам.

Заключение

Проведены краниологические исследования семи жертвенных волков из захоронения в святилище бронзового века (XXVIII–XXVI вв. до н.э.) Мец Сепасар. Рассмотрены в сравнительном аспекте параметры черепа субфоссильных и современных волков с территории Армении, хранящихся в коллекционных фондах Института зоологии.

Установлено, что свыше 90% параметров черепа волков из Мец Сепасар соответствуют таковым рецентных волков. Черепа волков из Мец Сепасар и современных волков из коллекционных фондов различаются между собой в широтных промерах и высоте черепа, причем признаки «ширина мозговой коробки» и «скуловая ширина» достоверно уменьшаются у рецентных волков.

Сравнение черепов субфоссильных волков из Мец Сепасар и субфоссильных собак выявило достоверные отличия по кондилобазальной и основной длине, которая выше у собак, а также по скуловой ширине, которая выше у волков. На основе остеометрического обследования черепов рецентных волков, установлены диапазоны индивидуальных вариаций, а также различия в размерах и строении черепа у самцов и самок, при этом показатели широтных параметров у самцов превышают таковые у самок, что указывает на наличие полового диморфизма.

Результаты кластерного анализа показали, что наиболее близки между собой самки и самцы современных волков по основной длине, длине мозговой части и наименьшей ширине между орбитами. Результаты исследования существенно дополняют данные по краниологии семейства *Canidae* и служат хорошим подспорьем для определения их костных остатков в материалах из раскопок археологических памятников. Учитывая, что Мец Сепасар находится в самом холодном регионе Армении, где зафиксированы экстремальные температуры до -40°C , а в недавнем прошлом (1960 г.) был установлен рекорд холода для Кавказа (-46°C), полученные результаты подтверждают гипотезу Бергмана [26] о том, что животные в холодных климатических условиях имеют тенденцию быть крупнее, так как увеличение массы тела способствует снижению теплопотерь. Это может объяснять, почему как современные, так и субфоссильные волки из Мец Сепасар отличаются более крупными размерами по сравнению с волками из других регионов Армении. Обнаруженные краниометрические различия могут быть связаны с локальной адаптацией, изменениями в экосистеме или эволюционными процессами, затрагивавшими популяцию волков из Мец Сепасар.

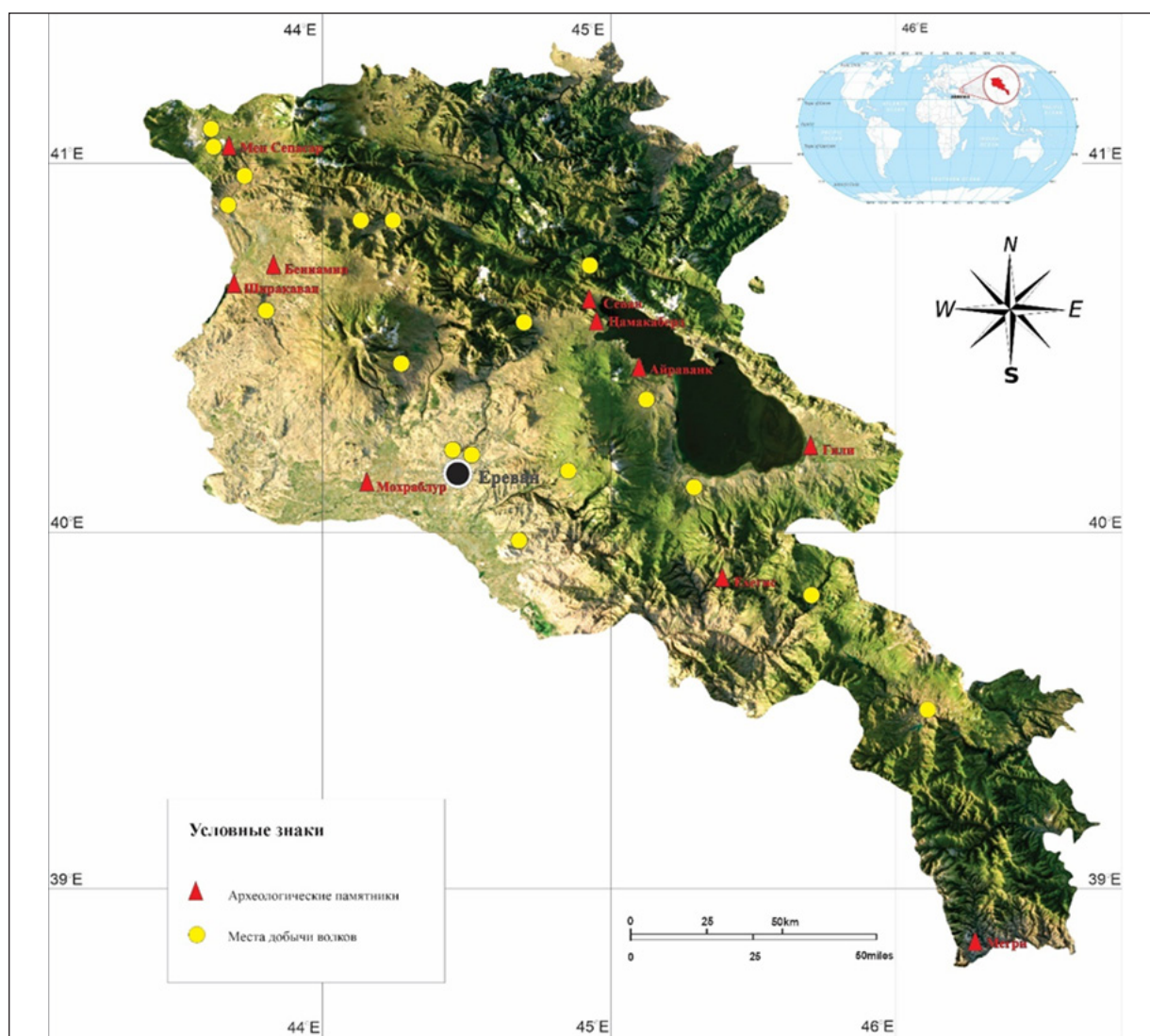


Рис 1. Карта, иллюстрирующая местонахождения археологических памятников и пункты сбора изучаемого материала. Археологические памятники — Мец Сепасар, Бениамин, Ширакаван, Севан, Цамакаберд, Айраванк, Гилли, Мохраблур, Егегис, Мегри. Места добычи волков — Арденис, Бердашен, Амасия, Мармарашен, Луйсахбюр, Джрашен, Лернанцк, Арташаван, Раздан, Гош, Норатус, Верин Геташен, Аштарак, Егвард, Севаберд, Веди, Кечут, Уйц

Fig. 1. Map showing archaeological sites and sampling locations of study material. Archaeological sites — Mets Sepasar, Beniamin, Shirakavan, Sevan, Tsamakaberd, Hayravank, Gilli, Mokhrablur, Yeghegis, Meghri. Sampling locations — Ardenis, Berdashen, Amasia, Marmarashen, Luysaghbyur, Jrashen, Lernantsk, Artashavan, Hrazdan, Gosh, Noratus, Verin Getashen, Ashtarak, Yeghvard, Sevaberd, Vedi, Kechut, Uyts

