



УДК 575.3/7 + 576.1 + 591.158

ГИБРИДИЗАЦИЯ, ВИДООБРАЗОВАНИЕ И СИСТЕМАТИКА ЖИВОТНЫХ

Л.Я. Боркин¹ и С.Н. Литвинчук²

¹Зоологический институт, Российская академия наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: lacerta@zin.ru

²Институт цитологии, Российская академия наук, Тихорецкий пр. 4, 194064 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

РЕЗЮМЕ

Гибридизация видов – широко распространённое явление в эволюции животных. Она имеет важное значение в видообразовании. Кратко рассмотрена история проблемы. Даны определения основных терминов и их обсуждение. Рассмотрены различные категории гибридизации и гибридных зон по их форме (узкие, широкие), генетической и пространственной структуре (клинальные, мозаичные, сетчатые, остаточные; симпатрические; уни- и бимодальные), билатеральная и асимметричная интрогрессия генов, механизмы формирования и поддержания гибридных зон, стабильность и подвижность зон, а также связь гибридизации с таксономией, зоогеографией и охраной видов.

Ключевые слова: гибридизация, гибридные зоны, видообразование, зоогеография, интрогрессия, охрана видов, систематика

ANIMAL HYBRIDIZATION, SPECIATION AND SYSTEMATICS

L.J. Borkin¹ and S.N. Litvinchuk²

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;
e-mail: lacerta@zin.ru

²Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, Tikhoretskiy Pr. 4, 194064 St. Petersburg, Russia;
e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

ABSTRACT

Hybridization is a widely distributed phenomenon among animals. It is an important factor of speciation. The history of problem is briefly outlined. Principal terms are defined and discussed. Various categories of hybridization and hybrid zones in terms of their shape (narrow, broad), genetic and spatial structure (clinal, mosaic, reticulate, and residual; sympatric; uni- and bimodal zones), bidirectional and asymmetric introgression, mechanisms of origin and maintenance of hybrid zones, stability and movement of zones, as well as the relation of hybridization to taxonomy, zoogeography and conservation are considered.

Key words: conservation, hybridization, hybrid zone, introgression, speciation, systematics, zoogeography

«<...> доводов недостаточно, необходим опыт»
Роджер Бэкон (1267) «Opus Majus»¹

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о роли гибридизации в образовании видов был поставлен ещё в XVIII веке. Великий шведский реформатор систематики Карл Линней (Carl Linnaeus, 1707–1778) на основе опытов по скрещиванию растений предположил, что так называемые *первичные*, или изначально сотворённые виды могли, скрещиваясь между собой, дать множество *вторичных* видов. Он полагал, что гибридизация протекала в два этапа. Согласно 12-му изданию «Systema Naturae» (1767), сначала за счёт смешения возникло столько растений, сколько сейчас родов, а потом смешение последних привело к образованию существующих ныне видов (см. Комаров 1940: 21; Гайсинович 1988: 38–43; Боркин 2009: 47). Карл Линней, по-видимому, первым отметил значительно бóльшую редкость межвидовых гибридов у животных по сравнению с растениями (Linnaeus 1751: 3).

Другой, не менее знаменитый натуралист XVIII века, «французский Плиний» и антагонист Линнея, Жорж Бюффон (Georges Louis Leclerc, Comte de Buffon, 1707–1788) также много внимания уделил проблеме гибридизации. Обсуждая её у животных, он предложил в качестве критерия вида так называемый «половой метод»: отсутствие потомства или бесплодность гибридов указывают на принадлежность скрещиваемых родителей к разным видам, а плодовитость гибридов – к одному. Он также заметил, что птицы более склонны к межвидовым скрещиваниям, чем млекопитающие (см. Канаев 1966: 91, 168–184 и 211).

Замечательный российский учёный Пётр Симон Паллас (Peter Simon Pallas, 1741–1811) в 1780 г. в своей академической речи об изменчивости животных отверг гипотезу Линнея, который распространял её и на животных (Паллас 2011: 75 и 79). Более того, Паллас даже перечислил

четыре «препятствия» для скрещивания между дикими видами (с. 86).² Это – непреодолимость инстинкта («взаимное отвращение»), бесплодие гибридов, их слабость и несовершенство (низкая жизнеспособность, выражаясь современным языком), а также рассеивание видов по различным пределам земного шара (т.е. географическая изоляция). Таким образом, он предвосхитил концепцию механизмов репродуктивной изоляции, детально разработанную в рамках синтетической теории эволюции в XX веке (Dobzhansky 1953; Майр 1968, 1974).

Основоположник современной эволюционной теории Чарльз Дарвин (Charles Robert Darwin, 1809–1882) посвятил анализу гибридизации целую главу IX «Происхождения видов» (1859). Он, как и большинство тогдашних натуралистов, признавал, что скрещивание разных видов приводит к бесплодным гибридам, но предлагал различать две категории стерильности: у гибридов первого поколения и у последующих гибридов (Дарвин 1991: 237). Следует заметить, что почти вся глава была построена преимущественно на опытах по скрещиванию растений, проведённых Йозефом Кёльрейтером³ (Joseph Gottlieb Koelreuter, 1733–1806) и Карлом Гертнером (Carl Friedrich Gärtner, 1772–1850), а сведения о животных были незначительны.

Современник Дарвина, французский ботаник Шарль Ноден (Charles Naudin, 1815–1899)⁴ также прославился своими исследованиями по межвидовой гибридизации у растений. Он был сторонником эволюционного развития и полагал (независимо от Дарвина), что качественного различия между видами, расами и разновидностями нет. Поэтому, по его мнению, на практике очень трудно разграничивать так называемые *гибриды* (результат скрещивания разных видов) и *помеси* (результат скрещивания рас или разновидностей). Надо заметить, что другие ботаники того времени, например француз Доминик Годрон (Dominique Alexandre Godron, 1807–1880), настаивали на том,

¹Роджер Бэкон (Roger Bacon, около 1214–1292) – английский монах-францисканец, профессор Оксфордского университета.

²П.С. Паллас допускал гибридное происхождение домашних животных.

³Результаты этих опытов и взгляды петербургского академика Йозефа Готтлиба Кёльрейтера проанализировал А.Е. Гайсинович (1935: 32–49, 1988: 86–95).

⁴Подробнее о работах Ш. Нодена по гибридизации и проблеме вида см. А.Е. Гайсинович (1935: 71–94, 1988: 110–123).

что стерильность или плодовитость гибридов может служить критерием вида или разновидности соответственно (см. Гайсинович 1935: 76–77). В 1861 г. Ш. Ноден признавал дивергентный характер видообразования и отрицал возможность слияния разных видов в один путём гибридизации (см. Нодэн 1935: 231).

Тем не менее в начале XX века голландский ботаник Ян Лотси (Jan Paulus Lotsy, 1867–1931) выдвинул концепцию эволюции через гибридизацию видов, которая оставила свой след в истории науки, хотя и была названа историком генетики А.Е. Гайсиновичем (1988: 229) «абсурдной».⁵ Лотси определял вид как группу генетически идентичных особей, т.е. понимал его очень узко. В таком случае логически все животные, размножающиеся половым путём, должны рассматриваться как гибриды, поскольку все особи, кроме клонов, генетически гетерогенны, а процесс видообразования неизбежно ассоциируется с гибридизацией. «Основа некоторых странных теорий Лотси о процессе видообразования лежит, таким образом, в его концепции вида» (Майр 1947: 191).

Идея формообразующей роли гибридизации высказывалась в первой трети XX века и некоторыми зоологами. Возникновение гибридных популяций в зоне вторичного контакта близкородственных видов среди птиц обсуждал в 1919 г. немецкий орнитолог Эрвин Штресеманн (Erwin Stresemann, 1889–1972) и другие (см. Дементьев 1940: 619–621). Под влиянием ботаников и «менделистов» (р. 22), в том числе Яна Лотси, британский орнитолог Перси Р. Лоу (Percy R. Lowe) выдвинул в декабре 1929 г. концепцию *миктогонии* (или *плетогамии*), объясняющую поразительное многообразие некоторых групп птиц на островах, например, вымерших моа Новой Зеландии (38 ви-

дов 5 родов) или галапагосских вьюрков (22 вида) с помощью гибридизации (Lowe 1930: 26; 1936: 320). Хотя это предположение было полностью отвергнуто в отношении последних, как и птиц вообще (Лэк 1949: 114 и 143)⁶, сейчас оно вновь привлекает к себе внимание (Arnold 2006: 13–14). Классик советской генетики Александр Сергеевич Серебровский (1892–1948) в 1935 г. опубликовал интересную монографию, посвящённую гибридизации животных.

Лишь примерно в 1920-е годы стали появляться первые результаты изучения гибридизации в природе (Howard et al. 2003: 298). В Советском Союзе гибридизации как фактору эволюции особенно большое внимание уделяли ботаники (Комаров 1940; Розанова 1946; Синская 1948; Завадский 1968; Рубцова 1983; Камелин 2009). Формирование в 1930-е и доминирование в последующие десятилетия биологической концепции вида как генетически замкнутой системы популяций привело к подчёркиванию исключительно важной роли механизмов репродуктивной изоляции⁷ и отрицанию гибридного происхождения видов животных, допуская в качестве исключения лишь возможность образования гибридных внутривидовых единиц (Майр 1947: 409) или интрогрессивную гибридизацию (Dobzhansky 1953: 297).⁸ С другой стороны, идея об усилении репродуктивной изоляции в зонах вторичного контакта ранее аллопатрически дивергировавших популяций (близко родственных видов или полувидов) путём отбора против гибридов привела к интенсивному изучению таких зон в разных группах животных и растений (Hubbs 1961; Sibley 1961; Bigelow 1965; Howard et al. 2003).

Развитие цитогенетических и молекулярных методов во второй половине XX столетия позво-

⁵Хотя основная книга Лотси «Evolution by means of hybridization» вышла в Гааге в 1916 г., имеется более ранний конспект его концепции на русском языке (Лотси 1914). Взгляды Лотси с критических позиций наиболее подробно рассмотрены В.Л. Комаровым (1940: 66–71 и 123), сжато Н.Г. Рубайловой (1965: 181–182), К.М. Завадским (1973: 281–282) и З.М. Рубцовой (1983: 118) и более благоприятно Р.В. Камелиным (2004: 133 и 157–159).

⁶Последние исследования обнаружили интрогрессивную гибридизацию между видами земляных вьюрков *Geospiza* (Grant and Grant 1992, 2004, 2008).

⁷Сам термин «изолирующие механизмы» был введён Ф.Г. Добржанским в 1937 г. (см. Dobzhansky 1953: 180).

⁸По справедливому замечанию Е.Н. Панова (1993: 67), строгие сторонники биологической концепции вида принимали межвидовую гибридизацию за некое аномальное явление. Действительно, они признавали её с различными оговорками, как бы нехотя, в лучшем случае лишь как нарушение репродуктивных изолирующих механизмов, чаще всего в условиях антропогенного изменения среды. Сейчас уже почти никто не сомневается, что гибридизация – широко распространённое, обычное явление в эволюции видов, а не некое отклонение.

лило, в отличие от внешнеморфологических признаков, адекватно оценивать гибридную природу каждой особи.⁹ В многочисленных работах было показано весьма широкое распространение межвидовой гибридизации среди животных в природе. Это неизбежно привело к новой оценке значения гибридизации как фактора эволюции, а также к новому, более глубокому пониманию проблемы вида и видообразования (например, Anderson and Stebbins 1954; Lewontin and Birch 1966; White 1968; Key 1968; Даревский 1974, 1986; Боркин и Даревский 1980; Грант 1984; Васильев 1985; Панов 1986, 1989, 1993, 2001; Bullini and Nascetti 1990; Arnold 1992, 2006; Grant and Grant 1992; Россолимо 1993; Dowling and Secor 1997; Воронцов 1999; Крюков 1990, 2000; Barton 2001; Mallet 2005, 2007, 2008; Schwenk et al. 2008). Более подробный анализ истории исследований по гибридизации в XX столетии можно найти в других работах (Рубайлова 1965; Рубцова 1983; Howard et al. 2003; Schwenk et al. 2008; Камелин 2004: 132–146, 2009).

В последние десятилетия гибридизация стала одной из основных тем эволюционной биологии. Статьями по этой тематике в течение уже многих лет насыщен один из главных международных журналов «Evolution». Широкий анализ процессов интрогрессивной гибридизации в природе как обмена генами вместе с так называемым латеральным (или горизонтальным) переносом генов среди микроорганизмов, растений, грибов и животных приводит к осмыслению эволюционной диверсификации не в виде дерева, а скорее как сети жизни (Arnold 2006: VII и 189).

Основные понятия и их обсуждение

К настоящему времени накопилось огромное количество работ по гибридизации. Однако их ав-

торы нередко применяли различную терминологию для одних и тех же явлений или же, наоборот, предлагали разное толкование одних и тех же терминов, что становилось источником разногласий. С одной стороны, указывалось на семантическую и концептуальную путаницу у нескольких поколений учёных (Woodruff 1973: 213), а с другой, осуждалось подчинение «догмам априорных дефиниций» (Панов 1989: 27). Для того, чтобы избежать непонимания, ниже мы приводим формулировки, принятые в данной статье. Заметим, что в ней рассматривается только естественная гибридизация, т.е. та, которая происходит в природе.

Под *систематикой* мы понимаем науку о таксономическом разнообразии живых существ (видов), т.е. она заведомо шире, чем просто правила классификации (таксономия).

Термином *гибридизация* мы, как ранее А.С. Семеновский (1935: 7), обозначаем скрещивание между особями, принадлежащими к разным видам.¹⁰ Соответственно *гибрид* – продукт гибридизации в данном смысле (первое и последующие поколения). Таким образом, мы говорим о межвидовой гибридизации. Это лишь частично совпадает с формулировкой, принятой в Международном кодексе зоологической номенклатуры (2004, Словарь: 146): гибриды – потомки двух особей, относящихся к разным таксонам, поскольку подвиды также являются таксонами (с. 159 и 166).

В литературе можно встретить весьма различные определения гибридизации. Под это понятие подвели и подводят очень обширный спектр явлений: от скрещивания генетически несходных особей из одной популяции, между разными популяциями, хромосомными расами, подвидами до обмена генами между видами, в том числе принадлежащими к разным таксонам более высокого

⁹Использование только внешних признаков, генетическая основа которых не всегда ясна или сложна, обычно не позволяет надёжно идентифицировать гибриды, приводя как к завышению, так и занижению данных (Боркин и Даревский 1980: 487; Панов 1986: 231; Крюков 1990: 25; Smith 1992: 42 и 43; Allendorf et al. 2001: 614; Harpert and Hart 2007: 381; Neaves et al. 2010: 507). Например, электрофоретический анализ белков позволил кардинальным образом пересмотреть предыдущие взгляды на природу ряда кавказских скальных ящериц (Даревский 1967: 140, 189–190 и 197), установив гибридное происхождение партеновидов и негибридность обоеполой *Lacerta mixta* (Аззелл и Даревский 1974: 558; Uzzell and Darevsky 1973, 1975). Карты интрогрессии, построенные по морфологическим и биохимическим признакам, у гребенчатых тритонов Закарпатья заметно различаются (Литвинчук и Боркин 2009: 159). Таким образом, с одной стороны, не все гибриды, даже первого поколения, морфологически промежуточны между родительскими видами, а с другой, не все морфологически промежуточные особи являются гибридами (Dowling and Secor 1997: 605).

¹⁰Мы придерживаемся эволюционной концепции вида, полагая, что она включает всё ценное, что разработано биологической концепцией вида (см.: Боркин и др. 2004: 939).

ранга (род, триба, семейство). Весьма характерной в этом отношении была позиция ботаника вавилонской школы Е.Н. Синской (1948: 317), которая выделяла *микро-* и *макрогибридизацию*, или отдалённую гибридизацию, с промежуточными вариантами между ними.

«Следовательно, нужно отличать различные ступени проявления встречающихся процессов: 1) гибридизацию внутри отдельных конкретных естественных популяций одного вида – микрогибридизацию; 2) гибридизацию между экотипами одного вида; 3) гибридизацию близких видов в очаге их происхождения; 4) гибридизацию близких молодых видов, недавно вышедших из одного исходного комплекса, при встречах их за пределами центра происхождения; 5) гибридизацию отдалённых видов, которые давно и в сильной степени дивергировали из общих истоков» (Синская 1948: 320).

Различные «хорошо выраженные гибридные зоны», «межподвидовые гибриды»¹¹ и «широкая зона вторичной интеграции, обусловленная практически неограниченной гибридизацией» «между пограничными видами скальных ящериц» Кавказа были отмечены И.С. Даревским (1967: 188–189). Гибридизация между генетически сходными популяциями одного и того же вида, или внутривидовая гибридизация обсуждается в обзоре Фреда Аллендорфа с соавторами (Allendorf et al. 2001: 617).