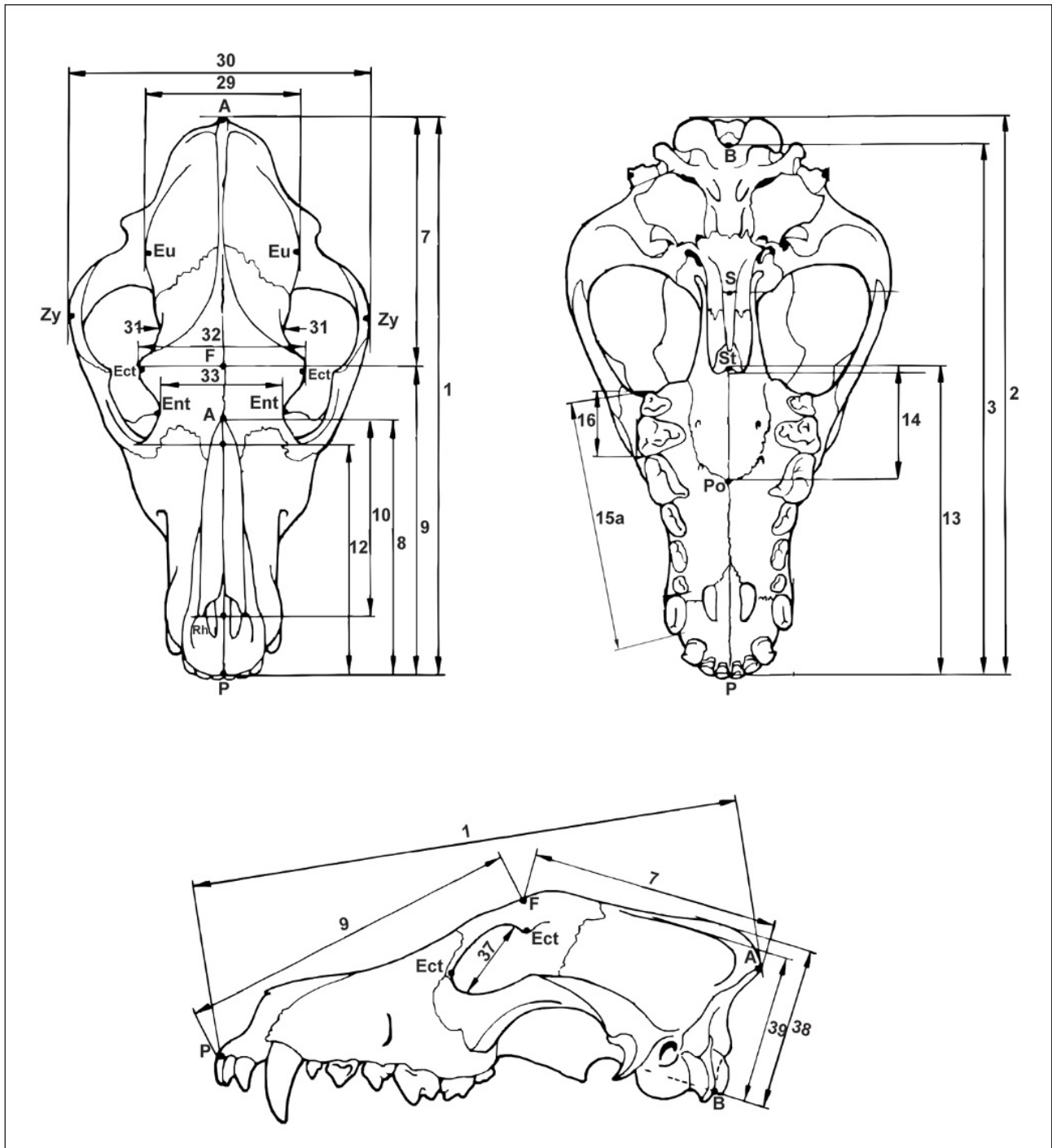


Рис 2. Схема промеров черепа псовых (Canidae) по: von den Driesch, 1976.

P1 – Общая длина черепа; P2 – Кондилобазальная длина; P3 – Основная длина; P7 – Длина мозгового отдела; P8 – Висцеральная длина; P9 – Длина лицевого отдела; P10 – Длина носовых костей; P12 – Лицевая длина; P14 – Длина горизонтальной части небной кости; P15a – Длина верхнего зубного ряда C1–M2; P16 – Длина коренных зубов M1–M2; P37 – Диаметр глазницы; P29 – Ширина мозговой коробки; P30 – Скуловая ширина; P31 – Наименьшая ширина черепа; P32 – Лобная ширина; P33 – Ширина между орбитами; P38 – Высота черепа в затылочном отделе; P39 – Высота черепа без сагиттального гребня; P13 – Длина костного неба

Fig. 2. Scheme of canine (Canidae) skull measurements by von den Driesch, 1976

P1 – Total length; P2 – Condylbasal length; P3 – Basal length; P7 – Neurocranium length; P8 – Viscerocranium length; P9 – Facial length; P10 – Greatest length of the nasals; P12 – ‘Snout’ length; P14 – Length of the horizontal part of the palatine; P15a – Length of the upper tooth row C1-M2; P16 – Length of the molar row M1-M2; P37 – Greatest inner height of the orbit; P29 – Greatest neurocranium breadth; P30 – Zygomatic breadth; P31 – Least breadth of skull; P32 – Frontal breadth; P33 – Least breadth between the orbits; P38 – Skull height; P39 – Skull height without the sagittal crest; P13 – Median palatal length

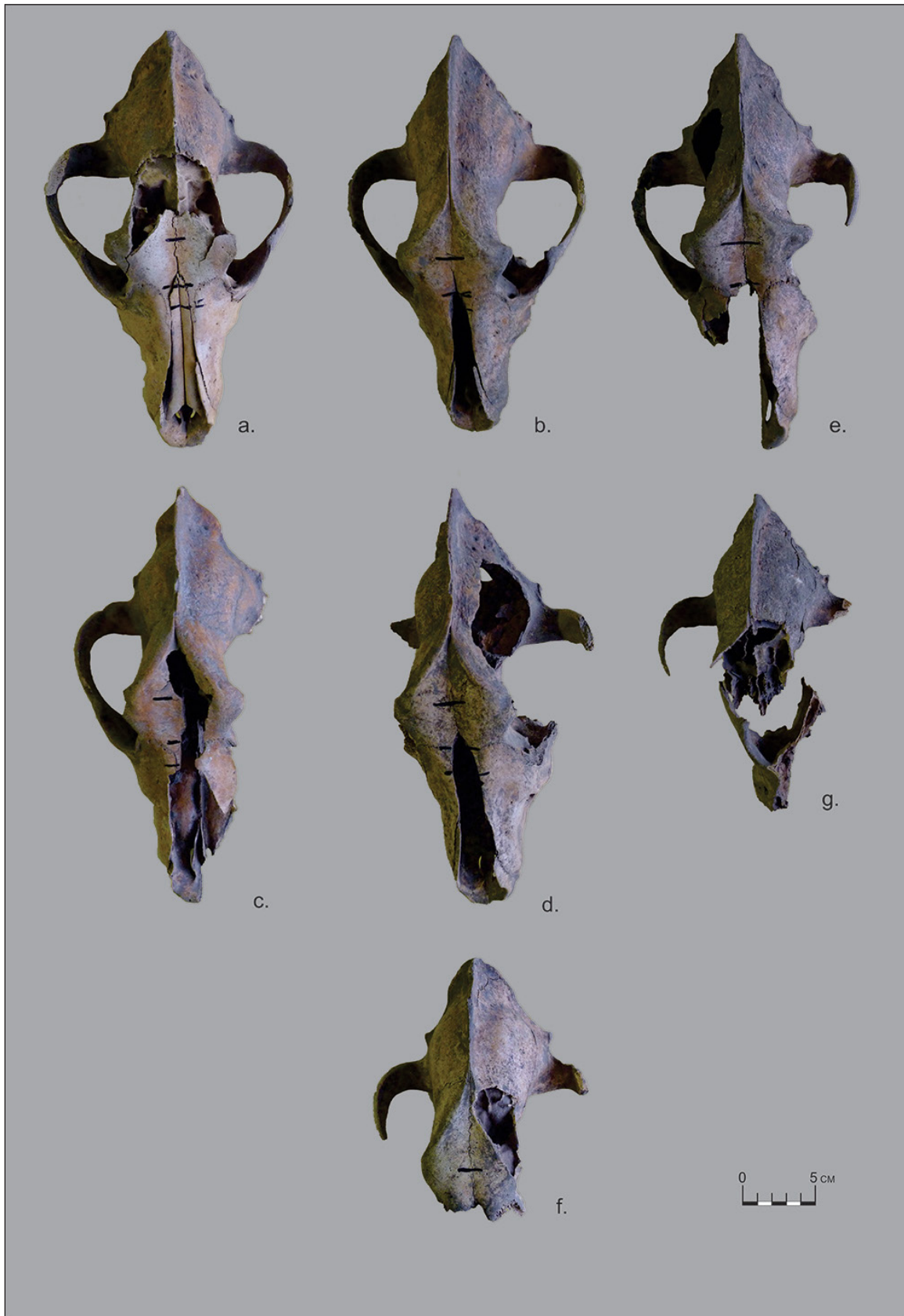


Рис 3. Черепа волков из раннебронзового памятника Мец Сепасар
Fig. 3. Wolf skulls from the Early Bronze Age sanctuary of *Mets Sepasar*

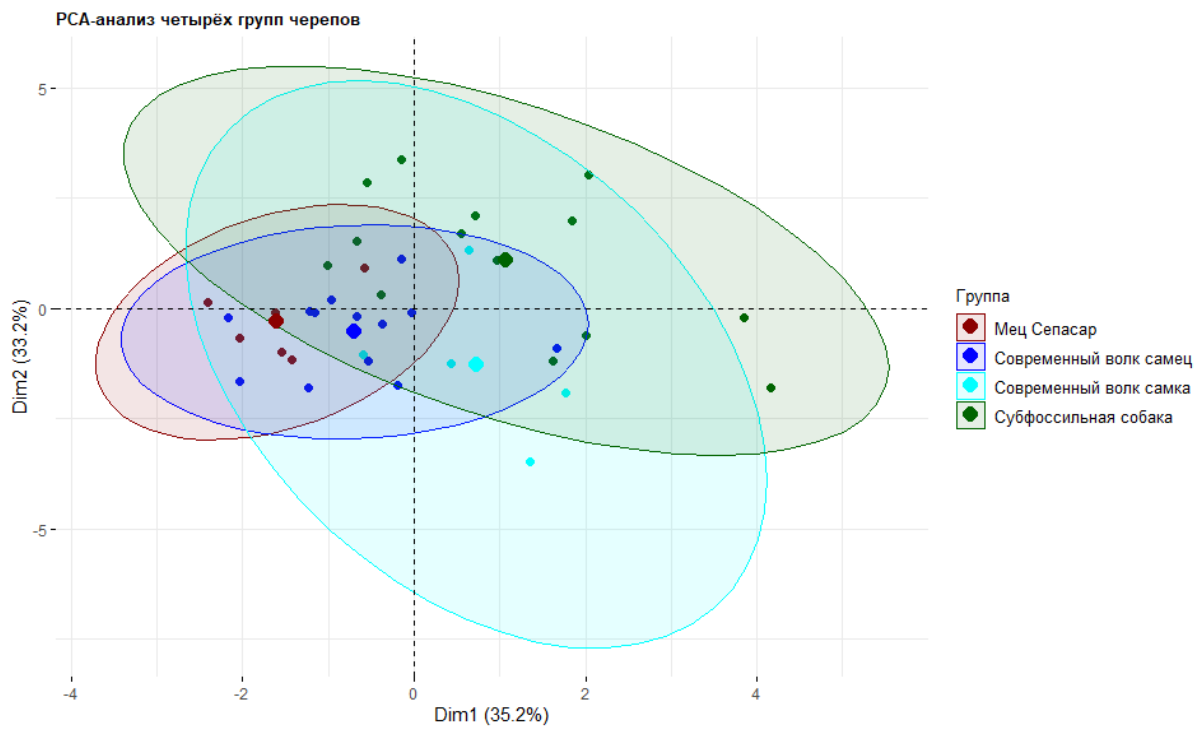
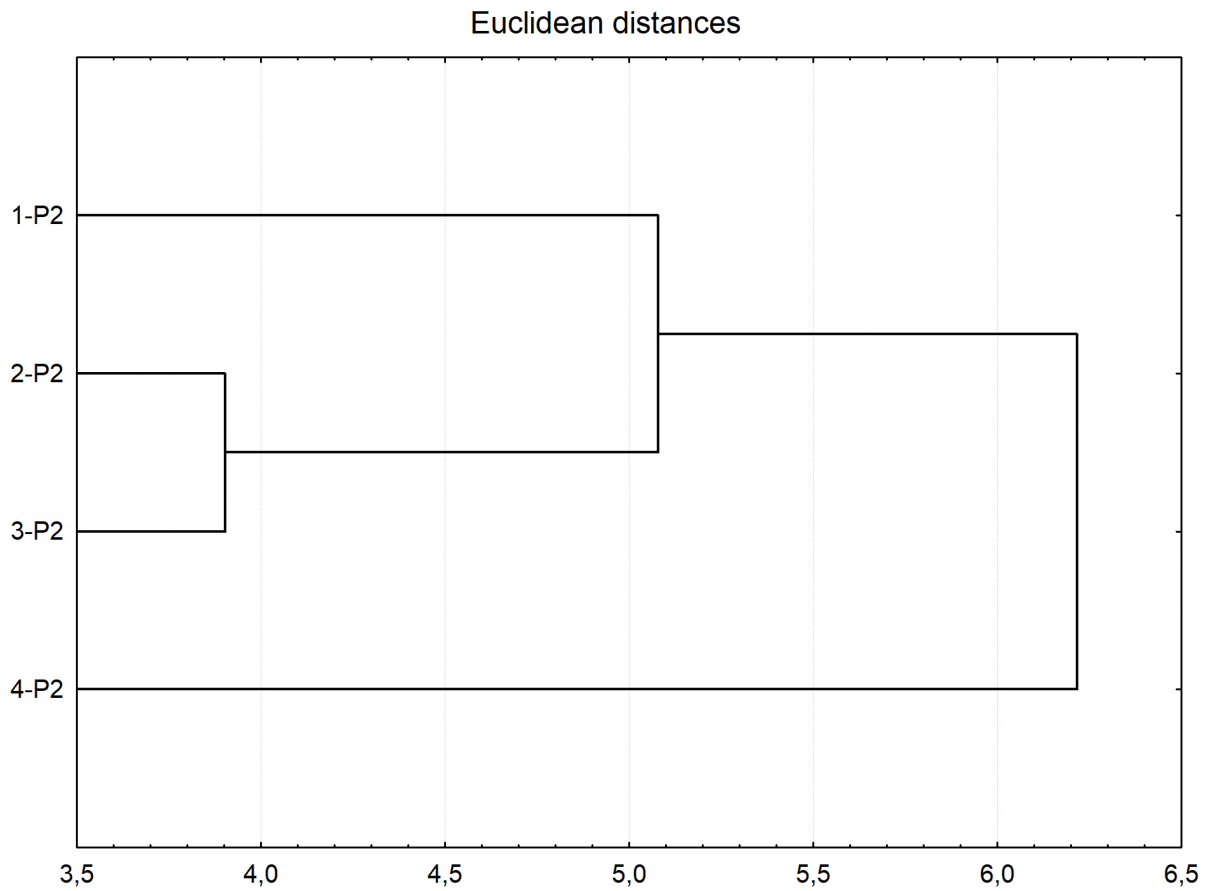