Выдающийся американский эволюционист и орнитолог Эрнст Майр (1968: 297) чётко указал на то, что распространение термина «гибридизация» к любому потоку генов от популяции к популяции приводит к «логичной, но явно абсурдной крайности», когда любую популяцию называют гибридной. Ещё ранее А.С. Серебровский (1935: 8) справедливо заметил, что наличие переходов между различными категориями скрещиваний (особей, рас, подвидов, видов и т.д.) не должно мешать пониманию глубоких качественных различий между ними. Он полагал, что, несмотря на некоторую условность в определении границ вида, отрицание целесообразности и правомерности выделения межвидовой гибридизации в более или менее специфическую область может приве-

сти к выхолащиванию всего понятия о гибридах. Оставляя термины «гибридизация» и «гибриды» за областью межвидовых скрещиваний, А.С. Серебровский (1935: 9) предложил скрещивания на внутривидовом уровне (подвиды, расы, породы) называть *субгибридизацией* (*субгибриды*), а выше семейства *ультрагибридизацией* (*ультрагибриды*), например, опыты по гибридизации морских ежей с моллюсками (с. 143). Межвидовое скрещивание он называл также *гетерогенным* (с. 50).

В отечественной литературе, особенно связанной с прикладной генетикой и селекцией, межвидовые (и межродовые) скрещивания относили к так называемой *отдалённой гибридизации* (Рубайлова 1965: 8; Завадский 1968: 111 и 334; Рубцова 1983: 126–127). Этот термин, ставший широко использоваться с 1930-х годов после работ генетика Г.Д. Карпеченко,¹² иногда применяется зоологами и сейчас (см. Панов 1989: 20; Крюков 1990: 27). Однако сам Г.Д. Карпеченко писал в 1935 г. следующее:

«При рассмотрении различных скрещиваний по характеру получаемых гибридов представляется трудным делить их на внутривидовые, межвидовые и межродовые. Генетическая дивергенция форм не всегда соответствует тем морфологическим признакам, по которым строятся современные системы, и вследствие этого некоторые межвидовые гибриды не отличаются по своему поведению от внутривидовых, а гибриды некоторых разновидностей ведут себя как типичные межвидовые и пр. Представляется правильнее делить скрещивания на близкие и отдалённые в той или иной степени, разумея под отдалённостью различие генетических структур скрещивающихся форм, непосредственно отражающееся на характере и поведении гибридов. Это различие структур определяется генным составом, строением хромосом, числом их, а иногда и дифференциацией плазмы» (Карпеченко 1971: 147).

Эрнст Майр различал обмен генами между популяциями одного и того же вида и гибридизацию. Под последней он понимал «<...> скрещивание между особями, принадлежащими к *двум несходным природным популяциям*, которые вторично вступили в контакт» (Mayr 1963: 110; цит. по: Майр 1968: 101)¹³ или просто как «скрещивание

¹¹Некоторые из перечисленных им подвидов сейчас считаются видами.

¹²«Изучение отдалённой гибридизации растений в СССР» (1934) и «Теория отдалённой гибридизации» (1935), где речь шла о скрещивании видов и родов растений в целях селекции (см. Карпеченко 1971: 134 и 147). Однако сочетание «отдалённая гибридизация» животных попадает в официальных документах 1931 г. (Серебровский 1935: 47).

¹³Эта формулировка вскоре была подвергнута критике (Bigelow 1965: 457), но её приняли некоторые другие орнитологи (например, Rising 1983: 133).

между особями, принадлежащими к *разным естественным популяциям*» (с. 515; курсив наш – Л.Б. и С.Л.). Это довольно расплывчатое определение не во всём совпадает с его же критикой других авторов, а также с собственным более ранним толкованием (Майр 1947: 393):

«Изолирующие механизмы не непогрешимы и когда они отказывают, то формы, которые более или менее дивергировали по своему генетическому составу и систематическим отношениям, скрещиваются. Такое скрещивание называется гибридизацией. Очень трудно определить этот термин или хотя бы отграничить его от различных форм внутривидовых скрещиваний. *Употребление термина гибридизация безусловно оправдано в тех случаях, когда речь идет о скрещиваниях между особями различных семейств, родов или хороших видов.* Но в какой мере можно называть гибридизацией скрещивание между особями различных подвидов или просто отличающихся популяций одного вида?» (курсив наш – Л.Б. и С.Л.).

В известной статье (Bigelow 1965: 458) под гибридизацией понималось «<...> скрещивание между естественными популяциями, достаточно дивергентными, чтобы проявлять эффект генетической несовместимости, распознаваемой как таковой». Однако такое определение трудно использовать на практике (Woodruff 1973: 213). Е.Н. Панов (1989: 14) предложил ограничить применение этого термина к проблемам репродуктивной изоляции и видообразования.¹⁴ Мы принимаем этот разумный подход в контексте

проблемы границы вида, т.е. начиная со стадии «мегаподвидов», полувидов (semispecies)¹⁵ или зарождающихся видов (in statu nascendi).

Многие авторы (Woodruff 1973: 214; Harrison 1990, цит. по: Крюков 2000: 12; Dowling and Secor 1997: 595; Gardner 1997: 2; Arnold 2006: 25 и 192) под гибридизацией понимают скрещивание особей двух популяций (или групп популяций), различимых по одному или более наследственным признакам. Такое определение, по их мнению, универсально для любой концепции вида и не оперирует с таксономической оценкой форм.¹⁶ Это якобы позволяет избежать логически порочного круга, если под гибридизацией рассматривать только скрещивание видов, поскольку границы вида (по крайней мере, в биологической концепции) определяются нескрещиваемостью с близкородственными формами (см. также Майр 1968: 101). Однако это не так, поскольку наличие гибридизации само по себе ещё не отрицает видового статуса форм. Например, А.П. Крюков (2000: 43 и 45), несмотря на наличие устойчивых гибридных зон в Европе и Сибири, придаёт гибридизирующим серой и черной воронам статус видов. Это же он сделал и в отношении сорокопутов-жуланов (там же), придерживаясь так называемой филогенетической концепции вида, что соответствует рангу полувида в биологической концепции вида.¹⁷ На наш взгляд, под

¹⁴ Немного ранее Е.Н. Панов (1986: 224) определял гибридизацию как «<...>скрещивание особей, принадлежащих к разным популяциям, если между такими популяциями в норме имеется разрыв (хиатус) по каким-либо морфологическим признакам – будь то размерные характеристики, особенности окраски или различия в структуре кариотипа».

¹⁵ Понятие «полувид» (semispecies) было предложено Э. Майром (Mayr 1940: 256). Хотя термин вошёл в практику, особенно среди орнитологов (например, Short 1969a: 89; Степанян 1978: 1466; Haffer 1986: 178; Крюков 2000: 7), некоторые авторы (Key 1982: 441) считали его бесполезным. Ближким можно считать понятие «мегаподвид» (megasubspecies), которым обозначают группы подвидов, образующие при контакте узкую гибридную зону и приближающиеся к статусу биологического вида, тогда как просто подвиды дают широкую зону интерградации (Haffer 1986: 178). «Неоперациональность» этих понятий отметил Е.Н. Панов (1989: 11).

¹⁶ На наш взгляд, данное определение весьма расплывчато и менее удачно, чем предложение Е.Н. Панова. Ранее А.П. Крюков (1990: 25) под гибридизацией понимал «<...> скрещивание особей из отчетливо различающихся популяций, независимо от их таксономического ранга». Ближкое определение, но без концовки о таксономическом ранге, можно найти и у других авторов (Green 1996: 96). Отказ от оценки ранга таких популяций, как и от истории их контакта, т.е. различия интерградации или вторичного контакта форм (Woodruff 1973:214), вряд ли можно приветствовать.

¹⁷ Согласно филогенетической концепции, вид – это наименьшая диагностируемая группа (diagnosable cluster) особей, связанных родством предка–потомка (Cracraft 1983: 170). Иначе говоря, популяции с апоморфными признаками признаются эволюционными единицами и таксономическими видами. Другие орнитологи-эволюционисты (Haffer 1986: 178; Панов 1993: 63 и 66) соотносят «филогенетический вид» с подвидом в рамках биологической концепции, а категорию полувида (или мегаподвида) приравнивают к эволюционной концепции вида. О возможности единой общей концепции вида см. de Queiroz (1999).

предложенное выше определение гибридизации можно подвести весьма широкий круг явлений, поскольку многие популяции *внутри* вида могут различаться хотя бы по одному наследственному признаку.

*Первичная интерградация*¹⁸ – первичный географически непрерывный переход между дивергирующими группами популяций (подвидами) в пределах ареала одного и того же вида (до их географического обособления). Термин был предложен в 1942 г. Эрнстом Майром (1947: 163, 1968: 296). Интерградация является результатом расселения вида и адаптации его локальных популяций к местным условиям с сохранением целостности вида за счёт потока генов между популяциями.

Вторичная интерградация – пространственное схождение ранее географически обособленных групп популяций вида (например, подвидов или полувидов).

Контактная зона – зона соприкосновения или перекрытия ареалов близко родственных видов.

Гибридная зона – контактная зона с признаками гибридизации. Иные определения приведены в соответствующем разделе.

Согласно Э. Майру (1947: 164, 1968: 297), систематики предпочитают называть зоны вторичной интерградации зонами гибридизации. Однако при вторичном контакте гибридизация может и не происходить, если сильно дивергировавшие в условиях географической изоляции группы популяций достигли уровня видов с надёжной репродуктивной изоляцией (см. также Майр 1971: 223). Поэтому, на наш взгляд, лучше разграничивать эти разные явления. В ряде случаев трудно провести чёткую грань между гибридизацией и вторичной интерградацией, поскольку это зависит от признания контактирующих форм подвидами или видами. В первую очередь это относится к ситуации с незавершённым видообразованием или к близко родственным видам с парапатрическими ареалами. Приведём несколько разных примеров.

У бескрылой акриды *Podisma pedestris* (Orthoptera, Acrididae) выявлены две хромосомные расы, которые различаются также по содержанию ядер-

ной ДНК, но не по внешним признакам. Полагают, что после окончания ледникового периода по мере потепления климата эти ранее аллопатрические расы стали заселять горный юг Франции, по крайней мере, по двум разным направлениям. Образовавшаяся после их встречи узкая гибридная зона шириной в 580–800 м и длиной в 140 км существует, по-видимому, более 8000 лет и поддерживается за счёт баланса между вселением рас в эту зону и отбором против гибридов, обусловленным генетической несовместимостью хромосомных рас. На основании опытов по скрещиванию предполагается, что свой вклад в пониженную жизнеспособность гибридов вносят почти 150 независимых локусов (Barton and Hewitt 1981a, 1981b: 378; Nichols and Hewitt, 1988: 40 и 47; Hewitt 1990: 1705–1706; Keller et al. 2008).¹⁹

Использование микросателлитов подтвердило наличие трёх чётких подвидов у западноамериканской неясыти *Strix occidentalis* и позволило очертить границы их распространения. Оказалось, что птицы северного и калифорнийского подвидов гибридизируют в узкой зоне интрогрессии и, возможно, являются разными видами (Barrowclough et al. 2005: 1117; Funk et al. 2008: 168). Заметная интрогрессия была обнаружена даже между географически изолированными северным и мексиканским подвидами, что свидетельствует о далёких залётах мигрантов в пределы другого подвида.

Аллозимный анализ показал, что горная и равнинная формы североамериканской безлёгочной саламандры (*Eurycea bislineata* complex), считавшиеся подвидами, генетически различны ($D=0.22$) и при отсутствии явных географических преград образуют узкую контактную зону практически без обмена генами. Это позволяет рассматривать их как разные виды, *Eurycea wilderae* и *Eurycea cirrigera* (Kozak and Montanucci 2001: 30).

Две кариологически различных формы с парапатрическим распространением были обнаружены у североамериканских ящериц *Sceloporus grammicus*. В контактной зоне шириной в 400 м были обнаружены гибриды первого поколения

¹⁸Обычно термин «интерградация» используется без эпитета «географическая» и включает как первичную, так и вторичную интерградацию. Этот же объём сохранился и при добавлении слова «географическая» (Key 1982: 430).

¹⁹Возникает законный вопрос, а не являются ли эти хромосомные расы разными криптическими биологическими видами?

(F_1) и беккроссы (B_1) с обеими формами. Однако следов интрогрессии не было, и обе формы сохраняют свои генетические (аллозимы) различия, что позволяет считать их молодыми криптическими видами (Hall and Selander 1973: 240).

Ранее, когда дунайский тритон считался подвидом гребенчатого тритона (*Triturus cristatus dobrogicus*), его контактную зону в Закарпатье с номинативным подвидом (Рис. 1) можно было вполне оправданно рассматривать как зону вторичной интерградации. Однако сейчас, когда вопрос об их видовом статусе практически ни у кого не вызывает сомнения, лучше говорить о парапатрической гибридизации *Triturus cristatus* и *Triturus dobrogicus* (Литвинчук и Боркин 2009: 154).

Интрогрессивная гибридизация (introgressive hybridization: Anderson and Hubricht 1938: 396), или *интрогрессия* (introgression) – постепенная инфильтрация генов одного вида в генный пул²⁰ другого за счёт повторных возвратных скрещиваний гибридов с родителями (беккроссинг).

Надо заметить, что в литературе практически все рассмотренные термины подвергаются различному толкованию, сомнению или критике. Например, даже сам термин «гибрид», поскольку он может ошибочно предполагать, что имеется лишь один гибридный фенотип, а не широкий спектр рекомбинантов, и в таком случае не лучше ли использовать частоты генотипов (Anderson and Hubricht 1938: 396; Barton and Hewitt 1985: 115). Термин «интрогрессия» нередко понимают очень широко, как обмен генами между любыми дифференцированными популяционными системами, включая расы и подвиды, и используют для довольно разных явлений (Schwenk and Spaak 1995: 467). Не всегда ясно, является ли клинальная изменчивость результатом первичной интерградации (дифференциации) или вторичной интерградации (Майр 1968: 297 и 305; Barton and Hewitt 1985: 133), хотя предлагаются методы их идентификации (Thorpe 1984).²¹ В ряде моделей

было показано, что даже очень крутые клины²² могут развиваться вдоль градиента среды без географической изоляции, а не как результат вторичного контакта (Clarke 1966: 401; Endler 1973: 249; Slatkin 1973: 752). Однако применение термина «интрогрессия» к первичной интерградации делает его бессмысленным (Dobzhansky 1953: 299). Ясно, что каждый случай требует внимательного изучения с использованием адекватных методов.

Несмотря на сложности, рассмотренные термины, если их правильно применять, в целом позволяют в логичной последовательности описывать процесс видообразования. В ходе начального расселения вида возникает его неоднородность на ареале (*первичная интерградация*). После периода географического обособления популяций (или их групп), например, в ледниковых рефугиумах, они проходят стадию вторичной экспансии и при встречном движении могут достичь друг друга (*вторичная интерградация*). В результате может образоваться *контактная зона*. Если дивергенция контактирующих популяций достигла видовой стадии, но без выработки полной репродуктивной изоляции, то в контактной зоне может происходить *гибридизация*, одним из результатов которой может стать проникновение генов через серию возвратных скрещиваний в родительские популяции (*интрогрессия*). Контактная зона превращается в *гибридную зону*.

Судьба же этой зоны, родительских видов и гибридов зависит от многих факторов (см. Barton and Hewitt 1985). Теоретически возможны несколько сценариев. Во-первых, гибридная зона может существовать весьма долго в случае равновесия между дисперсией (иммиграцией в зону) родительских видов, производством и расселением гибридов и отбором против последних. Во-вторых, она может исчезнуть, если репродуктивная изоляция между видами будет усиливаться. В-третьих, при ослаблении такой изоляции, вплоть до её полного разрушения, виды могут

²⁰Американские ботаники использовали термин «germplasm». Близкого определения придерживался Ф.Г. Добржанский (Dobzhansky 1953: 298). Имеется и другое, более пространное толкование (Dowling and Secor 1997: 595): «интрогрессия – это перманентное инкорпорирование генов из одной группы дифференцированных популяций в другую, т.е. инкорпорирование чужих генов в новую репродуктивно интегрированную популяционную систему».

²¹На наш взгляд, в таких случаях лучше использовать нейтральный термин «переходная зона» (transition zone).

²²Сам термин *клина* (cline) был предложен Джулианом Хаксли (Huxley 1939: 493), который различал несколько её вариантов.