Рис 4. Дендрограмма сходства черепа по P2 у самцов современных волков (1), самок современных волков (2), субфоссильных собак (3), волков из Метс Сепасар (4)

Fig. 4. Dendrogram of skull similarity based on P2 for male modern wolves (1), female modern wolves (2), subfossil dogs (3), and wolves from Mets Sepasar (4)

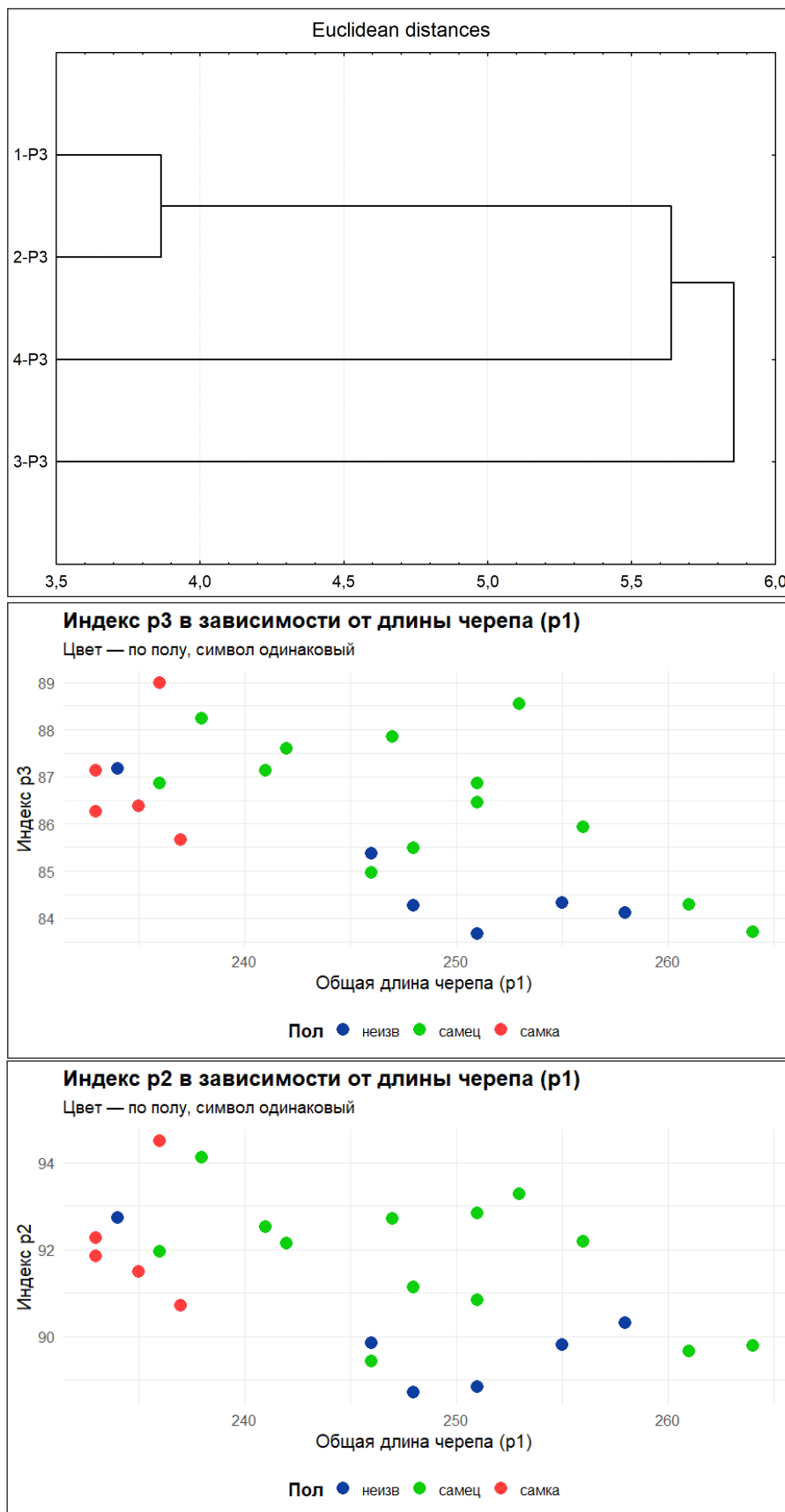
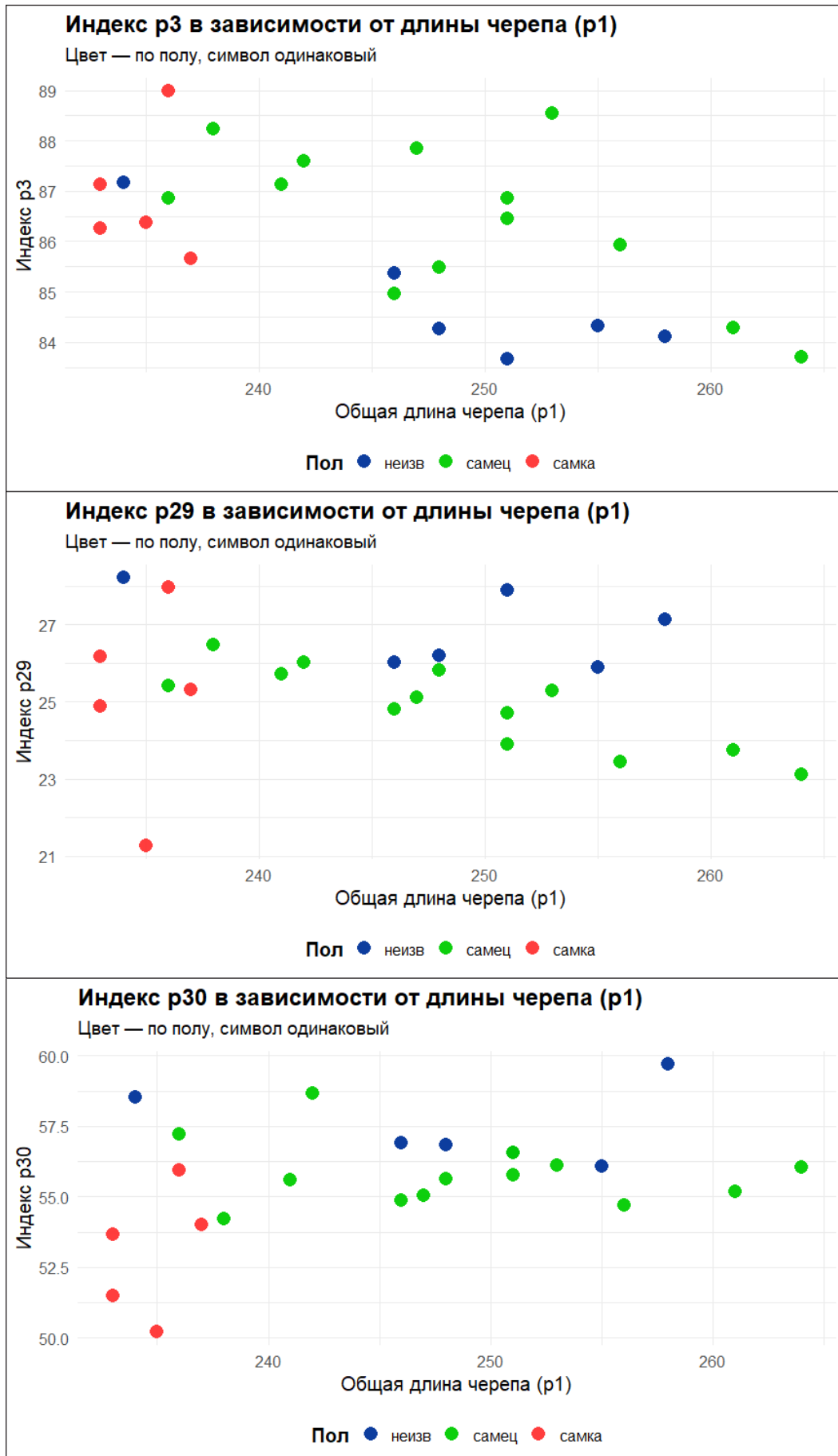
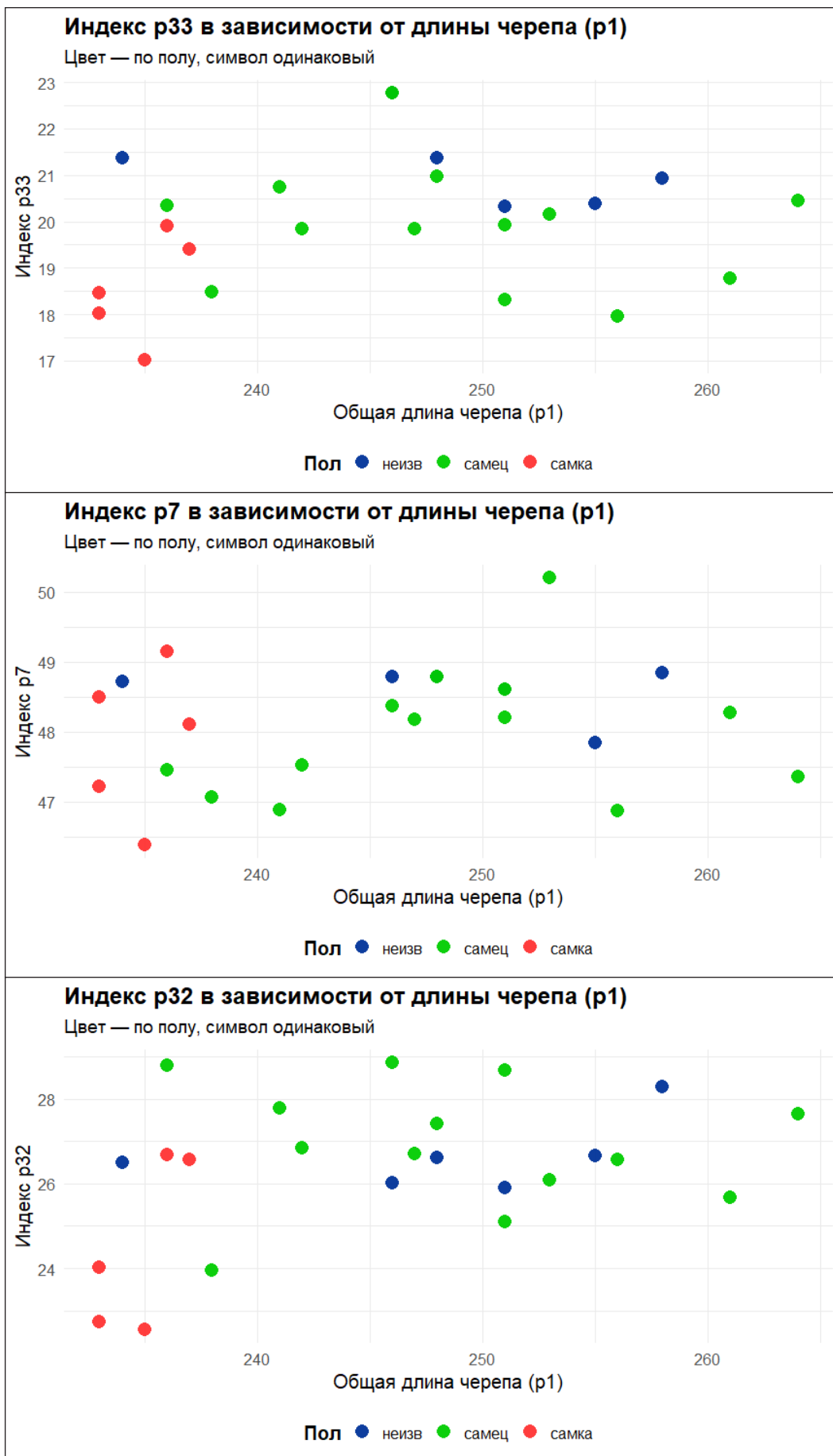