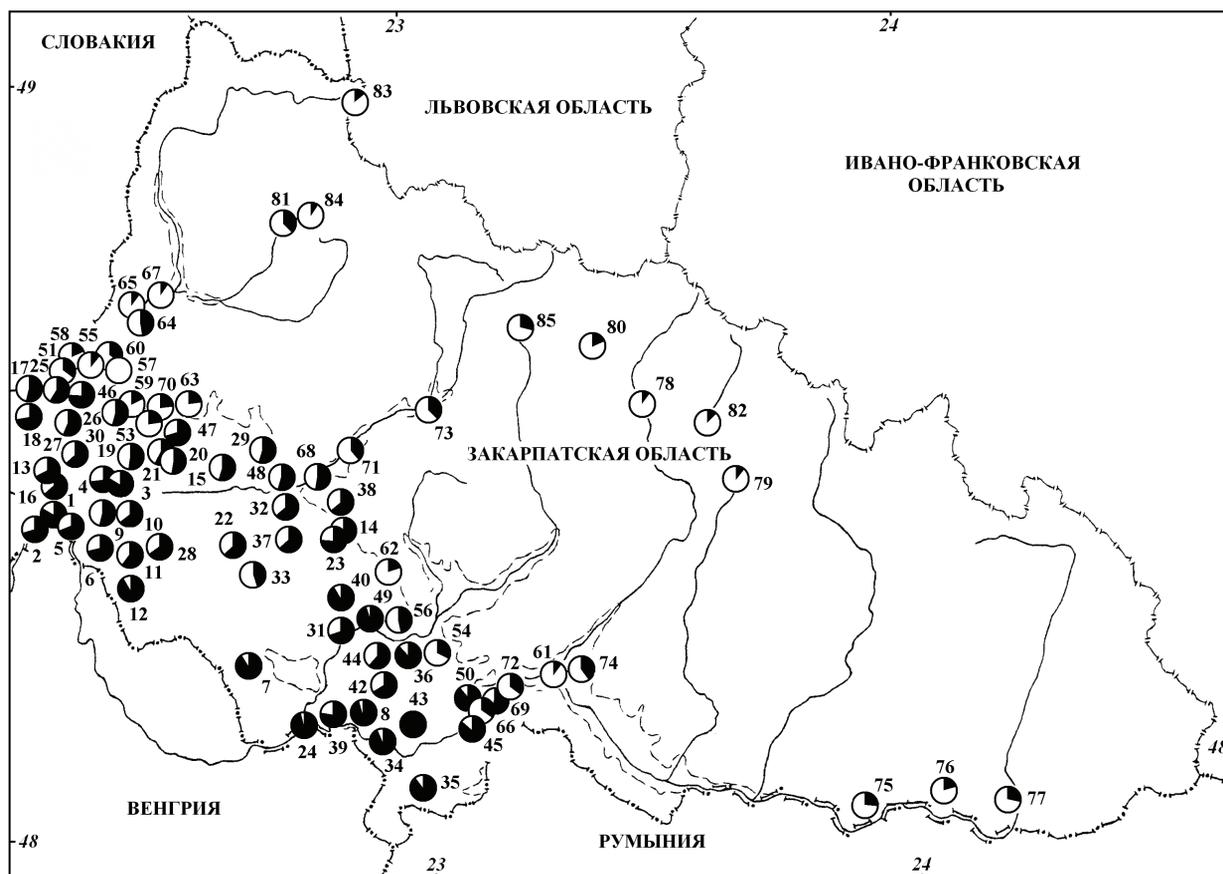


Рис. 1. Изменчивость гибридного индекса (величина сектора) по средним значениям индекса Pa/LiE у самок *Triturus dobrogicus* (номера выборок 1–50) и *T. cristatus* (51–85) в Закарпатской области Украины. Чёрный круг соответствует индексу, равному 0 (*dobrogicus*), а белый – 1 (*cristatus*); у гибридов F_1 он должен быть равен 0.5. С увеличением высоты значения индекса падают. Более подробно см. Литвинчук и Боркин (2009: 164).

Fig. 1. Hybrid scores based on mean Pa/LiE in females of *Triturus dobrogicus* (samples 1–50) and *T. cristatus* (samples 51–85) in Zakarpatskaya Province, Ukraine. Solid circle would be equal to 0 (*dobrogicus*), full open circle – 1 (*cristatus*), in hybrid F_1 0.5. Hybrid scores tend to be lower at higher elevations. More details in Litvinchuk and Borkin (2009: 164).

сливаться. В-четвертых, гибридная популяция может стать самостоятельным видом в случае селективного преимущества гибридов и её пространственной изоляции. Наконец, в-пятых, один из родительских видов может исчезнуть из-за плотительного скрещивания.

Распространение межвидовой гибридизации в разных группах

Причины межвидовой гибридизации у животных могут быть весьма различными (Hubbs 1955: 17–18, 1961: 8–10; Майр 1968: 112, 1974: 91; Gardner 1997). Конечно, чтобы произошло само

скрещивание особей, они должны оказаться в одном месте и в одно время, т.е. виды должны быть хотя бы частично синтопичными и синхронными. Такая ситуация может возникать в случае постепенного, широкого перехода одного биотопа в другой (например, Montanucci 1983: 9), вдоль экологического коридора или вдоль границы разных биотопов (экотон), занимаемых видами, при естественном или антропогенном изменении ландшафтов, при естественных или искусственных инвазиях одного вида в ареал другого (например, залёты птиц, интродукции и т.д.). Гибридизации может способствовать и демографическая обстановка, как в случае недо-, так и перенаселения

(т.е. относительной редкости одного из видов), образования смешанных колоний, особенностей поведения (Hubbs 1961: 9; Панов 1986: 238, 1989: 59–61 и 320). Она может поддерживаться так называемым частотно-зависимым отбором (в пользу более редких аллелей) и т.д.

Общепринято, что в природе гибридизация у растений встречается гораздо чаще, чем у животных (например, Майр 1968: 115, 1974: 93). Как заметил известный американский ботаник Верн Грант (1984: 197):

«<...>. Несколько поколений ботаников считали, что гибридизация играет важную роль в эволюции растений <...>. А несколько поколений зоологов пришли к выводу, что гибридизация не играет важной роли в эволюции животных <...>».

В настоящее время от последнего мнения можно отказаться и межвидовую гибридизацию среди животных рассматривать как довольно обычное явление, хотя существенные различия в её частоте между ними и растениями сохраняются. Так, во флоре Соединённого Королевства гибридизация известна у 25% видов сосудистых растений, среди европейских бабочек такие виды составляют более 12%, а у европейских млекопитающих 6% (Mallet 2005: 3, Table 1). В отличие от наземной биоты, парадоксальная ситуация была обнаружена в морях. Здесь случаи гибридизации в группе растений и водорослей зарегистрированы значительно реже (6 против 94%), чем среди животных (Gardner 1997: 41, Table 1).

Таксономические группы животных, как и среди растений, весьма различаются по встречаемости межвидовой гибридизации. Среди позвоночных наиболее склонны к ней птицы. Общее число гибридизирующих видов в этом классе оценивается примерно от 10 до 19% мировой фауны (Панов 1989: 20; Grant and Grant 1992: 194; Aliabadian and Nijman 2007: 60).²³ Хотя достоверная статистика нам не известна, но судя по литературе, межвидовая гибридизация у амфибий²⁴ и рыб явно ниже, чем у птиц, но выше, чем у рептилий и млекопи-

тающих. Среди последних она чаще у грызунов, но встречается также в таких разных группах как сумчатые (Neaves et al. 2010), насекомоядные, приматы (Evans et al. 2001; Shurtliff 2011: 3) и киты (Gardner 1997: 41). Пресноводные рыбы по частоте гибридизации заметно превосходят морских (Hubbs 1955: 17). По нашим данным, среди амфибий Палеарктики межвидовая гибридизация выявлена в 9 из 51 таксона родового уровня (включая подроды и видовые группы); 24% видов парапатричны (Боркин и Литвинчук 2012: 44). В фауне бывшего СССР она обнаружена лишь в 4 из 10 родовых групп, хотя парапатрия существует в 6 из них.

Ранжирование позвоночных по встречаемости межвидовой гибридизации в целом не совпадает со средним уровнем дивергенции между видами (в пределах одного рода) в этих классах, оцениваемым по аллозимам с помощью так называемого генетического расстояния, D_{Nei} (Боркин и Литвинчук 2010: 241). Наименьшие межвидовые различия характерны для птиц ($D = 0.10$), примерно в три раза они сильнее у млекопитающих и рыб, в пять раз у рептилий и более чем в 10 раз у амфибий. Тем не менее птицы, дающие наибольшую частоту гибридизации, одновременно демонстрируют и самую низкую генетическую дивергенцию между видами (см. также Панов 1989: 38).

В классе насекомых гибридизация наиболее хорошо известна у прямокрылых (Hewitt 1990: 1705; Bridle et al. 2001: 1833), палочников (Bullini and Nascetti 1990: 1748; Mantovani and Scali 1992) и бабочек (Porter 1989; Sperling 1990: 1790; Sperling and Harrison 1994: 409; Jiggins et al. 1996, 1997; Porter et al. 1997; Gompert et al. 2008: 5241). Некоторые из них представляют собой детально изученные примеры, попавшие в обзоры (Hewitt 1990, Table 1; Mallet 2005, Table 1).²⁵ Межвидовая гибридизация довольно обычна у муравьёв (Feldhaar et al. 2008:

²³ Любопытно, что Э. Майр (1968: 113, 1974: 85), сам известный орнитолог, относил птиц к животным с низкой частотой гибридизации.

²⁴ 20 августа 1991 г. в Венгрии в рамках 6-го съезда Европейского герпетологического общества прошёл рабочий семинар «Экологические аспекты гибридизации амфибий». 3 января 1994 г. в Аделаиде, Австралия в рамках Второго всемирного конгресса по герпетологии состоялся симпозиум «Гибридизация и систематика в герпетологии» (см.: Israel Journal of Zoology, 1996, vol. 42, n. 2, p. 91–202).

²⁵ 6 июля 1988 г. в Ванкувере, Канада прошёл специальный симпозиум «Эволюционное значение гибридизации и интрогрессии у насекомых» (см.: Canadian Journal of Zoology, 1990, vol. 68, n. 8, p. 1697–1805).

2892, Table 1), встречается в отрядах Coleoptera (Mossakowski et al. 1990: 1783), Homoptera и Hemiptera (O'Rourke 1980: 1110; Spence 1990: 1770 и 1779; Klingenberg et al. 2000: 756), а также Diptera (Gooding 1990). В обширном и хорошо изученном роде *Drosophila* природные гибриды найдены лишь между 9 парами видов, хотя лабораторные скрещивания охватили 191 вид в 266 комбинациях (Kaneshiro 1990: 1800; Lopart et al. 2005: 2602). В целом уровень гибридизации среди дрозофил оценивается в 1% (Mallet 2005, Table 1). Выявлены десятки клональных видов насекомых гибридного происхождения (Bullini and Nascetti 1990).

Гибридизация обнаружена среди различных паразитических червей, включая трематод, цестод, моногеней, нематод, а также у паразитических простейших (Chilton et al. 1997; Huysse et al. 2009; Detwiler and Criscione 2010). У пресноводных беспозвоночных она обычна у дафний, но редка в родах *Bosmina*, *Simocephalus*, *Pleuroxus* и неизвестна в ряде групп ветвистоусых рачков Cladocera (Hebert 1985: 216; Schwenk and Spaak 1995: 468 и 476; Taylor et al. 2005: 526; Petrussek et al. 2008: 2931), по-видимому, нередка у раков (Perry et al. 2001a: 1664), найдена у лёгочных моллюсков (Межжерин и др. 2010: 145). Среди многочисленных и разнообразных морских беспозвоночных животных зарегистрирован лишь 51 случай гибридизации между видами (Gardner 1997: 39, Table 1; Foltz 1997). Однако 98% из них падает на иглокожих (морские ежи и морские звёзды), двусторчатых и брюхоногих моллюсков, а также ракообразных из отрядов Decapoda и Isopoda. Гибридизация и гибридные виды обнаружены среди кораллов (Gardner 1997: 53–54; Diekman et al. 2001: 230; Vollmer and Palumbi 2002; Mcfadden and Hutchinson 2004: 1495; Willis et al. 2006). Для очень многих крупных групп беспозвоночных случаи межвидовой гибридизации пока неизвестны. Следует, однако, учитывать, что разработанность их систематики на видовом уровне значительно уступает позвоночным или некоторым группам насекомых, а изучение процессов видообразования с помощью современных методов у большинства групп беспозвоночных пока только начинается, на что указывал ещё Э. Майр (1968: 112).

Полагают (Hubbs 1955: 18; Майр 1968: 105 и 113, 1974: 91), что более частая гибридизация может быть связана с наружным оплодотворением,

как это наблюдается у рыб и амфибий. Однако это вряд ли является единственным фактором, что видно у амфибий (Майр 1968: 113, 1974: 91). У морских сидячих организмов с наружным оплодотворением, у большинства из которых нет специального брачного поведения, гибридизации должен способствовать широкий пассивный разнос гамет. Тем не менее она нередка и среди десятиногих раков со сложным брачным ритуалом (Gardner 1997: 33 и 40).

Действительно, способность видов к гибридизации может заметно различаться даже у относительно близких таксономических групп. Так, жабы, иногда из разных видовых групп *Bufo* (подродов или родов), могут легко скрещиваться в лаборатории и природе. Виды так называемых зелёных лягушек (группа *Rana esculenta*), выделяемых сейчас в род *Pelophylax*, легко скрещиваются в эксперименте, реже в природе (описаны даже виды гибридного происхождения). Однако у не менее многочисленных бурых лягушек (группа *Rana temporaria*) природные гибриды не выявлены, а лабораторные, как правило, нежизнеспособны (Боркин 1999: 14).

В классе птиц гибридизация не зарегистрирована для ряда обширных семейств, однако, возможно, это связано с неполнотой наших знаний. Например, виды открытых ландшафтов более доступны детальному изучению, чем лесные. С другой стороны, выяснилось, что семейства с моногамными видами могут опережать по частоте гибридизации семейства птиц с «неразборчивым» половым поведением (промискуитет), хотя ранее считалось наоборот (Панов 1989: 24–25; Aliabadian and Nijman 2007: 60).

Обращают внимание также на то, что межвидовая гибридизация чаще встречается там, где экологические условия подвергаются заметным изменениям, например, в северных регионах с резкими колебаниями климата и трансформацией ландшафтов в четвертичном периоде, по сравнению с более устойчивыми тропиками (Hubbs 1961: 10; Майр 1968: 115; Панов 1989: 21). С этим согласуется и меньшая встречаемость гибридизации в морях, где экологические условия более стабильны (Hubbs 1955: 18; Gardner 1997: 3). Однако, с другой стороны, следует учитывать несравненно лучшую изученность животных во внутритропической части Северного полушария (Серебровский 1935: 53; Панов 1989: 22) и на суше.

Категории гибридизации

В 1942 г.²⁶ Э. Майр (1947: 394) предложил различать две категории гибридизации: *симпатрическую* и *аллопатрическую*.²⁷ К первой он отнёс все случаи гибридизации, обусловленные разрушением механизмов, препятствующих неограниченному спариванию между видами. Так, два хороших вида, сосуществующие на обширных частях своих ареалов и обычно не скрещивающиеся, могут давать случайных гибридов. Аллопатрическая гибридизация обусловлена разрушением механизмов, препятствующих свободному расселению видов. В первую очередь эта категория включает скопления гибридов (hybrid swarms), возникающие из-за преждевременного разрушения какой-либо географической преграды в пограничной зоне, где встречаются ареалы двух не вполне разделённых видов. Позднее, в 1965 г. Э. Майр (1968: 297) опубликовал не менее расплывчатую формулировку:

«Скрещивание между **двумя прежде изолированными популяциями в зоне контакта** было названо *аллопатрической гибридизацией* (Майр, 1942). Этот термин обладает теми же недостатками, что и любое другое приложение термина «гибридизация» к скрещиванию между индивидуумами одного и того же вида, сколь бы они не были несходными фенотипически. В тех случаях, когда скрещивающиеся популяции еще не достигли уровня вида, иногда надежнее использовать более нейтральный термин *вторичная интерградация*» (курсив оригинала; полужирный шрифт наш – Л.Б. и С.Л.).

В качестве хорошо изученного примера аллопатрической гибридизации он привёл случай с серой (*Corvus corone*) и чёрной (*Corvus cornix*) воронами (см. также Майр 1974: 245). Однако сам термин явно неудачен, так как несёт в себе логическое противоречие. Для скрещивания виды должны встречаться вместе на одной территории, в одном и том же местообитании²⁸ и в одно и то же время, что не предполагает аллопатрия. Поэтому выделение аллопатрической гибридизации не имеет смысла как противоречащее термину аллопатрия (Bigelow 1965: 455; Key 1982: 430; Крюков 2000: 13).²⁹ Заметим, что сам Э. Майр (1971: 223) различал 5 типов «аллопатричности», четыре из которых признают контакт популяций и скорее относятся к парапатрии.³⁰

Рассматривая гибридизацию как популяционное явление, Э. Майр (1968: 103) выделил пять её типов (см. также Gardner 1997: 5).

1) Случайное скрещивание симпатрических видов с появлением стерильных или нежизнеспособных гибридов.

2) Случайное или частое появление плодовитых гибридов между симпатрическими видами, способными к возвратному скрещиванию.

3) Образование вторичной зоны контактов и частичного перекрытия у двух первоначально изолированных популяций с неполной репродуктивной изоляцией.

4) Скопления гибридов, возникающие в результате полного локального нарушения репро-

²⁶В книгах Э. Майра американское издание «Systematics and the origin of species» (New York, Columbia University Press) датируется 1942 г., но в русском издании этой книги (Майр 1947: 2) указан 1944 г.

²⁷Эдгар Андерсон (Anderson 1953: 293) параллельно использовал понятия *симпатрической* и *аллопатрической* интрогрессии.

²⁸Для обозначения встречаемости (или нет) разных видов в одном и том же местообитании были предложены (Rivas 1964: 42) термины *синтопичный* (syntopic) и *аллотопичный* (allotopic).

²⁹К истинной аллопатрической гибридизации можно относить случаи, возникающие в результате естественной или искусственной инвазии вида в чужой географически явно удалённый ареал (например, залёты птиц или бабочек; различные интродукции – см. с. 89 и 127).

³⁰Термин *парапатрия* (parapatry) был предложен американским зоологом-герпетологом Хобартом Смитом в 1955 г. (см. Smith 1965: 57) как особый случай аллопатрии. Затем парапатрию стали трактовать как особый случай симпатрии (Key 1968: 22; Woodruff 1973: 215), поскольку наличие контакта уже предполагает хотя бы небольшое перекрытие в пространстве. Различают три категории парапатрии (Key 1982: 432; Haffer 1986: 170). При *экологической* парапатрии (ecological parapatry) соприкасающиеся границы видов связаны с резкими различиями в местообитаниях, что может усиливаться конкуренцией между видами. *Гибридизационная* парапатрия (hybridization parapatry) обусловлена тем, что более или менее свободно спаривающиеся формы не дают фертильных гибридов или же фертильность у них понижена. *Конкурентная* парапатрия (competition parapatry) образуется за счёт конкурентного исключения видов в однородной зоне из-за их близких экологических требований (Haffer 1986: 171).

дуктивной изоляции между симпатрическими видами.

5) «Возникновение в результате гибридизации и последующего удвоения числа хромосом (аллополиплоидия, распространенная главным образом у растений) нового видового единства».

Американский орнитолог Лестер Шорт (Short 1969a) выделил шесть категорий гибридизации. Это –

1) *редкая гибридизация* (infrequent and rare hybridization);

2) *зоны перекрывания и гибридизации* (zones of overlap and hybridization), в которых родительские виды сосуществуют с гибридами;³¹

3) *гибридные зоны*, где встречаются только гибриды;

4) *гибридные скопления* (hybrid swarms);

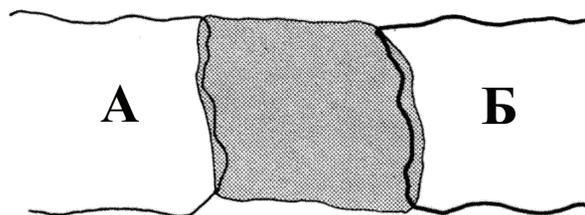
5) *комбинации* предыдущих и

6) *кольцевое (circular) перекрывание*.

Эта схема в несколько изменённом виде была принята отечественными орнитологами (Панов 1986: 227; Крюков 1990: 28), хотя и подверглась критике (Панов 1989: 17).

Вскоре в соответствии с пространственными взаимоотношениями видов было выделено три типа гибридизации в природе (Woodruff 1973: 215, Table 2). При *аллопатрической* гибридизации, которая соответствует гибридной зоне Л. Шорта, виды разделены зоной, заселённой только гибридами (Рис. 2). В случае *парапатрической* гибридизации границы ареалов родительских видов находятся в контакте, а особой зоны, населённой только гибридами, нет (Рис. 2). Наконец, *симпатрическая* гибридизация означает широкое перекрывание ареалов. В свою очередь, она может быть разделена на три варианта (Рис. 3): *периферическая* – гибридизация происходит на периферии ареала одного из видов; *широкая* – по всей зоне перекрывания ареалов (соответствует зоне перекрывания и гибридизации Шорта), и *локализованная* – скрещивание идёт лишь на отдельных, изолированных участках зоны симпатрии.

АЛЛОПАТРИЧЕСКАЯ



ПАРАПАТРИЧЕСКАЯ

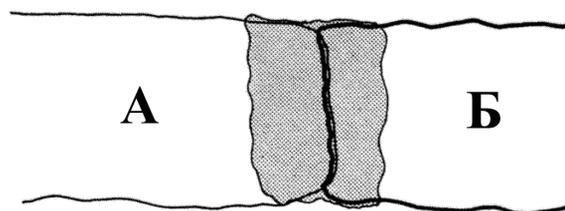


Рис. 2. Аллопатрическая и парапатрическая гибридизации (по: Woodruff 1973: 215, с изменениями). А и Б – ареалы двух таксонов; серым цветом обозначена зона встречаемости гибридов.

Fig. 2. Allopatric and parapatric hybridization (Woodruff 1973: 215, with modifications): А and В are the geographic ranges of two taxa; the zone of hybrid occurrence is shaded.

На практике разделение алло- и парапатрической гибридизации имеет определённые сложности. Так, не всегда ясно, где кончается собственно гибридизация и начинается интрогрессия генов в популяции родительских видов: считать ли гибридами только особей первого и второго поколений (F_1 , F_2 и B_1). Приведём хорошо изученный случай гибридизации в группе гребенчатых тритонов (Литвинчук и Боркин 2009: 157), виды которых, нередко объединяемые в надвид (superspecies) *Triturus cristatus*, в различных попарных комбинациях образуют парапатрические контактные зоны (Arntzen 1995: 29, Fig. 4). В Закарпатской области Украины дунайский (*Triturus dobrogicus*) и собственно гребенчатый (*Triturus cristatus*) три-

³¹В зоне перекрывания и гибридизации совместная доля родителей должна составлять не менее 5%, а в гибридной – менее 5% (Short 1969a: 89 и 92). Ясно, что это – весьма условный критерий, и между обеими категориями могут существовать переходы. Поэтому другие авторы (Moore 1977: 263) отнесли их к единой гибридной категории. Тем не менее данный термин используется в ряде работ (Haffer 1986: 178; Howard 1986: 34; Панов 1989: 19; Howard and Waring 1991: 1120; Блинов и Крюков 1992: 1085; Уфыркина и др. 1995: 883), в том числе как «зона симпатрии и гибридизации» (Johnson and Johnson 1985: 2 и 5; Крюков и Блинов 1989: 128; Крюков 1990: 28; Блинов и др. 1992: 97) или как «зона гибридизации и перекрывания» (Harrison and Arnold 1982: 549; Ross and Harrison 2002: 2305).

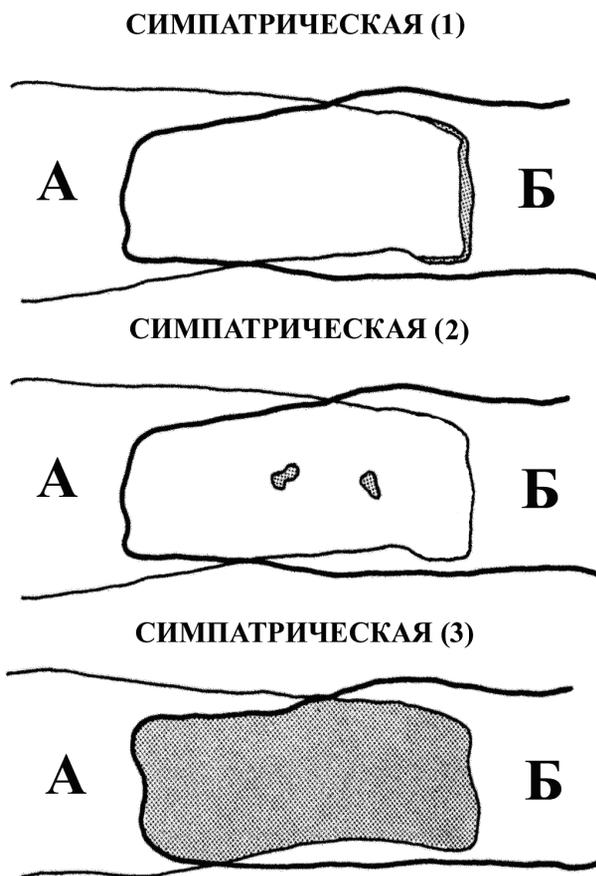


Рис. 3. Три варианта симпатрической гибридизации (по: Woodruff 1973: 215, с изменениями). 1 – периферическая, 2 – локализованная и 3 – широкая; серым цветом обозначена зона встречаемости гибридов.

Fig. 3. Three types of sympatric hybridization (Woodruff 1973: 215, with modifications): 1 – at range periphery, 2 – localized, and 3 – widespread; the zone of hybrid occurrence is shaded.

тоны пространственно обособлены территорией шириной не менее 3–5 км, что можно рассматривать формально как признаки «аллопатрической» зоны, где гибриды также не обнаружены. Однако гибриды F_2 и B_1 были выявлены в соседних к этой «ничейной» полосе популяциях, что позволяет считать гибридную зону «парапатрической». Это подтверждается находкой единственной особи F_1 вместе с гребенчатым тритоном (Морозов-Леонов и др. 2003: 89). Более того, на западе Румынии было обнаружено синтопичное обитание *Triturus dobrogicus* и *Triturus cristatus* (Wallis and Arntzen 1989: 101, Table 1, Fig. 2, пункты 33 и 34), что подтверждает парапатричный характер их гибридизации. Возможно, подобная смешанная популяция

существовала ранее в закарпатском селе Минай. Однако подобные находки в комплексе *Triturus cristatus* всё же скорее являются исключением, чем правилом (Литвинчук и Боркин 2009: 175).

Нами (Боркин и Даревский 1980) было предложено различать три ранга гибридов. Во-первых, это – *единичные гибридные особи* как результат случайной гибридизации. Во-вторых, это – *гибридные популяции или зоны* как результат массового взаимодействия между контактирующими видами. К третьей категории были отнесены *гибридогенные виды*, т.е. стабилизированные совокупности популяций и/или клонов, эволюирующие независимо от других видов и имеющие таксономический статус.

Е.Н. Панов (1989: 10) выделял *эпизодическую* (случайную), *регулярную* ограниченную, а также *массовую* (интрогрессивную) гибридизацию, рассмотрев их в контексте расположения ареалов (Рис. 4). Он также отметил, что между этими категориями нет резкой границы (там же, с. 36).

Другая классификация (Allendorf et al. 2001: 616) включает шесть типов межвидовой гибридизации, среди которых первые три считаются естественными, а возникновение остальных связывается с деятельностью человека, хотя они вполне могут реализовываться и в природе. Первый тип – это *таксон гибридного происхождения*. Второй тип составляет *интрогрессия*, возникающая в результате случайной гибридизации между симпатрическими видами, ведущей к «просачиванию» нейтральных и взаимно выгодных генов. Под третьим типом понимается *узкая гибридная зона*. Четвёртый тип образует *гибридизация без интрогрессии*. В этом случае аборигенные виды обитают совместно, широко скрещиваются, но далее гибридов первого поколения (F_1) гибридизация, как правило, не идёт. К пятому и шестому типам принадлежат соответственно *широкая интрогрессия* (гибридизация) и *полное смешивание*, возникающие после интродукции одного из видов.

Случайная гибридизация

К этой категории обычно относят случаи обнаружения единичных или редких гибридов между двумя симпатрическими видами. Однако эпизодическое скрещивание может происходить и между пара- или аллопатрическими видами (Панов 1989: 10; см. Рис. 4). По мнению Э. Майра

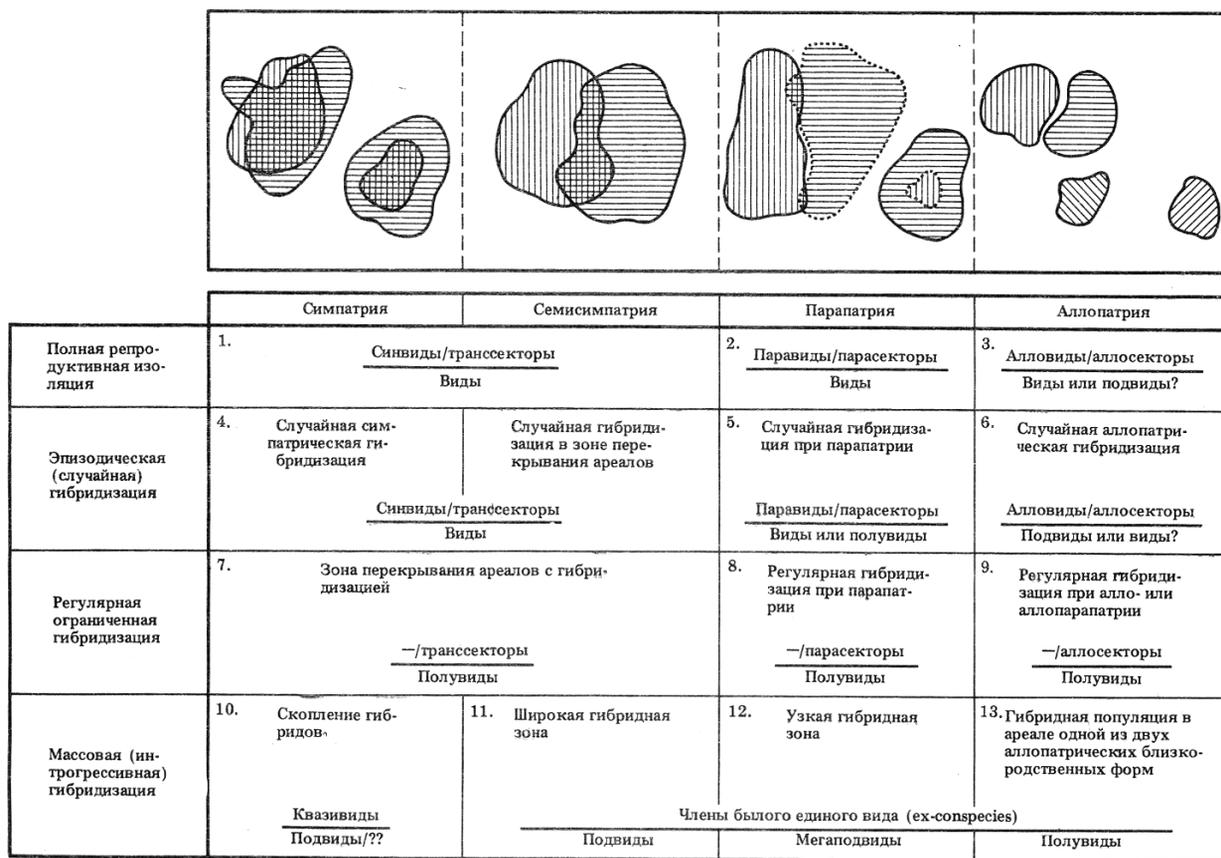


Рис. 4. Категории гибридизации и соотношения ареалов видов (по: Панов 1989: 10).

Fig. 4. Categories of hybridization and relations between species' geographical ranges (from Panov 1989: 10).

(1968: 104), случайная гибридизация очень редка среди птиц (1 гибрид к 60 000 особей по коллекциям) и млекопитающих (6 к 100 000), она ещё реже среди рептилий,³² но заметно чаще встречается у амфибий и рыб. По другим данным (Крюков 1990: 25), случайная гибридизация отмечена у 3% видов птиц. По подсчётам Е.Н. Панова (1989: 19), число таких видов равно 489 и их гораздо больше, чем видов, дающих широкую гибридизацию на стыке ареалов. Спорадическая гибридизация происходит у гавайских дрозофил (Kaneshiro 1990: 1802–1803), где у двух пар видов гибриды составили 1.1% (6 на 534 особи) и 2% (4 / 180).

В отличие от традиционного мнения, что случайная гибридизация не имеет каких-либо эволю-

ционных последствий, Е.Н. Панов (1989: 19, 31 и 376) полагал, что при некоторых обстоятельствах она может перерасти в массовую гибридизацию, приводящую к формированию жизнеспособных гибридных популяций, например между серебристой чайкой (*Larus argentatus*) и бургомистром (*Larus hyperboreus*). Возможно, такой случай наблюдается и среди четырёх видов рачков комплекса *Jaera albifrons*, обитающих на литорали Западной Европы. В смешанных популяциях доля гибридов невелика (не более 1%), и на 1748 особей пришлось лишь 11 гибридов. Однако в трёх из нескольких сотен пунктов гибриды составляли до трети выборки (Solignac 1982: 396). Среди морских животных случайная гибридизация со-

³²Позже (Майр 1974: 85) для млекопитающих, птиц и рептилий «в качестве грубой оценки» частота гибридизации была оценена как 1 гибрид на 50 000 особей.

ставляет две трети от зарегистрированных 102 фактов гибридизации (Gardner 1997: 15). Случайная гибридизация между двумя симпатрическими видами кенгуру, возможно, вызвана колебаниями в численности видов, что в свою очередь обусловлено колебаниями в осадках (Neaves et al. 2010: 509). Даже низкий уровень гибридизации может привести к существенной интрогрессии генов (Goodman et al. 1999: 355). При оценке частоты гибридизации необходимо также учитывать возможность её колебаний. Так, например, если в 1967 г. гибриды между макрелями *Scomberomorus commerson* и *Scomberomorus guttatus* составляли 68 и 59% от выборок в двух заливах, то в 1968 г. лишь 0 и 5.6%, т.е. число гибридов упало на 100 и 91% (Gardner 1997: 19).

Гибридные зоны

Гибридные зоны, возникающие при вторичном контакте, привлекают пристальное внимание эволюционистов уже в течение нескольких десятилетий (Bigelow 1965; Майр 1968: 300; White 1968; Key 1968, 1982; Woodruff 1973; Moore 1977; Barton 1979, 2001; Barton and Hewitt 1981c, 1985, 1989; Harrison 1986; Панов 1986, 1989, Hewitt 1989, 1990, 1996, 2001, 2011; Крюков 1990, 2000; Smith 1992; Gardner 1997; Arnold 2006). Изучение таких зон позволяет понять взаимодействие дивергентных генотипов, механизмы видообразования, а также работу естественного отбора. Не зря их называют «природными лабораториями для эволюционных исследований» (Barton and Hewitt 1989: 497) или «окнами в эволюционный процесс» (Harrison 1990). Упрощённо говоря, гибридные зоны – это районы, где «генетически отличные популяции»³³ встречаются, спариваются и производят гибридов» (Barton and Hewitt 1985: 113, 1989: 497). Однако ранее эти же авторы определяли гибридную зону как «узкую клину, поддерживаемую некоторой гибридной неприспособленностью» (Barton and Hewitt 1981c: 109), т.е. сводили понятие к варианту узкой клинальной зоны (см. ниже). Предлагалось также сходное понимание гибридных зон как «узких поясов, внутри которых имеется сильно увеличенная вариабельность по приспособленности» (Endler 1977; цит. по: Barton and Hewitt 1981c: 109).