Рис 5. Дендрограмма сходства черепа по P3 у самцов современных волков (1), самок современных волков (2), субфоссильных собак (3), волков из Мец Сепасар (4)

Fig 5. Dendrogram of skull similarity based on P3 for male modern wolves (1), female modern wolves (2), subfossil dogs (3), and wolves from Mets Sepasar (4)





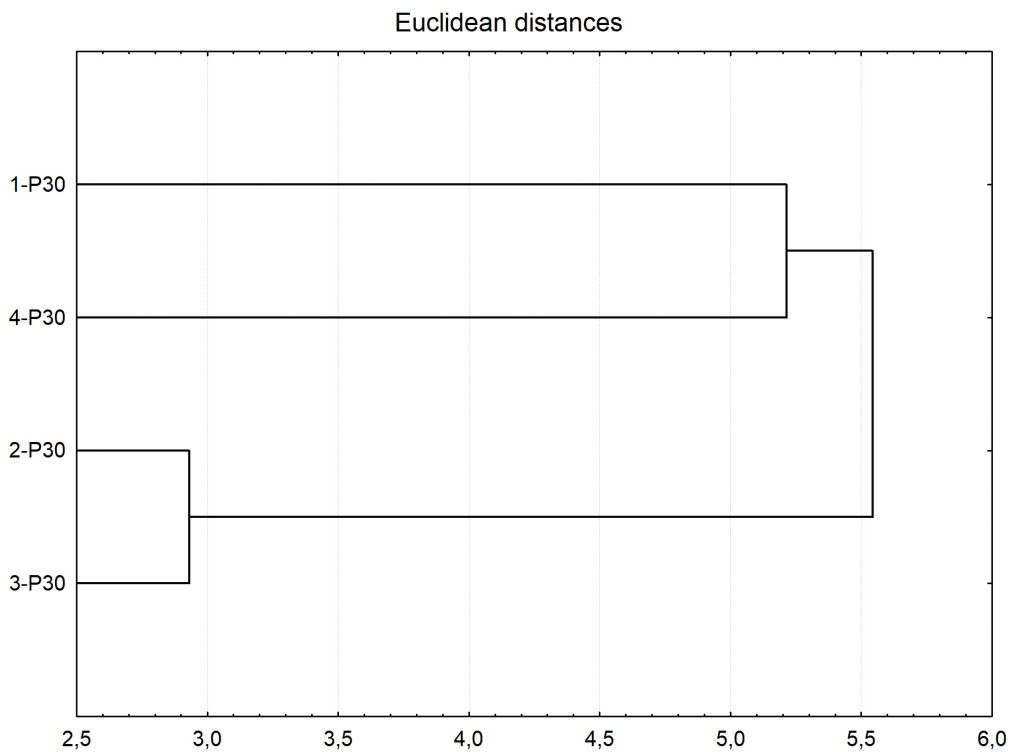


Рис 6. Дендрограмма сходства черепа по P30 у самцов современных волков (1), самок современных волков (2), субфосильных собак (3), волков из Мец Сепасар (4)

Fig. 6. Dendrogram of skull similarity based on P30 for male modern wolves (1), female modern wolves (2), subfossil dogs (3), and wolves from Mets Sepasar (4)

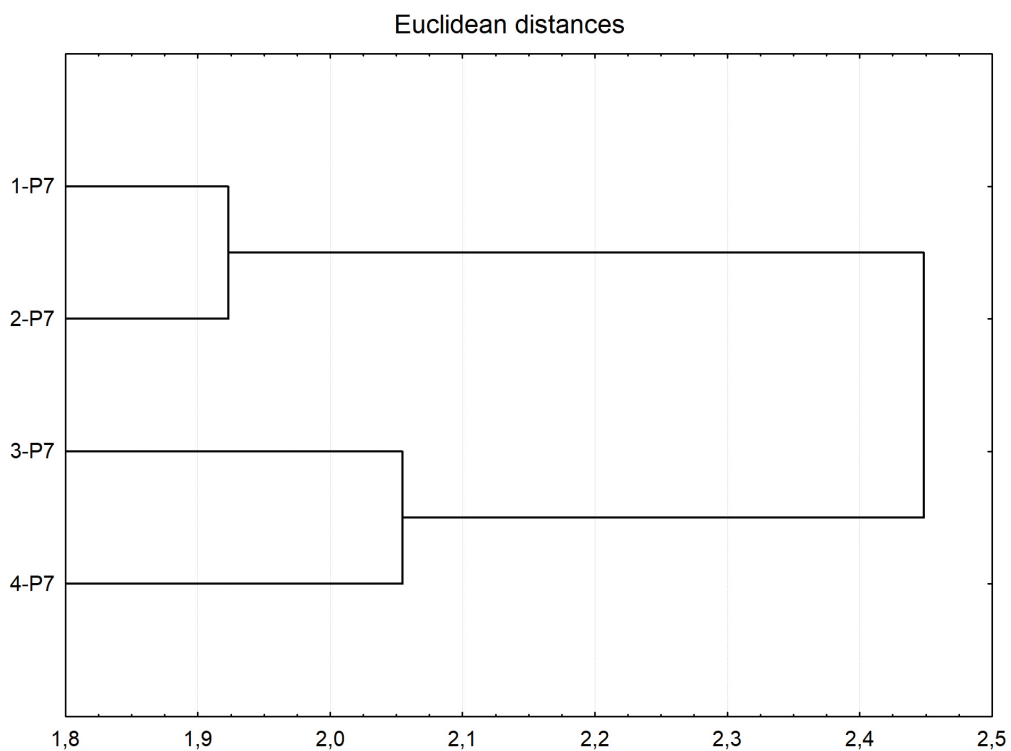


Рис 7. Дендрограмма сходства черепа по P7 у самцов современных волков (1), самок современных волков (2), субфосильных собак (3), волков из Мец Сепасар (4)

Fig. 7. Dendrogram of skull similarity based on P7 for male modern wolves (1), female modern wolves (2), subfossil dogs (3), and wolves from Mets Sepasar (4)

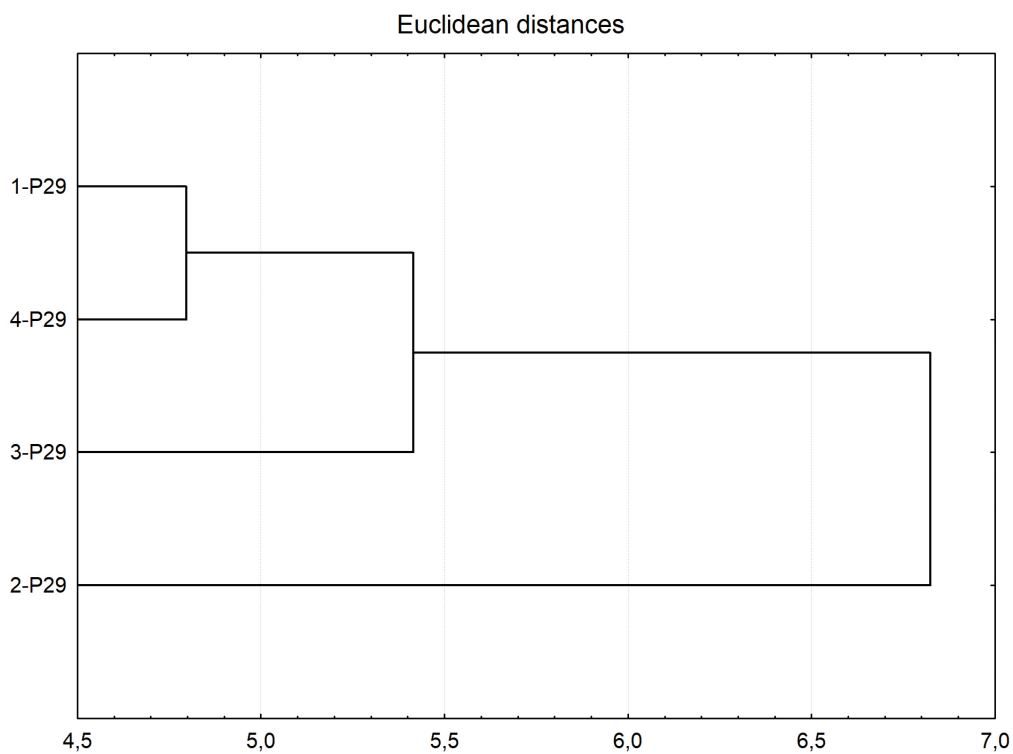


Рис. 8. Дендрограмма сходства черепа по P29 у самцов современных волков (1), самок современных волков (2), субфоссильных собак (3), волков из Мец Сепасар (4)

Fig. 8. Dendrogram of skull similarity based on P29 for male modern wolves (1), female modern wolves (2), subfossil dogs (3), and wolves from Mets Sepasar (4)