Всё же шире распространено другое определение: гибридные зоны представляют собой области, где скрещиваются генетически различающиеся группы организмов, давая хотя бы часть смешанного потомства (Harrison 1990: 72, цит. по: Gardner 1997: 2; Arntzen and Wallis 1991: 808; Крюков 2000: 13), или близкое к нему (Jiggins and Mallet 2000: 250). В отличие от случайной симпатрической гибридизации, в гибридных зонах ареалы видов чаще всего соприкасаются или слегка заходят друга за друга (парапатричны). Иногда относительно небольшое (по сравнению с ареалами целиком) перекрывание ареалов называют *семисимпатрией* (например, Панов 1989: 10; Крюков 1990: 28). Известны также случаи *симпатрической* гибридной зоны (Green 1984, 1996: 98; см. с. 108). А.П. Крюков (1990: 28) разработал наиболее детальную классификацию гибридных зон из 9 категорий, наметив их взаимоотношения (Рис. 5).

Иногда одна и та же пара видов может давать несколько географически обособленных гибридных зон. Если, например, у североамериканских птиц-древесниц рода *Dendroica* они примерно одинаковы по ширине (Rohwer et al. 2001: 415), то у европейских жерлянок различны (Szymura 1993: 263; см. с. 100 и 108). Три гибридных зоны между сорокопутом *Lanius collurio* и *Lanius phoenicuroides* также своеобразны. В южном Прикаспии имеется перекрывание их ареалов и скопление гибридов, на севере Прикаспия обнаружена разреженная популяция, стабилизированная по промежуточному фенотипу, а в центре самой большой зоны на востоке Казахстана большинство птиц представлено промежуточными фенотипами, доля которых уменьшается по мере удаления от центра зоны (Крюков 2000: 17).

Размер гибридных зон заметно варьирует от 100 м в ширину до нескольких сотен километров в длину (Майр 1968: 304; Barton and Hewitt 1985: 113; Hewitt 1990, Table 1) с максимумом у птиц свыше 2000 км (Панов 1989: 16). Так, длина гибридной зоны между двумя видами австралийских квакш рода *Litoria* составляет около 100 км при ширине от 4.5 до 11 км (Watson 1972: 432), а у европейских жерлянок *Bombina bombina* и *Bombina variegata* простирается на 3000–4000 км при ширине в Польше около 6 км (Szymura and Barton 1991: 237; Szymura 1993: 271 и 275).

³³Или «два таксона» (Hewitt 1990: 1704).

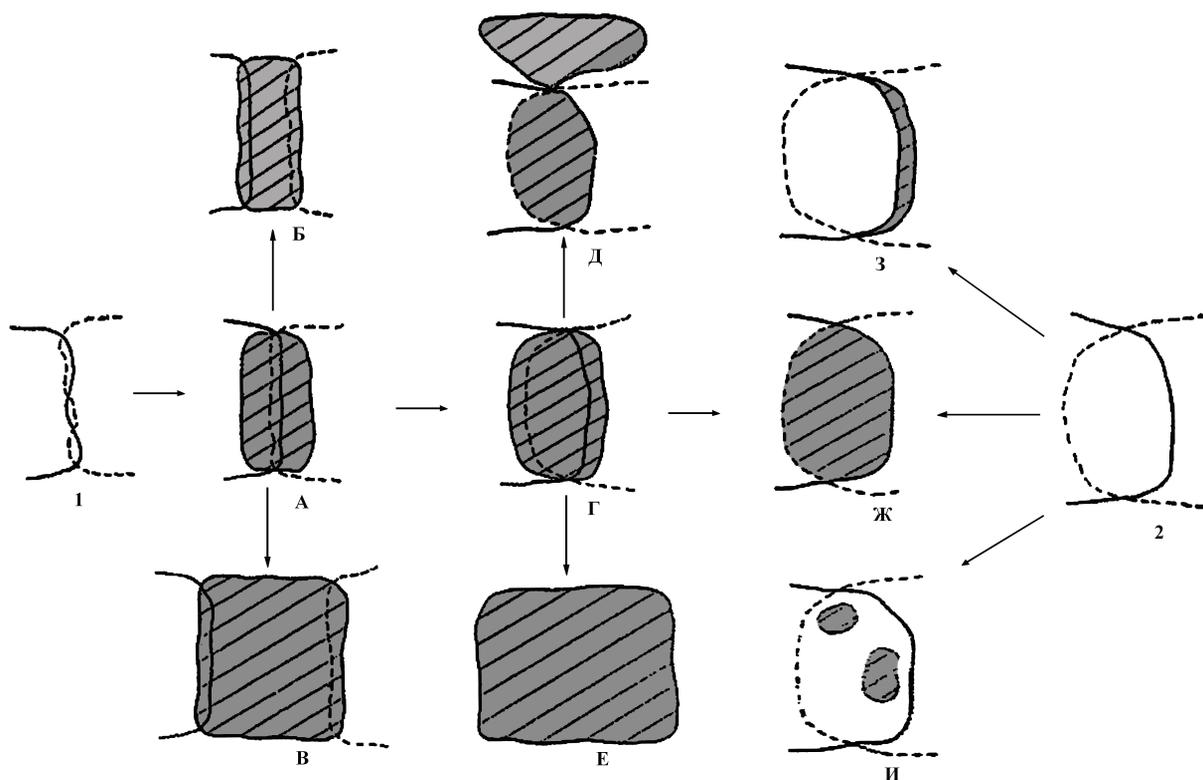


Рис. 5. Гибридные зоны и их развитие (по: Крюков 1990: 28). Исходные ситуации: 1 – парапатрия и 2 – семипатрия. Гибридные зоны: А – парапатрическая гибридная зона, Б – ситуация «репродуктивного самоуничтожения», В – аллопатрическая гибридная зона, Г – зона симпатрии и гибридизации, Д – стабилизация гибридной популяции, Е – слияние исходных форм, Ж – широкая симпатрическая зона, З – периферическая симпатрическая зона, И – локализованная симпатрическая зона (скопление гибридов).

Fig. 5. Hybrid zones and their evolution (from Kryukov 1990: 28). Initial situations: 1 – parapatry, and 2 – semipatry. Hybrid zones: А – parapatric hybrid zone, Б – a case of “reproductive self-destruction”, В – allopatric hybrid zone, Г – zone of sympatry and hybridization, Д – stabilization of hybrid population, Е – fusion of initial forms, Ж – widespread sympatric zone, З – peripheral sympatric zone, И – localized sympatric zone (hybrid swarms).

Гибридная зона между японскими жужелицами шириной 1 км в длину достигает 10 км (Sota and Kubota 1998: 1507). Между воронами в Европе она проходит от Шотландии до Италии при ширине 65–150 км (Крюков 2000: 19). Однако обычно говорят о ширине зоны, которая у птиц может занимать от 1 км до 1000 км (Крюков 1990: 29). Среди 19 наиболее изученных гибридных зон у различных животных ширина зоны составляла от 1 до 150 км, а между «хромосомными расами» ящерицы *Sceloporus grammicus* в Мексике всего лишь 0.2 км (Barton and Hewitt 1985, Table 1). Обращает на себя внимание узость зон у многих амфибий: от 730 м до 36 км (Watson 1972: 432; Littlejohn and Watson 1977: 848; Blackwell and Bull 1978: 22; Woodruff 1981: 175; Barton and Hewitt 1985, Table 1; Kocher and Sage 1986: 23; Good 1989:

742; Szymura 1993: 277; Alexandrino et al. 2005: 1342; Литвинчук и Боркин 2009: 158). Среди рыб гибридизация может быть *локальной*, охватывая одно озеро или часть реки, *линейной* вдоль реки или *широкой* в рамках речного бассейна (Smith 1992: 44). Несмотря на вариабельность, всё же принято различать *узкие* и *широкие* гибридные зоны, хотя различия между ними условны.

Одна и та же ширина зоны для подвижных видов, способных к дальним перемещениям, может считаться узкой, а для оседлых и малоподвижных животных она будет широкой. Действительно, способность к расселению у прыгающей саранчи, лягушек или мышей весьма различна, но всё же явно меньше, чем у летающих жуков, бабочек или птиц. В целом имеется корреляция между шириной гибридной зоны и способностью к расселению

вида (Hewitt 1990: 1711). Эта зависимость видна на примере различных представителей Canidae в Северной Америке. Так, между более мелкими видами (лисицы *Vulpes macrotis* и *Vulpes velox*) со средним расстоянием расселения около 11 км зона гибридизации охватывает несколько сотен километров, тогда как между крупными (волк и койот) несколько тысяч; у койотов среднее расстояние расселения составляет 50–100 км (Mercure et al. 1994: 1313 и 1323).

Оценка ширины гибридной зоны также зависит от используемых критериев и признаков (Крюков 1990: 29). Полагают (Short 1969a: 92; Harrison 1990: 72, цит. по: Gardner 1997: 2), что гибридная зона должна включать только гибридов, пространственно обособляя родительские виды. Однако зоны интрогрессии генов в популяции видов могут быть значительно шире, чем зона собственно гибридизации этих видов, определяемая наличием первых двух поколений гибридов. Так, в гибридной зоне между жерлянками в Польше 90% изменений по диагностическим локусам (ферменты) происходит на расстоянии около 6 км, хотя «чужие» аллели были найдены в 38 км от середины зоны (Barton and Hewitt 1989: 499). Широкий «хвост интрогрессии» (до 125 км) был найден и по обе стороны узкой гибридной зоны бабочек *Pontia daplidice* и *Pontia edusa* в Италии (Porter et al. 1997: 1566). Идентификация зон по внешним (например, окраска), ядерным или митохондриальным маркерам может приводить к неодинаковым результатам. Например, чужеродная мтДНК проникает на 750 км от гибридной зоны между двумя видами домашних мышей, ширина которой по ядерным генам была определена в 50 км (Gyllenstein and Wilson 1987: 27). Ширина гибридной зоны между двумя парapatрическими подвидами³⁴ нелетающей луговой саранчи *Chorthippus parallelus* в Пиренеях оценивается от 0.6 км (по ядрышковому организатору) до 2.1 км (брачная песнь) и 15–20 км (эстераза Est-2). Между жерлянками в Польше она равна 5.5–7.3 км по разным ферментам,

а между домовыми мышами *Mus musculus* и *Mus domesticus* составляла от 2 км до 20–40 км по разным признакам (Hewitt 1989, Table 2).

Если ширина гибридной зоны не всегда адекватно измерена даже для многих наземных животных, то для большинства случаев в море она просто неизвестна. Имеющиеся данные также говорят о её высокой вариабельности (Gardner 1997: 35). Максимальная ширина зоны зарегистрирована между европейскими мидиями *Mytilus edulis* и *Mytilus galloprovincialis* (1000 км), американскими двустворками *Mercenaria mercenaria* и *Mercenaria campechiensis* (1100 км), а также европейскими равноногими рачками комплекса *Jaera albifrons* (1200 км).³⁵ Следует также заметить, что, в отличие от наземных, гибридные зоны в водоёмах для пелагических животных, например, для планктона, имеют трёхмерное измерение и, по-видимому, менее стабильны (Petrušek et al. 2008: 2939). Это делает их ещё более сложными в плане возможного пространственного и генетического анализа.

Ширина гибридной зоны между двумя видами на разных участках может заметно варьировать. Так, полоса со встречаемостью гибридов не менее 1% на разных участках гибридной зоны серой и чёрной ворон достигала в ширину от 20–30 км до 400 км (Крюков и Блинов 1989: 133; Блинов и Крюков 1992: 1085). Между «подвидами» саранчи *Chorthippus parallelus* ширина зоны составляла на западе Пиренеев от 9.7 до 11.3 км, а на востоке 42.3 км (Vasquez et al. 1994: 442). У хорошо изученных жерлянок она также колеблется. В предгорьях Карпат на юге Польши она равна около 6 км (Szymura and Barton 1991: 253; Szymura 1993: 271), на западе Украины 2.3 км во Львовской области (Yanchukov et al. 2006: 590) и 1–5 км в Закарпатской области (Халтурин и др. 2001: 313). Однако в Хорватии (Пещеница) достигает почти 10 км (MacCallum et al. 1998: 228), а в Румынии доходит даже до сотни километров (Vines et al. 2003: 1880).

Большинство гибридных зон являются узкими по отношению к величине ареалов у вовлечённых

³⁴Оба «подвида» были первоначально описаны как разные виды. Они различаются по внешней морфологии, песням и брачному поведению, а в лабораторных скрещиваниях производят стерильных самцов, хотя гибридные самки, по-видимому, нормальны (Hewitt 1990: 1706–1707). Таким образом, эти «подвиды» вполне соответствуют биологическим видам с незавершённой репродуктивной изоляцией.

³⁵Поскольку эти рачки обитают на литорали Северной Атлантики, то скорее надо говорить о длине, а не ширине зоны гибридизации. Кроме того, в гибридизацию вовлечены пять видов в разных комбинациях (см. Solignac 1981: 388 и 396).

видов. Для отнесения гибридной зоны к узкой или широкой было предложено в качестве особого критерия применять скорость дисперсии (dispersion rate, σ), которая вычисляется с учётом дистанции расселения между родителями и потомством, проходимой за одно поколение (Barton 1979: 342; Barton and Hewitt 1989: 497; Kinziger and Riesly 2001: 310). Ширина большинства гибридных зон менее 50σ . Так, гибридные зоны между двумя птицами рода *Dendroica* на северо-западе США шириной в 100–150 км считаются узкими по отношению к оценке скорости расселения этих птиц в 31 км (Rohwer and Wood 1998: 298; Rohwer et al. 2001: 405). Гибридная зона между чайками *Larus glaucenses* и *Larus occidentalis* в США шириной в 654 км также отнесена к узкой зоне напряжения (см. ниже), так как $\sigma = 136$ – 144 км (Gay et al. 2008: 2797–2798). Однако зона гибридизации между бабочками *Lycæides idas* и *Lycæides melissa* в районе Скалистых гор (256 км), несомненно, широкая, и для её формирования необходима почти 21 тысяча поколений или более 6000 лет при среднем расселении в 500 м на поколение (Gompert et al. 2010: 3186).

Судя по литературе, узкие гибридные зоны преобладают, им посвящено наибольшее количество исследований. Они обнаружены у самых разных животных, например, среди наземных моллюсков (Woodruff 1981: 186, 1989), прямокрылых насекомых (White 1968: 1067; Harrison and Arnold 1982; Harrison et al. 1987; Hewitt 1990: 1704–1707; Bridle et al. 2001: 1840), бабочек (Porter 1989; Collins et al. 1993: 87; Jiggins et al. 1996: 234, 1997), жуков (Sota and Kubota 1998: 1507); рыб (Kinziger and Raesly 2001), амфибий (Watson 1972; Littlejohn and Watson 1977: 848; Blackwell and Bull 1978; Woodruff 1981: 175; Green 1983; Kocher and Sage 1986: 23; Szymura and Barton 1986, 1991; Good 1989: 742; Kozak and Montanucci 2001; Alexandrino et al. 2005: 1342; Литвинчук и Боркин 2009: 157), рептилий (Jackson 1973; Hall and Selander 1973; Montanucci 1983; Dessauer and Cole 1991; Phillips et al. 2004: 1543), птиц (Майр 1968; Панов 1989; Крюков 2000; Barrowclough et al. 2005; Toews et al. 2011), млекопитающих (Patton 1973: 575; Nevo and Bar-El 1977, Table 1; Gyllenstein and Wilson 1987; Hauffle and Searle 1994; Evans et al. 2001: 1698; Chavez et al. 2011), различных морских обитателей (Gardner 1997: 35). Множество примеров (до 170) и ссылок можно найти в обзорах (Key 1982; Barton and Hewitt 1981c, 1985; Hewitt 1989, 1990).

Теоретически наличие узкой зоны может объясняться несколькими причинами (Barton 1979: 341). Это может быть просто смешение селективно одинаковых типов, стык разных экологических условий (*экотон*), например между лесным и открытым ландшафтами, неприспособленность гибридов (их стерильность, низкая жизнеспособность и т.д.). Сопоставление узких гибридных зон (от 0.25 до 3.1 км) между четырьмя «хромосомными видами» ($2n = 52$ – 60) палестинского слепыша, *Spalax ehrenbergi* показало, что между шириной зоны и степенью кариологических различий имеется строгая негативная корреляция, т.е. чем сильнее парапатрические кариоформы различаются по числу хромосом, тем уже гибридная зона между ними (Nevo and Bar-El 1977: 835).