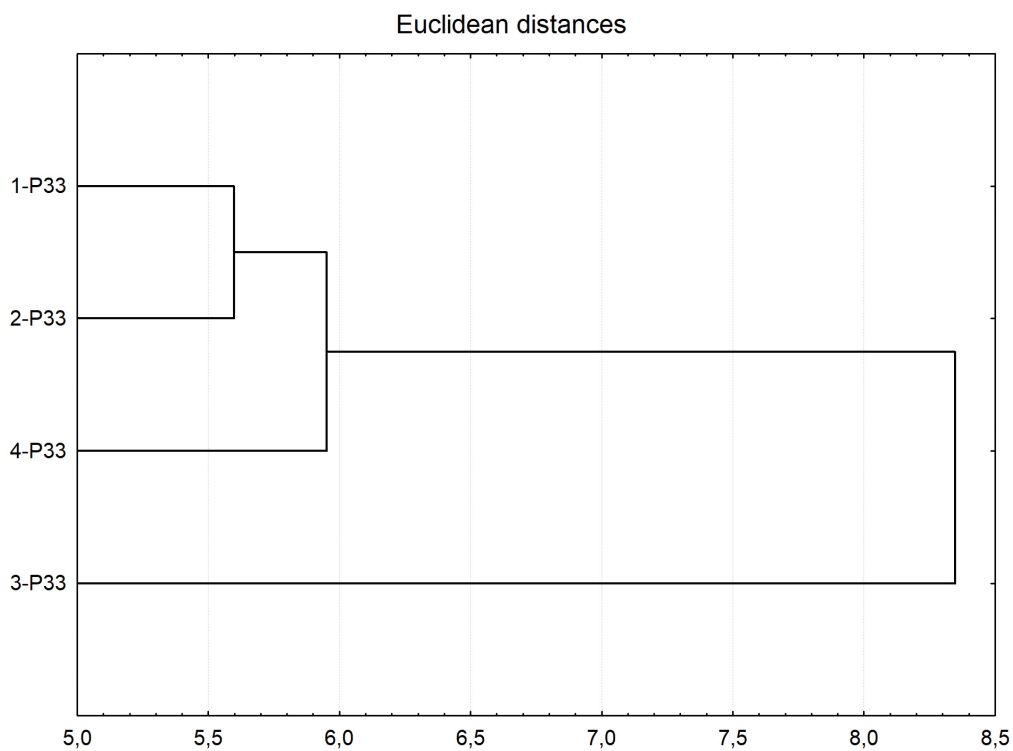


Рис 9. Дендрограмма сходства черепа по P33 у самцов современных волков (1), самок современных волков (2), субфоссильных собак (3), волков из Мец Сепасар (4)

Fig. 9. Dendrogram of skull similarity based on P33 for male modern wolves (1), female modern wolves (2), subfossil dogs (3), and wolves from Mets Sepasar (4)

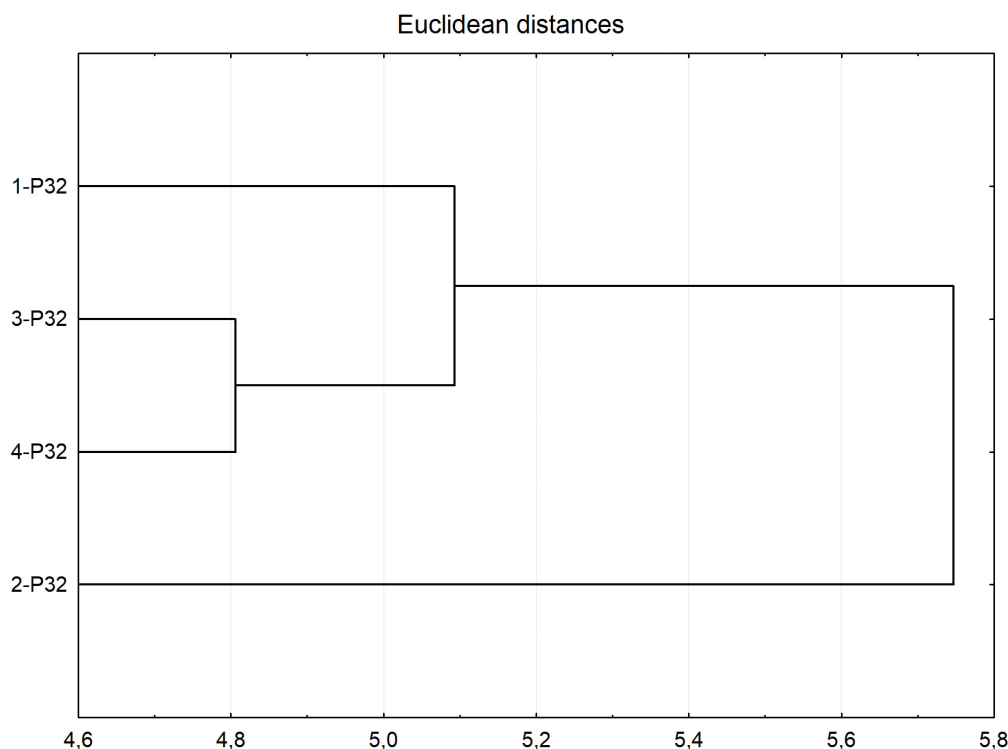


Рис 10. Дендрограмма сходства черепа по P32 у самцов современных волков (1), самок современных волков (2), субфосильных собак (3), волков из Мец Сепасар (4)

Fig. 10. Dendrogram of skull similarity based on P32 for male modern wolves (1), female modern wolves (2), subfossil dogs (3), and wolves from Mets Sepasar (4)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Межлумян С.К., Манасерян Н.У. Палеолитическая фауна «Ереванской пещеры» // Природа Армении. 1973. Вып. 1. С. 24–27.
2. Манасерян Н.У. Морфологическая характеристика черепа собак из археологических памятников Армении // Тезисы Республиканской научной конференции по зоологии (14–15 мая 1998 г., Ереван). Ереван: НАН РА, 1998. С. 70–71.
3. Мирзоян Л.Г. Дополнение к краниологии волков Закавказья // Материалы II Республиканской молодежной научной конференции. Ереван – Бюракан: ЕГУ, 2001. С. 217–222.
4. Еганын Л.В. Памятник раннебронзового периода Мец Сепасар в контексте индоевропейских верований и ритуалов // Труды Маргианской археологической экспедиции. М., 2012. Т. 4. С. 272–288.
5. Balyan L., Manaseryan N., Ghasabyan M., Kumelova M., Gyonjyan A. Osteometric data of Avian Fauna of Armenia: A baseline for zoologists and archaeozoologists // Data in Brief. 2024. Vol. 52. DOI: 10.1016/j.dib.2024.110059.
6. Driesch V.D. A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites. Harvard: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, 1976.
7. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1968. – 283 с.
8. Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии / под ред. Б.В. Гнеденко. М.: МГУ, 1980. – 150 с.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. – 350 с.
10. Россолимо О.Л., Долгов В.А. Закономерности изменчивости черепа волка (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) на территории СССР // Acta Theriologica. 1965. Vol. 10. № 12. P. 195–207.

REFERENCES

1. Mezhlumyan SK., Manaseryan NU. Paleolithic fauna of the "Yerevan Cave". *Nature of Armenia*. 1973; (1): 24-7. (In Russ)
2. Manaseryan NU. Morphological characteristics of dog skulls from archaeological sites in Armenia. *Abstracts of the Republican Scientific Conference on Zoology (May 14-15, 1998, Yerevan)*. Yerevan: NAS RA, 1998: 70-71. (In Russ)
3. Mirzoyan LG. Addition to the craniology of wolves of Transcaucasia. *Materials of the II Republican Youth Scientific Conference*. Yerevan - Byurakan: YSU, 2001: 217-222. (In Russ)
4. Eganyan LV. The Early Bronze Age monument of Mets Sepasar in the context of Indo-European beliefs and rituals. *Transactions of the Margiana Archaeological Expedition*. Moscow, 2012; 4: 272-288. (In Russ)
5. Balyan L., Manaseryan N., Ghasabyan M., Kumelova M., Gyonjyan A. Osteometric data of Avian Fauna of Armenia: a baseline for zoologists and archaeozoologists. *Data in Brief*. 2024; 52. DOI: 10.1016/j.dib.2024.110059.
6. Driesch VD. *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Harvard: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, 1976.
7. Lakin GF. *Biometry*. Moscow: Vysshaya Shkola, 1968.
8. Plokhinsky NA. *Algorithms of biometry*, ed. by B.V. Gnedenko. Moscow: MSU, 1980. (In Russ)
9. Lakin GF. *Biometry*. Moscow: Vysshaya Shkola, 1990. (In Russ)
10. Rossolimo O.L., Dolgov V.A. Patterns of variation in the skull of the wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) on the territory of the USSR. *Acta Theriologica*. 1965; 10(12): 195-207. (In Russ)

11. Бибиков Д.И. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. – 606 с.
12. Юдин В.Г. Волк Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2013. – 412 с.
13. Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы её изучения. М.: Государственное издательство, 1917. – 240 с.
14. Pilot M., Branicki W., Jędrzejewski W., Goszczyński J., Jędrzejewska B., Dyky I., Shkvyrya M., Tsingarska E. Phylogeographic history of grey wolves in Europe // *BMC Evolutionary Biology*. 2010. Vol. 10. 104. DOI: 10.1186/1471-2148-10-104
15. Pilot M., Moura A.E., Okhlopov I.M., Mamaev N.V., Manaseryan N.H., Hayrapetyan V., Kopaliani N., Tsingarska E., Alagaili A.N., Mohammed O.B., Ostrander E.A., Bogdanowicz W. Human-modified canids in human-modified landscapes: The evolutionary consequences of hybridization for grey wolves and free-ranging domestic dogs // *Evolutionary Applications*. 2021. 14(10). Pp. 2433-2456. DOI: 10.1111/eva.13257
16. Корablёв Н.П., Корablёв М.П., Корablёв П.Н., Дикарёв С.В. Внутрипопуляционный полиморфизм симпатричных псовых (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*): краниометрические данные // *Принципы экологии*. 2020. № 2. С. 17–39.
17. Корablёв Н.П., Корablёв П.Н., Корablёв М.П., Корablёв А.П., Седова Н.А., Зиновьев А.В. 2021. Изменчивость краниометрических признаков *Canis lupus*, *Carnivora*, *Canidae* в центре Европейской России // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. 2021. Т. 6. № 1. С. 50–67. DOI: 10.24189/ncr.2021.008
18. Климовский А.И., Колесов С.Д. Новые находки волка (*Canis lupus* L. 1758) в позднплейстоценовых отложениях Колымо-Индигоирской низменности. Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2022. 27(4). С. 592–599. DOI: 10.31242/2618-9712
19. Бондарев А.Я., Оводов Н.Д. О размерах черепов современных и плейстоценовых волков (*Canis lupus* L.) Алтая // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2013. № 8 (106). С. 69–70.
20. Mashkour M., Monchot H., Trinkaus E., Reyss J.-L., Biglari F., Bailon S., Heydari S., Abdi K. Carnivores and their prey in the Wezmeh Cave (Kermanshah, Iran): A Late Pleistocene refuge in the Zagros. *International Journal of Osteoarchaeology*. 2009. 19(6). Pp. 678–694. DOI: 10.1002/oa.997
21. Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Хищные млекопитающие. Т. 2. М. – Л.: Госиздат, 1931. – 776 с.
22. Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: Зоологический институт РАН, 2001. – 558 с.
23. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Морские коровы и хищные Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967. Т. II. Ч. 1. С. 1003.
24. Даль С.К. К систематике волков Закавказья // *Доклады АН АрмССР*. 1951. Т. XIV. С. 87–92.
25. Сатунин К.А. Млекопитающие Кавказского края. Тифлис: Тип. Канцелярии наместника Е. И. В. на Кавказе, 1920. 2 т. – 223 с.
26. Meiri S., Dayan T. On the validity of Bergmann's Rule // *Evolutionary Ecology Research*. 2003. № 5(5). С. 747–754. DOI: 10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x
11. Bibikov D.I. *The wolf. Origin, systematics, morphology, ecology*. Moscow: Nauka, 1985. (In Russ)
12. Yudin V.G. *The wolf of the Russian Far East*. Vladivostok: Dalnauka, 2013. (In Russ)
13. Filipchenko YuA. *Variability and methods of its study*. Moscow: State Publishing House, 1917. (In Russ)
14. Pilot M., Branicki W., Jędrzejewski W., Goszczyński J., Jędrzejewska B., Dyky I., Shkvyrya M., Tsingarska E. Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC Evolutionary Biology*. 2010; 10(104). DOI: 10.1186/1471-2148-10-104.
15. Pilot M., Moura A.E., Okhlopov I.M., Mamaev N.V., Manaseryan N.H., Hayrapetyan V., Kopaliani N., Tsingarska E., Alagaili A.N., Mohammed O.B., Ostrander E.A., Bogdanowicz W. Human-modified canids in human-modified landscapes: the evolutionary consequences of hybridization for grey wolves and free-ranging domestic dogs. *Evolutionary Applications*. 2021; 14(10): 2433-2456. DOI: 10.1111/eva.13257.
16. Korablev NP., Korablev MP., Korablev PN., Dikarev SV. Intrapopulation polymorphism of sympatric canids (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*): craniometric data. *Principles of Ecology*. 2020; (2): 17-39. (In Russ)
17. Korablev NP., Korablev PN., Korablev MP., Korablev AP., Sedova NA., Zinoviev AV. Variability of craniometric characters of *Canis lupus*, *Carnivora*, *Canidae* in the center of European Russia. *Nature Conservation Research*. 2021; 6(1): 50-67. DOI: 10.24189/ncr.2021.008. (In Russ)
18. Klimovsky AI., Kolesov SD. New finds of the wolf (*Canis lupus* L. 1758) in the Late Pleistocene deposits of the Kolyma-Indigirka lowland. *Natural Resources of the Arctic and Subarctic*. 2022; 27(4): 592-599. DOI: 10.31242/2618-9712. (In Russ)
19. Bondarev AY., Ovodov ND. On the skull sizes of modern and Pleistocene wolves (*Canis lupus* L.) of Altai. *Bulletin of the Altai State Agricultural University*. 2013; 106(8): 69-70. (In Russ)
20. Mashkour M., Monchot H., Trinkaus E., Reyss J.-L., Biglari F., Bailon S., Heydari S., Abdi K. Carnivores and their prey in the Wezmeh Cave (Kermanshah, Iran): a Late Pleistocene refuge in the Zagros. *International Journal of Osteoarchaeology*. 2009; 19(6): 678-694. DOI: 10.1002/oa.997.
21. Ognev SI. *Animals of Eastern Europe and Northern Asia. Carnivorous mammals*. Vol. 2. Moscow - Leningrad: Gosizdat, 1931. (In Russ)
22. Aristov AA., Baryshnikov GF. *Mammals of Russia and adjacent territories. Carnivores and pinnipeds*. Saint-Petersburg: Zoological Institute of the RAS, 2001. (In Russ)
23. Heptner V.G., Naumov NP., Yurgenson PB., Sludsky AA., Chirkova AF., Bannikov AG. *Sea cows and carnivores of the Soviet Union*. Vol. II. Pt. 1. Moscow: Vysshaya Shkola, 1967. (In Russ)
24. Dal SK. On the systematics of wolves in Transcaucasia. *Reports of the Academy of Sciences of the ArmSSR*. 1951; 14: 87-92. (In Russ)
25. Satunin KA. *Mammals of the Caucasian region*. Tiflis: Typography of the Chancellery of His Imperial Majesty's Viceroy in the Caucasus, 1920. (In Russ)
26. Meiri S., Dayan T. On the validity of Bergmann's Rule. *Evolutionary Ecology Research*. 2003; 5(5): 747-754. DOI: 10.1046/j.1365-2699.2003.00837.x.

Поступила в редакцию 06.02.2025

Принята в печать 28.04.2025

Опубликована 15.03.2026

Recieved 06.02.2025

Accepted 28.04.2025

Published 15.03.2026