Клиальные зоны

Различают несколько категорий гибридных зон в зависимости от их пространственной и генетической структуры. Наиболее изучены так называемые *клиальные* зоны, которые нередко рассматриваются почти как синонимы гибридных зон вообще (например, Barton 1969: 341; Barton and Hewitt 1981c: 109, 1985: 115), что неверно. К этой категории относятся гибридные зоны, в которых обнаружен переход (градиент) по каким-либо признакам (по морфологии или локусам) от одного вида к другому (например, Green 1983, 1996: 98; Kocher and Sage 1986; Dessauer and Cole 1991; Szymura and Barton 1986: 1148, 1991: 247; Szymura 1993: 275; Vasquez et al. 1994; Virdee and Hewitt 1994; Porter et al. 1997: 1568; Phillips et al. 2004: 1541; Chavez et al. 2011; Toews et al. 2011: 440). Обычно на графиках это выражается в виде гладкой сигмоидной кривой (Рис. 6), что указывает на отсутствие физических барьеров или очень слабый отбор. Более резкий, ступенчатый вид перехода, например у европейских жерлянок, указывает на наличие барьера той или иной силы, препятствующего свободной диффузии аллелей. Силу этого барьера предложено определять по форме клины и выражать в метрике расстояния по отношению к скорости дисперсии (σ). Так, например, сила барьера для потока генов от *Bombina bombina* к *Bombina variegata* равна 51 км при скорости дисперсии 0.99 км и ширине клины 6.1 км (Barton and Hewitt 1989: 499; Szymura and Barton 1991: 253, Table 5). Средняя ширина

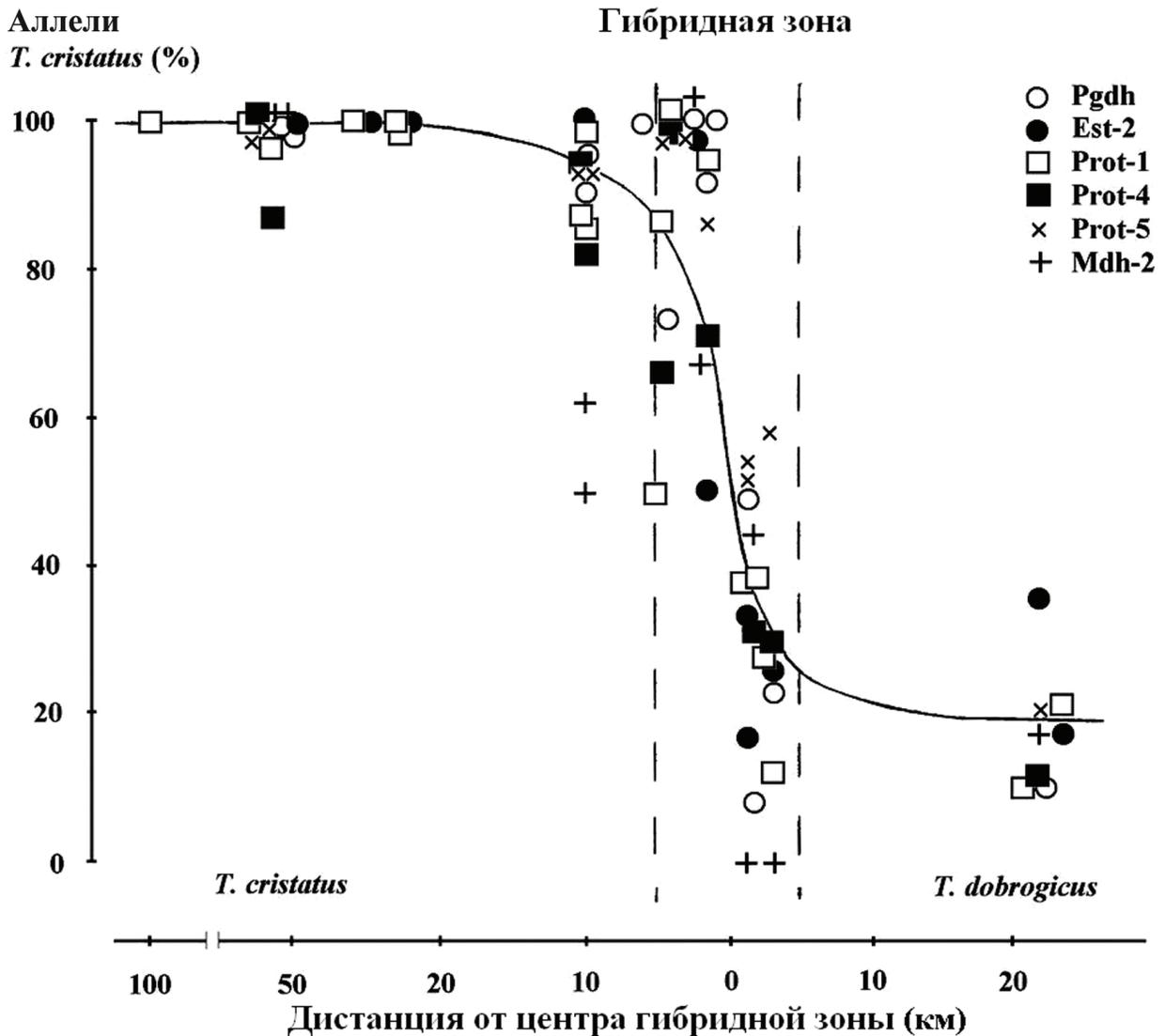


Рис. 6. Сигмоидная кривая изменения доли аллелей «*cristatus*» (непрерывная линия), усреднённая по 6 диагностическим локусам, в выборках тритонов *Triturus cristatus* и *T. dobrogicus* из Закарпатской области Украины, находящиеся на различном расстоянии от центра гибридной зоны (по: Litvinchuk et al. 2005: 57, с изменениями).

Fig. 6. Sigmoid change in the «*cristatus*» allele percentage (continuous line) in the study samples of *Triturus cristatus* and *T. dobrogicus* in Zakarpatskaya Province, Ukraine, situated at various distance (kilometers) from presumed hybrid zone center (from Litvinchuk et al. 2005: 57, with modifications). Based on the average of six diagnostic loci.

клины между двумя видами леопардовых лягушек в Техасе составляла 20 км (Kocher and Sage 1986: 23). Ширина клины определяется балансом между дисперсией и отбором. Теоретически, чем уже клина относительно дисперсии, тем сильнее

должен быть отбор для её поддержания (Szymura and Barton 1986: 1154)³⁶.

Клина между двумя формами по различающимся аллелям одного локуса может возникать, как минимум, по шести причинам. Это – 1) невыгод-

³⁶На Украине была обнаружена уникальная гибридная зона между жерлянками, где необычно узкая клина сочетается со слабым барьером для потока генов (Yanchukov et al. 2006: 594).

ность гетерозиготы, 2) различный средовой отбор по обеим гомозиготам, 3) селективное равенство гомо- и гетерозигот, 4) частотно-зависимый отбор по гомозиготам, 5) преимущество одной гомозиготы над другой и, наконец, 6) преимущество гетерозиготы над гомозиготой в определённых условиях зоны. Первые четыре причины подтверждены многими примерами (Hewitt 1989: 86).

Известно много случаев многолокусных клин, когда в гибридной зоне клины по многим разным признакам (локусам) совпадают (например, Szymura et al. 1985; Szymura and Barton 1991: 245; Szymura 1993: 272; Nürnberger et al. 1996: 1234; Phillips et al. 2004: 1544; Alexandrino et al. 2005: 1342; Литвинчук и Боркин 2009: 157; Рис. 6). Известный британский эволюционист Годфри Хьюитт (Hewitt 1989: 88, 1990: 1707) считал это широко распространённой и удивительной чертой множественных клин. Более того, он обратил внимание на то, что отдельные клины не только совпадают (coincident) по месту, но и часто согласуются (concordant) по ширине. Несогласованность же различных клин по ширине может быть вызвана разными модусами или разной интенсивностью отбора по каждому из локусов. Наибольшей ширины клины, по-видимому, будет у действительно нейтральных признаков. Для объяснения совпадения клин было предложено два механизма: это – наличие градиента среды (экологические клины) или формирование так называемой зоны напряжения (см. ниже). Однако они не исключают друг друга, и первый может трансформироваться во второй. Согласованность и совпадаемость клин может быть также обусловлена структурой популяций (распределение плотности населения) и пульсацией ареала, т.е. сжатием и расширением со вторичным контактом (Hewitt 1989: 89).

Тем не менее известны, хотя пока и немногие, случаи явного несовпадения (noncoincidence)

клин по разным признакам, которые распадаются на два типа по своему пространственному расположению (Jaarola et al. 1997: 246; Brumfield et al. 2001: 2081). К первому относятся так называемые *эшелонированные* клины (Barton and Hewitt 1981b: 374, 1981c: 119, staggered clines), когда образуется серия клин по отдельным признакам, близко следующих друг за другом. Каждая клина сдвинута на небольшое расстояние, обычно равное ширине одной клины. Такой тип найден у мышей комплекса *Mus musculus*, бурузубок *Sorex araneus*, полёвок *Microtus agrestis*, бабочек *Zygaena ephialtes* и саранчи *Chorthippus parallelus* (Searle 1991: 48; Virdee and Hewitt 1994: 405; Jaarola et al. 1997: 246). Возможны разные причины формирования таких эшелонированных клин, в том числе относительно большая неприспособленность множественных гетерозигот по сравнению с единичными. Эти различия могли вызвать пространственное обособление ранее согласованных клин (Searle 1991: 51).

Второй тип несовпадающих клин обусловлен асимметричной интрогрессией одного или нескольких признаков за пределы основной контактной зоны. «Аберрантная» клина значительно шире остальных, а её центр смещён далеко вне главного кластера клин. Такое значительное несогласие наиболее часто обнаруживается для митохондриальной ДНК. Большие сдвиги клин этого типа могут объясняться нейтральной интрогрессией, подвижностью гибридной зоны, эффектом основателя или селективным преимуществом. Данный тип смещения клин был обнаружен у птиц (*Manacus*) в Панаме (Brumfield et al. 2001: 2081).

Резкая смена в центре многих зон указывает на барьеры для потока генов, что можно объяснить с помощью неравновесия по сцеплению,³⁷ поскольку в центре такой зоны каждый аллель связан с другими из предковой популяции, и отбор идёт

³⁷ *Неравновесие по сцеплению* (linkage disequilibrium) – ассоциация неаллельных генов, фактическая частота которых отличается от ожидаемой при случайной комбинаторике аллелей; другое более позднее название – *гаметическое неравновесие* (gametic disequilibrium). Взаимозависимость популяционно-генетических процессов, протекающих по разным локусам, обусловленную межлокусными корреляциями (гаметическим неравновесием), предложено называть *гаметической интеграцией* (Животовский 1984: 9). В ассоциации могут вовлекаться не только сцепленные гены, но и гены, локализованные в разных хромосомах. Часто гаметическая интеграция обнаруживается по функционально связанным локусам. Она приводит к большей приспособленности особей, что объясняют большей гетерозиготностью или важностью функционального единства интегрированного комплекса генов в пределах гаплоидного генотипа (там же, с. 11). Помимо потока генов (миграции особей между генетически различными популяциями), гаметическая интеграция (или ассоциация) может вызываться внутри гибридной популяции ассортативным скрещиванием и/или эпистатическим отбором (Jiggins and Mallet 2000: 250).

по коррелированному набору локусов (Barton and Hewitt 1989: 500). Сама ассоциация и сходное клинальное поведение разных признаков, по-видимому, указывают на то, что отбор в гибридной зоне работает со всем геномом, а не сконцентрирован на немногих локусах. Замечательный пример согласованности клин и сильного неравновесия по сцеплению описан у жерлянок в Польше, что можно объяснить кумулятивным действием слабого отбора (2%), действующего по каждому из 55 весьма различных локусов (Szymura and Barton 1991: 238, 245 и 255; Szymura 1993: 280).³⁸ Математически было также показано, что неравновесие по сцеплению, особенно в случае несцепленных нейтральных маркеров, скорее всего вызвано притоком чистых генотипов из периферии (Kruuk et al. 1999a: 1963; Vines et al. 2003: 1884). Имеется также связь между неравновесием по сцеплению и шириной клины: чем шире клина, тем слабее неравновесие (Szymura and Barton 1986: 1151). В центре гибридной зоны неравновесие по сцеплению значительно сильнее (Szymura and Barton 1991: 247).

Различают два класса клинальных узких зон (Barton and Hewitt 1985: 116). К первому относятся клины, *независимые от расселения, или дисперсии* особей (dispersal-independent clines). В клинальных узких зонах второго класса гомогенизирующий эффект дисперсии особей сталкивается с некоей причинно-обусловленной пространственной гетерогенностью.

Полевые исследования показывают, что во многих случаях клинальная зона формируется на стыке разных местообитаний (экотон). В качестве примера можно привести гибридную зону между жабами *Bufo hemiophrys* (степной вид) и *Bufo americanus* (лесной вид) в провинции Манитоба (Канада), привязанную к переходу от прерии к лесу, что совпадает со сменой почв и градиентом осадков: «гибридные» участки экотона были заняты гибридными особями (Green 1983: 38, 1996: 98).³⁹ Аналогичные случаи известны и для многих

других животных: например, у американских ящериц *Sceloporus* (Jackson 1973: 67; Sites et al. 1995: 24), кобылок *Chorthippus* на севере Испании (Bridle et al. 2001: 1840), красных белок *Tamiasciurus* в переходной зоне между влажным прибрежным и сухим внутренним лесом в районе Каскадных гор (Chavez et al. 2011), у дрозофил на стыке ареалов равнинных и горных видов на острове Сан-Томе в западной Африке (Llopart et al. 2005: 2603), у гребенчатых тритонов в Закарпатье (Литвинчук и Боркин 2009) и жерлянок в центральной и восточной Европе (Szymura and Barton 1991: 258; Szymura 1993: 272). Узкие гибридные зоны между «хромосомными видами» палестинского слепыша, *Spalax ehrenbergi* приходятся на границы между климатическими районами с разным индексом влажности в рамках возрастающей аридности (Nevo and Bar-El 1977: 837). Если на юге Польши центр гибридной зоны у жерлянок не совпадает непосредственно с узким экотоном, а сам переход от равнины к Карпатам, выраженный в фауне, флоре и почве, значительно шире, чем собственно гибридная зона в 6 км, расположенная в пределах поймы реки Висла (Szymura and Barton 1986: 1145), то рядом на Украине обнаружена очень узкая зона (2.3 км), лежащая в зоне резкого перехода (Yanchukov et al. 2006: 599).

Однако узкие гибридные зоны между двумя видами-двойниками лягушек рода *Ranidella* на западе Австралии (Blackwell and Bull, 1978: 23), гигантскими амбистомы рода *Dicamptodon* в Калифорнии (Good, 1989: 742), а также между «расами» нелетающей акриды *Podisma pedestris* (Nichols and Hewitt 1988: 47), по-видимому, не обусловлены экологическими факторами (см. также с. 120. У птиц не был обнаружен какой-либо экологический градиент в гибридной клине между двумя видами манакинов в Панаме (Brumfield et al. 2001: 2082) или древесниц на северо-западе США (Rohwer and Wood 1998: 303; Rohwer et al. 2001: 405).

³⁸Ранее (Szymura and Barton 1986: 1150 и 1155) число локусов оценивалось в 300 (80–2000).

³⁹Ботаник Эдгар Андерсон (Anderson 1948: 5) предложил даже понятие *гибридизация биотопов* (a hybridization of the habitat). Оно включало не только промежуточные местообитания, но и все возможные сочетания контрастирующих различий первоначальных местообитаний, где могли бы выжить второе и последующие поколения гибридов, поскольку рекомбинанты могут отличаться большим разнообразием своих физиологических и экологических особенностей. Гибридизированные местообитания активно создаются человеком в ходе строительства дорог, лесоразработок и т.д. (см. Грант 1984: 196).

Теоретически разработано несколько моделей (Barton and Hewitt 1985: 116; Hewitt 1990: 1710), которые включают: а) *нейтральные клины*, в которых изначально крутой градиент разрушается со временем; б) *волны продвижения* (waves of advance) успешных аллелей и в) *баланс между расселением и отбором* против гибридов (dispersal/selection balance). Последний вариант называют также *зоной напряжения*, tension zone (Key 1968: 19). Название связано с тем, что эти зоны, действуя как полупроницаемые мембраны, свободно пропускают одни и блокируют другие гены или хромосомные перестройки и могут двигаться как фронт в сторону менее адаптивной или менее плотно распределённой формы, минимизируя свою ширину (Barton 1979: 344; Barton and Hewitt 1985: 115, 1989: 500).⁴⁰ Особенностью зоны напряжения является приток генов, обусловленный расселением (дисперсией) из районов с высокой плотностью особей в участки с низкой плотностью, что с обеих сторон толкает такую зону в область низкой плотности. Периодические изменения в распределении плотности могут вызывать подвижность зоны (Hewitt 1989: 89).

Таким образом, теоретически динамика клины (её форма и подвижность) может определяться разными причинами и разными формами естественного отбора. Если клина поддерживается так называемым *эндогенным* отбором, направленным против гибридов, то она будет относительно независима от среды. Если же работает *экзогенный* отбор, обусловленный неоднородностью, градиентом среды, то клина будет расположена в зоне экологического перехода (Alexandrino et al. 2005: 1135–1136).

Мозаичные зоны

Другим типом гибридных зон является так называемая *мозаичная* гибридная зона (Harrison

1986: 346), что отражает её внутреннюю структуру. Поэтому не следует путать её с мозаичным распределением гибридных зон, возникающим при контакте двух видов на разных участках своих ареалов (Schwenk and Spaak 1995: 470; Hewitt 1996: 256; Redenbach and Taylor 2002: 1030, Fig. 4). В чётко выраженной мозаичной гибридной зоне в принципе не должно быть клинального перехода признаков (но см. с.108 и 110). Пространственное распределение родителей и гибридов имеет мозаичный (откуда и название), лоскутный характер. Впервые такая зона была выявлена у североамериканских сверчков родов *Gryllus* (Harrison 1986; Harrison and Bogdanowicz 1997; Harrison and Rand 1989; Rand and Harrison 1989; Ross and Harrison 2002) и *Allonemobius* (Howard 1986;⁴¹ Howard et al. 1993). Затем она была обнаружена и у различных других сухопутных и водных животных (Mossakowski et al. 1990; Dowling and Hoeh 1991: 945; Garcia and Davis 1994: 385; Sites et al. 1995: 10; Gardner 1997: 36; Szymura 1993: 273; Крюков 2000: 21; Bierne et al. 2003: 448 и 455; Vines et al. 2003; Fitzpatrick and Shaffer 2004: 1288).

Мозаичность может определяться историей заселения зоны (её колонизация и вымирание популяций во время вторичного контакта, локальная конкуренция, ведущая к взаимному исключению) или отражать мозаичный характер среды и соответствующее локальное давление отбора (Harrison 1986: 346; Harrison and Rand 1989: 128). Например, мозаичная структура гибридной зоны у сверчков связана с мозаичным распределением двух вариантов почвы (Rand and Harrison 1989: 444; Ross and Harrison 2002: 2304). Пятнистым распределением местообитаний объясняется мозаичный тип некоторых гибридных зон у европейских жерлянок (Szymura 1993: 272; см. ниже). Таким образом, мозаичная структура гибридной зоны во многом обусловлена заметными различиями между видами в их экологическом предпочтении одного из биотопов.

⁴⁰Сам автор термина объяснял его происхождение несколько иначе. По его словам (Key 1982: 432), гибридизационная парапатрия характеризуется «репродуктивной конфронтацией» (reproductive confrontation), т.е. отбором против гибридов, из-за которой узкие гибридные зоны и были названы «зонами напряжения».

⁴¹Формально статья Дэниела Хауарда вышла раньше (14 января), чем статья Ричарда Харрисона. Однако если первый из них (Howard 1986: 40 и 41) использовал выражение «мозаичный тип распространения» (mosaic pattern of distribution), то второй (Harrison 1986: 346), помимо этого (the pattern of mosaic, a mosaic of populations и другие), предложил и сам термин «a mosaic hybrid zone». Кроме того, Д. Хауард благодарит Р. Харрисона «за стимулирующие беседы о гибридных зонах» (р. 42) и за поддержку своей работы грантом Харрисона. Любопытно, что оба американца работали со сверчками, правда, разных родов.

Неравновесие по сцеплению генетических маркеров, отмеченное выше для клинальных зон, может наблюдаться и в мозаичных зонах (например, Harrison and Bogdanovicz 1997: 498; MacCallum et al. 1998: 232; Bierne et al. 2003: 456). Однако здесь оно вызвано различиями в экологическом предпочтении видов. Чем они сильнее, тем меньше перемещение особей между соседними участками с различающимися биотопами. Тем не менее взрослые особи, всё же попадающие из одного биотопа в другой, вносят комбинации аллелей, типичные для популяций, из которых они мигрировали. На примере жерлянок, которые предпочитают постоянные пруды (*Bombina bombina*) или временные мелкие водоёмы типа луж на дороге (*Bombina variegata*), была показана существенная связь между генотипом и биотопом, т.е. биотопически неслучайное перемещение особей в гибридной зоне (Vines et al. 2003: 1884).

Привязка к биотопу может поддерживаться сильным отбором, если мозаичные участки достаточно крупные относительно расстояния дисперсии. Однако даже свободное расселение может приводить к возникновению мозаичной зоны, если различные генотипы будут избирательно двигаться к различным биотопам. Доказательство активного биотопического предпочтения было получено при изучении гибридной зоны между жерлянками в Хорватии (MacCallum et al. 1998: 227). Биотопическое предпочтение может двойным образом влиять на поток генов. С одной стороны, доля рекомбинантов должна уменьшаться, а сами они становятся менее приспособленными, что усиливает барьер для генов, а с другой, широкая смесь местообитаний может расширять гибридную зону и, следовательно, давать больше возможностей для обмена генами. Внутри самой зоны может происходить отбор как на усиление брачного выбора, так и на эволюцию биотопического предпочтения, которое уменьшается «заблачивающим» эффектом потока генов. Мозаичные гибридные зоны могут способствовать обоим вариантам дивергенции по двум причинам (MacCallum et al. 1998: 238):

1) уменьшение рекомбинации будет сохранять связь между локусами, ответственными за неслучайное спаривание и неприспособленность гибридов,

2) отбор может действовать на более широкой территории, если гибридная зона будет шире, и

следовать вдоль извилистого хода биотопических границ.

Мозаичная структура может возникать также в результате случайного дрейфа генов, если число мигрантов между местными популяциями мало. Случайный дрейф и вымирание местных популяций могут давать различные варианты мозаичности. Особо важная форма дрейфа может быть обусловлена заметной иммиграцией в пространство между двумя расширяющимися популяциями или в незанятые участки мозаики из родительских популяций (см.: Vines et al. 2003: 1877). Лоскутное распределение, вероятно, вызванное дисперсией и дрейфом, а не привязанностью к местообитаниям, обнаружено у домовых мышей (Hauffle and Searle 1994: 1385), креветок (Garcia and Davis 1994: 385), интродуцированных муравьёв (Shoemaker et al. 1996: 1966), клопов-водомерок (Klingenberg et al., 2000: 763). Такие случаи, когда пятнистое распределение не обусловлено биотопическим предпочтением, как у сверчков, было предложено относить к категории «крапчатых гибридных зон», *mottled hybrid zone* (Searle 1993 – цит. по: Hauffle and Searle 1994: 1392). Однако нельзя полностью разделить влияния дрейфа на локальных участках и адаптации к различным биотопам (Sites et al. 1995: 24).

По мнению Закарии Гомперта с соавторами (Gompert et al. 2010: 3186), само по себе лоскутное (patchy) распределение популяций в гибридной зоне, если оно не состоит из перемежаемых участков биотопов, предпочитаемых родительскими видами, с соответствующими беккроссами, не может рассматриваться как доказательство мозаичного типа гибридной зоны. Такое распределение скорее отражает динамику метапопуляции с локальным вымиранием и реколонизацией.

В отличие от клинальных зон, мозаичные гибридные зоны могут иметь разную ширину. Так, у жерлянок она варьирует от нескольких, с зоной интрогрессии в 15–25 км (Szymura 1993: 284), до сотни километров (Vines et al. 2003: 1880), у сверчков рода *Allonemobius* от 5 до 200 км (Howard 1986: 40), а у сверчков рода *Gryllus* от десятков до сотен километров (Harrison and Arnold 1982: 549; Ross and Harrison 2002: 2305). Широкие мозаичные зоны связаны с симпатрией. У пиренейских жуужелиц подрода *Chrysocarabus* (род *Carabus*) с редуцированными задними крыльями гибридизация охватывает территорию в 120 км шириной

при скорости расселения в несколько сотен метров на поколение (Mossakowski et al. 1990: 1787).

Если для объяснения клинальных гибридных зон предложены различные математические модели (например, Bartton and Hewitt 1985, 1989), то мозаичные зоны в этом аспекте разработаны недостаточно, хотя выводы из клинальных моделей не всегда могут быть применимы к мозаичным (Mossakowski et al. 1990: 1787; Cain et al. 1999: 1343; M'Gonigle and FitzJohn 2009: 453). В случае одного локуса локально адаптивный аллель будет сохраняться, если отбор в его пользу будет сильнее скорости иммиграции. В случае многих локусов динамика гибридной зоны будет обусловлена как отбором по отдельным локусам, так и общим отбором по всем локусам. Биотопически обусловленный отбор будет влиять как на аллели, вносимые иммигрантами, так и на аллели их гибридного потомства. В случае достаточно крупной местной популяции иммигранты будут составлять явно меньшую долю и соответственно аллельные различия между популяциями могут поддерживаться менее слабым отбором. Так может обеспечиваться стабильность мозаичной гибридной зоны. Компьютерный анализ показал, что при сильном отборе такие зоны могли возникнуть вскоре после ледникового периода, а при слабом отборе несколько сотен лет назад (Vines et al. 2003: 1886).

Мозаичная гибридная зона может поддерживаться как экзогенным отбором в гетерогенной среде, так и эндогенным отбором против гибридов. Биотопическое предпочтение, докопуляционные механизмы репродуктивной изоляции и/или отбор на фертильность также вносят свой вклад в формирование мозаичной зоны (Ross and Harrison 2002: 2296).

Сетчатые зоны

Изучение гибридной зоны между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus marmoratus* во Франции показало, что она не укладывается в хорошо известные категории парапатрической (клинальной) и мозаичной зон, а совмещает в себе их признаки. Для обозначения такой ситуации был предложен новый термин «сетчатая гибридная зона», *reticulate hybrid zone* (Arntzen and Wallis 1991: 817). На наш взгляд, термин парапатрия вряд ли подходит к указанной паре видов, по-

скольку их ареалы перекрываются во Франции на протяжении 300 км, а гибриды отмечены по всей зоне симпатрии (там же, р. 806 и 808, Fig. 1). Поэтому данный случай должен рассматриваться как локализованная симпатрическая гибридизация (Рис. 3, 2), на что указали и сами авторы (Arntzen and Wallis 1991: 817). Однако внутри зоны перекрывания ареалов виды распространены, как правило, локально соседствуя и взаимно исключая друг друга (т.е. в данном месте только один вид). В центральной же части зоны, в департаменте Майен, где виды синтопичны (т.е. сосуществуют в одном и том же водоёме) и гибридизируют в подавляющем большинстве прудов, обнаружено 80% гибридов: здесь зона гибридизации достигала 20 км в ширину (Arntzen and Wallis 1991: 806, Fig. 1; Arntzen 1996: 114).

К сожалению, авторы не дали чёткого определения выделенной ими категории гибридной зоны, с указанием свойственных ей черт. Вероятно, поэтому она не получила признания в последующих работах, хотя смешанные гибридные зоны были обнаружены и при изучении других животных, например у ящериц *Sceloporus* (Sites et al. 1995: 21) и у жерлянок (см. с. 108). Сопоставление гибридных зон показало, что жерлянки лучше подходят под градиентную (клинальную) модель, но также демонстрируют и мозаичную структуру, тогда как у тритонов выражена мозаичная модель, но с признаками градиентности (на распределение тритонов и соотношение их численностей влияет степень облесённости и холмистости местности). Возможно, в природе существует непрерывный переход между этими двумя типами моделей, но для выяснения связи между ними необходимо одновременно изучать как экологические, так и генетические параметры с использованием разных масштабов пространственного наблюдения (Arntzen 1996: 117).

Остаточные зоны

Помимо клинальной («гладкие клины», *smooth clines*) и мозаичной гибридных зон, выделяют третий тип, названный *остаточной* зоной («relict zone», Szymura and Barton 1991: 258; «residual hybrid zone», Szymura 1993: 272–273). В отличие от первых двух, в ней центральная часть зоны исчезла из-за разрушения местообитаний, и сама зона состоит из двух пространственно обособлен-

ных участков с родительскими и гибридными (но не F_1) особями (Рис. 7). Полагают, что такие зоны могут быть остатком как клинальной, так и мозаичной гибридных зон (Szymura 1993: 273). Так, в Нижней Австрии (Waldviertel) была обнаружена остаточная зона, произошедшая от ранее мозаичной зоны (Gollmann 1996: 127). Изученная нами гибридная зона между гребенчатыми тритонами в Закарпатье также может быть отнесена к остаточной зоне, но, по-видимому, является производной от клинальной зоны (Литвинчук и Боркин 2009: 158). Остаточная зона была идентифицирована нами в Закарпатье и между жерлянками (Халтурин и др. 2001: 313).

Разнообразие форм гибридных зон в пределах одной пары видов

Иногда два вида могут образовывать на контактных участках своих ареалов гибридные зоны разного типа. Хорошим примером может служить генетическое взаимодействие между краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянками, которые, несмотря на хорошо выраженные различия в морфологии, экологии, поведении и по биохимическим признакам, образуют в Европе узкую гибридную зону длиной в несколько тысяч километров (Szymura 1993: 271). Детально описанные в предгорьях Карпат в южной Польше два участка гибридной зоны клинального типа (Szymura et al. 1985; Szymura and Barton 1986, 1991; Szymura 1993: 273–281) стали одним из парадных примеров, попавшим в различные обзоры и руководства по эволюционной биологии. Самая узкая клина в 2.3 км расположена в Прикарпатье Украины (река Стрый) и привязана к экотону (Yanchukov et al. 2006: 592). В украинском Закарпатье на большей части участков зону шириной от 1 до 10 км можно отнести к клинальному типу (с сигмоидным переходом), но в ряде мест к мозаичному или остаточному типу (Khalturin et al. 1996: 45; Халтурин и др. 2001: 313). В Хорватии близ Пещеницы (20 км от Загреба) клинальная гибридная зона шириной в 9.5 км включает черты мозаичного варианта

(Szymura 1993: 273–281 и 287; MacCallum et al. 1998: 236; Vines et al. 2003: 1876 и 1884). Расположенный от неё всего лишь в 50 км на границе Хорватии и Боснии (Костайница) другой участок гибридной зоны заметно отличается и имеет явно мозаичный характер (Szymura 1993: 281; Szymura et al. 2003: 891). Мозаичная зона обнаружена также на северо-западе Трансильванской долины в Румынии в районе Клуж (Vines et al. 2003). Остаточные гибридные зоны у жерлянок выявлены на юго-востоке Австрии и западнее Загреба (Szymura 1993: 273; Gollmann 1996: 127).

У клопов-водомерок (*Limnoporus*) обширная гибридная зона в Северной Америке также имеет явно выраженную широкую крутую клину в одной своей части, к которой применима модель «зоны напряжения», и мозаичность в другой (Sperling and Spence 1991: 1380). Следует иметь в виду, что отнесение гибридной зоны к клинальной или мозаичной зависит от масштаба анализа: на одной шкале расстояний можно обнаружить клину, а на другой мозаику (Futuyma and Shapiro 1995: 225; Sites et al. 1995: 24; Harrison and Bogdanowicz 1997: 500; Ross and Harrison 2002: 2306). Известны случаи, которые не укладываются в модели клины или мозаики (Bridle et al. 2001: 1842).

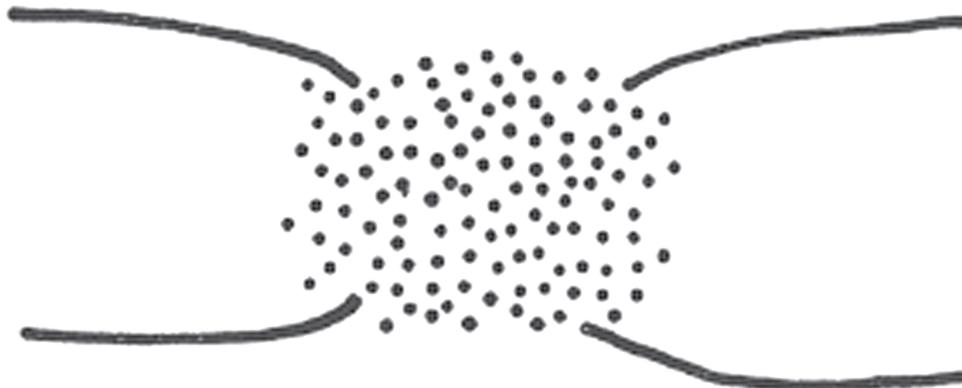
Любопытный случай был обнаружен на острове Сан-Томе, западная Африка, где равнинный и горный виды дрозофил в районе совместного обитания образуют обычную гибридную зону. Однако ещё выше была выявлена другая гибридная зона мозаичного типа, населённая только гибридными самцами и редкими особями одного из родительских видов *Drosophila santomea* (Llopart et al. 2005: 2605).

Симпатрические гибридные зоны

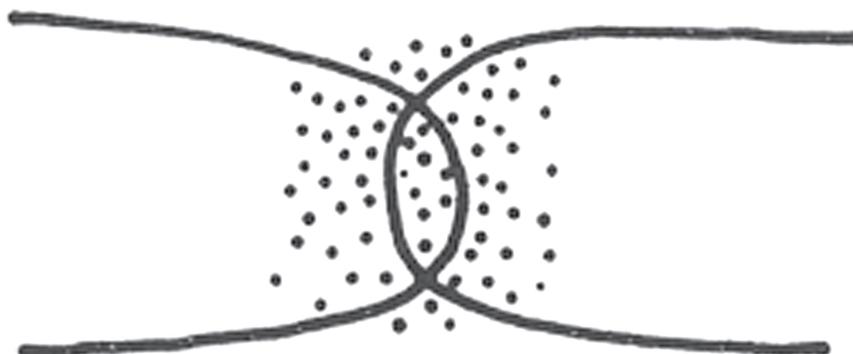
Существует мнение (Bigelow 1965: 455), что все гибридные зоны – симпатрические, так как если скрещивание происходит, то это само по себе уже указывает на определённое пространственное перекрытие.⁴² Однако в то время термин парапатрия ещё не получил такого широкого применения, как сейчас (см. сноску 30). Мы к симпатри-

⁴²Данный автор (Bigelow 1965: 455–456) полагал, что понятия алло- и симпатрии надо применять не только к видам, но и к популяциям и даже особям. Скрещивание может происходить лишь между симпатрическими особями. На наш взгляд, это – излишне широкая трактовка понятий.

КЛИНАЛЬНАЯ



МОЗАИЧНАЯ



ОСТАТОЧНАЯ

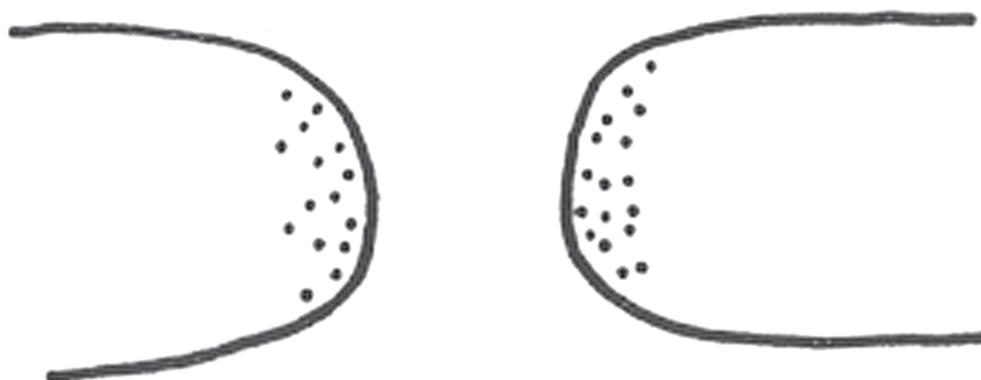


Рис. 7. Типы гибридных зон: клинальная, мозаичная и остаточная (по: Szymura 1993: 272, с изменениями).

Fig. 7. Clinal, mosaic, and residual hybrid zones (from Szymura 1993: 272, with modifications).

ческим гибридным зонам относим случаи явного перекрытия ареалов гибридирующих видов (Рис. 3). Примеры таких зон немногочисленны, хотя известны у таких разных животных, как бабочки, клопы-водомерки, дрозофилы, бесхвостые амфибии и грызуны.

Так, ареалы жёлтой и оранжевой рас бабочек *Colias chrysotheme* (по факту соответствуют разным видам) перекрываются на огромной территории от Каскадных гор на западе США до побережья Атлантического океана на востоке и от южной Канады до Мексики, занимая различные экологические ниши. Однако в некоторых местах обе расы обитают вместе и образуют гибриды, около 10% (Hovanitz 1943: 44 и 50), что, на наш взгляд, укладывается в понятие локализованной симпатрической гибридной зоны (см. Рис. 3, 2). Гибриды между симпатрическими квакшами *Hyla cinerea* и *Hyla gratiosa* были обнаружены в штатах Алабама и Джорджия в США (Mecham 1960: 445; Gerhardt et al. 1980: 579, Table 1). Гибридизация между североамериканскими жабами *Bufo americanus* и *Bufo fowleri* выявлена в разных местах их симпатрии от Флориды до юга Канады, но не везде, где можно было бы ожидать; число гибридов при этом варьирует (Green 1984: 23 1996: 100). Клинальная изменчивость, в отличие от узких парапатрических зон, не обнаружена, как и достоверная интрогрессия, а существование самой гибридной зоны можно объяснить пониженной жизнеспособностью гибридов (Green 1984: 39). Позднее ситуация между этими видами жаб была описана как локализованная симпатрическая гибридная или мозаичная зона (Green and Parent 2003: 41). Однако последний термин в данном случае вряд ли соответствует собственно мозаичному типу гибридной зоны, рассмотренному выше.

Другая ситуация была найдена у упомянутых выше двух видов клопов-водомерок рода *Limnoporus*. Их огромная симпатрическая гибридная зона, достигающая 500–600 км, имеет необычную пространственную структуру, сочетая широкую клину и мозаичность в разных своих частях (Sperling and Spence 1991: 1380). Ширина и особенности такой гибридной зоны, вероятно, связаны с расселением взрослых особей на большие расстояния, отбором против гибридов, а также влиянием биотопического распределения. Резкий сдвиг в частотах признаков совпадает с региональным экотонном вдоль восточного склона

Скалистых гор. Вероятно, к категории симпатрической гибридной зоны можно отнести некоторые случаи широких мозаичных зон, а также «сетчатую зону», описанную у тритонов (см. выше).

На западе Северной Америки ареал *Drosophila persimilis* полностью лежит в значительно более протяжённом ареале *Drosophila pseudoobscura*; гибридизация этих видов-двойников была выявлена по митохондриальным генам (Powell 1983: 493).

Два завезённых вида муравьёв *Solenopsis invicta* и *Solenopsis richteri* широко распространились на юго-востоке США, образовав большую гибридную зону в несколько сотен километров (Goodisman et al. 1998: 1431), в которой мозаичность сочетается с клинальностью (Shoemaker et al. 1996: 1966; Goodisman et al. 1998: 1437). С учётом возможностей естественного расселения муравьёв максимум 1–10 км за поколение такую зону следует считать широкой.

Гибридизация в широкой зоне перекрытия ареалов в северном полушарии обнаружена у дафний комплекса *Daphnia longispina* (Taylor et al. 2005: 526).

Поскольку модель, основанная на изучении узких клинальных зон (Barton and Hewitt 1985), не работает в случае широких симпатрических зон гибридизации, где может не быть расселения особей на большие расстояния или между различающимися местообитаниями, было предложено рассматривать такие зоны как некий набор многих узких зон, которые существуют на уровне локальных популяций. Кроме того, можно различать два варианта широких зон: *реально узкие* (effectively narrow), где способность видов к расселению высока, и *реально широкие* (effectively broad) с незначительной дисперсией (Mossakowski et al. 1990: 1789). Однако «узость» гибридной зоны – понятие относительное и может оцениваться как к величине ареалов гибридирующих видов, так и по скорости расселения (σ). Ширина узких зон менее 50σ (см. с. 101). В этом смысле гибридная зона между нелетающими жуками (Mossakowski et al. 1990: 1788), несомненно, является широкой.

Унимодальные и бимодальные гибридные зоны

При анализе фенетической изменчивости как свидетельства гибридизации были выделены две ситуации. В случае *свободной гибридизации* (без ограничений для случайного спаривания в гибрид-

ной зоне) все популяции будут унимодальными на гистограмме, а при *ограниченной гибридизации* (отбор против некоторых категорий промежуточных особей) картина будет би- или тримодальной (Schueler and Rising 1976: 284). Через 30 лет была предложена сходная генетическая классификация структуры гибридной зоны. По своей генетической структуре, т.е. по составу классов генотипов, такие зоны могут быть разделены на три категории (Harrison and Bogdanovicz 1997: 503; Jiggins and Mallet 2000: 250; Allendorf et al. 2001: 614; Gay et al. 2008: 2790). К *унимодальным*, т.е. с одним пиком в середине, относят зоны, в которых преобладают гибриды («гибридные скопления»). В *бимодальных* зонах (с двумя пиками) явно выражены главным образом два класса генотипов, напоминающие родительские виды.⁴³ Наконец, в третьей, промежуточной *плоской* (flat) категории классы гибридных и родительских генотипов представлены примерно одинаково (Рис. 8).

Унимодальное распределение генотипов в гибридной зоне было найдено у жаб в Канаде (Green 1983: 39), жерлянок в Польше (Yanchukov et al. 2006: 597), тритонов в Австрии (Maletzky et al. 2008: 12), бабочек-махаонов в Канаде (Sperling 1990: 1791), бабочек рода *Lycaeides* в Скалистых горах (Gompert et al. 2010: 3185), вероятно, у пресноводных черепах рода *Pseudemys* (см. Strenshaw 1965, Table 2). Строго бимодальная структура выражена у сверчков рода *Gryllus* в Северной Америке (Harrison and Bogdanovicz 1997: 503; Ross and Harrison 2002: 2309); бабочек рода *Heliconius* в Эквадоре (Jiggins et al. 1997: 499, Fig. 3). Бимодальной можно считать ситуацию в зоне симпатрической гибридизации между мидиями *Mytilus edulis* и *Mytilus galloprovincialis* в Девоне и Корнуэлле на юго-западе Англии, где гибриды составляли 5.4% и 2.1% соответственно (Skibinski et al. 1978: 363), а также на атлантическом побережье юго-запада Европы (Bierne et al. 2003: 454 и 456, Fig. 5). Сходный случай найден между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus marmoratus* во Франции примерно с 4% гибридов (Arntzen et al. 2009: 1191,

Table 3). Узкие гибридные зоны между «хромосомными видами» палестинского слепыша, *Spalax ehrenbergi* дают плоскую или унимодальную картину (Nevo and Bar-El 1977, Table 1). Известны также и другие примеры (см. Jiggins and Mallet 2000: 251–253).

Подобные ситуации могут быть получены и по фенотипическим признакам, например, по окраске или пропорциям тела, в том числе с помощью так называемого гибридного индекса (например, Hovanitz 1943: 49; Schueler and Rising 1976: 284; Johnson and Johnson 1985: 8).⁴⁴ Однако в таких случаях возникает проблема адекватной идентификации каждой особи (см. примечание 9). Так, анализ генетически определённого материала по квакшам *Hyla cinerea* и *Hyla gratiosa*, хорошо различимым внешне, показал, что на основе только морфологических признаков 50–56% беккроссов и 17% F_1 не отличить от родителей, а 27% беккроссов от F_1 (Lamb and Avise 1987: 162). Полагают также, что использование гибридного индекса приводит к значительной потере информации (Jiggins and Mallet 2000: 251).

Рассматриваемые категории зон не являются застывшими, и между ними в природе встречаются различные промежуточные варианты даже в пределах одной и той же пары гибридизирующих видов, что было обнаружено у рыб, лягушек, сверчков и бабочек (Harrison and Bogdanovicz 1997: 503). Так, переход от плоского к бимодальному распределению отмечен у сверчков рода *Allonemobius* в США (Howard and Waring 1991: 1125). Он также, вероятно, существует в зоне гибридизации квакш *Hyla cinerea* и *Hyla gratiosa* (Алабама, США), где гибриды различных классов в сумме составляли 46.5% (Lamb and Avise 1986: 2527). У жерлянок нашли переходы от унимодального варианта к плоскому в Хорватии и к бимодальному на Украине (Yanchukov et al. 2006: 597).

По составу классов генотипов гибридные зоны также могут весьма различаться. Так, например, среди гибридов между квакшами *Hyla cinerea* и

⁴³Если один из двух классов беккроссов будет отсутствовать, например, в случае однонаправленной (асимметричной) интрогрессии генов (см. ниже), то структура гибридной зоны формально тоже будет выглядеть унимодальной. Однако очевидно, что такая унимодальность отличается от обсуждаемой, и поэтому лучше избегать от применения этого термина к подобным ситуациям.

⁴⁴Гибридный индекс признаков впервые был использован американским ботаником Эдгаром Андерсоном (Anderson 1936: 505).

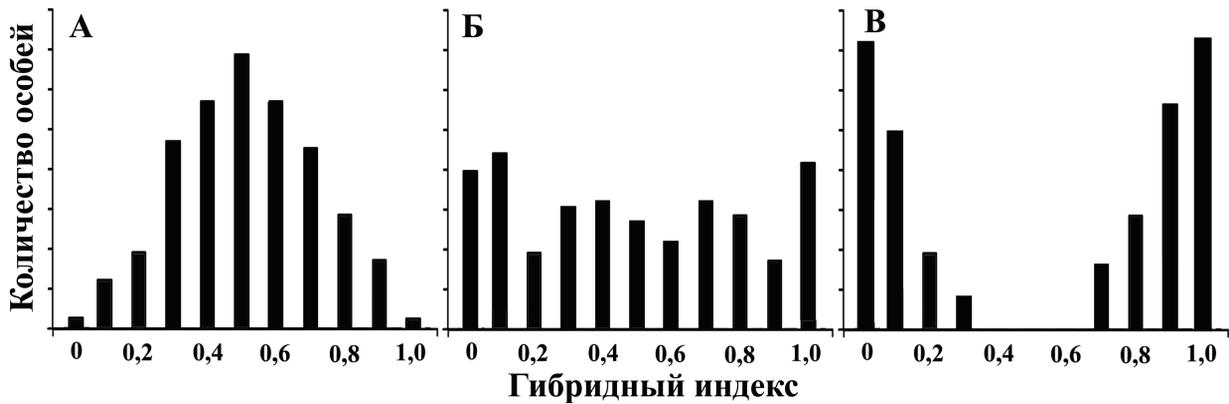


Рис. 8. Унимодальная (А), плоская (Б) и бимодальная (В) гибридные зоны.

Fig. 8. Unimodal, bimodal (A), and flat (B) and hybrid (B) zones.

Hyla gratiosa на F_1 пришлось 6.5%, на беккроссы 19.0 и 17.4% соответственно, а на более поздние поколения 3.6% (Lamb and Avise 1986: 2527, Table 1). В гибридной зоне между бабочками *Heliconius erato* и *Heliconius himera* гибриды составляли 10% всех особей, из них около половины были F_1 (Jiggins and Mallet 2000: 251). В остаточной гибридной зоне между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus dobrogicus* в Закарпатье Украины основная доля среди гибридов пришлась на беккроссы V_1 и V_2 , гибриды F_2 были найдены только в двух популяциях, а F_1 исключительно редки (Литвинчук и Боркин 2009: 159). Помимо сложностей с идентификацией генотипов,⁴⁵ на их состав и распределение могут влиять эндогенный и экзогенный (средовой) отбор, а также ассортативное скрещивание, которые способны уменьшать общее генетическое разнообразие в гибридных популяциях (Rieseberg and Linder 1999: 367).

Предполагают, что унимодальное распределение генотипических классов в гибридной зоне указывает на преимущество гибридов в промежуточной зоне между родителями и, соответственно, отбор в их пользу (Green 1983: 39). Бимодальную структуру, которую считают типичной для гибридных зон (Harrison and Bogdanovic 1997: 503), связывают с сильным отбором против гибридов первого поколения и/или с ассортативным скрещиванием. Даже при случайном спаривании мо-

жет происходить ассортативное оплодотворение (распознавание гамет), как это было выяснено у сверчков рода *Allonemobius*. В случае мозаичных зон ассортативное скрещивание может развиваться в качестве побочного эффекта привязанности гибридирующих видов к разным местообитаниям, даже если внутри каждого из этих местообитаний спаривания будут иметь случайный характер. Этот эффект будет не только уменьшать поток генов между популяциями и понижать уровень рекомбинации, но и способствовать адаптации к разным нишам (MacCallum et al. 1998: 228). Однако, согласно некоторым моделям (Грабовский 1995: 307), повышение ассортативности спаривания никак не может служить механизмом репродуктивной изоляции, как это представляется в классических работах.

Таким образом, бимодальность зоны во многом обусловлена сильной презиготической изоляцией. Постзиготические барьеры сходны как в уни-, так и бимодальных зонах (Jiggins and Mallet 2000: 252). Развитие бимодальной структуры связано с дизруптивным отбором, по крайней мере, по фенотипическим признакам, который может быть двояким (Gay et al. 2008: 2802). Считается, что экзогенный отбор, когда приспособленность зависит от условий обитания, в сочетании с ассортативным скрещиванием является главным фактором, обеспечивающим стабильность бимодальной

⁴⁵Их определение может быть затруднительно даже при использовании генетических маркеров. Математически показано, что для отграничения первых двух поколений (F_1 , V_1) и отдаленных беккроссов ($V_{4,5}$) от чистых родительских особей соответственно требуется от нескольких до 70 независимых локусов (Voecklen and Howard 1997: 2615).

зоны, тогда как эндогенный отбор, связанный с несовместимостью геномов, во многих случаях играет меньшую роль.

С экзогенным отбором связана биотопическая адаптация, а эндогенный отбор может быть обусловлен аллопатрической реорганизацией геномов, эффектом основателя или плейотропным эффектом, зависимым от адаптивной эволюции других признаков (Jiggins and Mallet 2000: 254). Любопытно, что оба типа отбора дают неразличимые формы клинальной гибридной зоны как в одно-, так и в многолокусных моделях (Kruuk et al. 1999a: 1968). Однако, по справедливому замечанию (Futuyma and Shapiro 1995: 225), некоторые гибридные зоны могут поддерживаться комбинацией экзо- и эндогенного отбора, как, например, в случае с мозаичной зоной сверчков рода *Gryllus*. Обе формы отбора работают и в гибридной зоне европейских жерлянок, где доказана адаптация обоих видов к разным условиям среды и одновременно гибридная дисфункция. Поэтому приписывать исключительную роль только экзо- или только эндогенному отбору было бы явным упрощением (Kruuk et al. 1999a: 1968).

Унимодальность зоны, т.е. большое количество гибридов, связывают с недавним вторичным контактом видов, за которым следует их быстрое перемешивание и образование единой панмиктической популяции или «гибридного скопления» (Gyllenstein et al. 1985: 911; Echelle and Connor 1989: 725; Harrison and Bogdanovicz 1997: 503). Любопытные сведения были получены при изучении гибридной зоны между серой и чёрной воронами в Сибири (Блинов и Крюков 1992: 1085). Судя по доле явных гибридов (33%) в центре зоны, в целом этот участок может относиться к «плоской» категории зон, переходящей к бимодальности к краям зоны. Это подтверждается и обнаружением ассортативности скрещивания, обнаруженной в центре зоны (с. 1086).

Полагают, что переход осуществляется от унимодальной зоны через плоскую к бимодальной, развитие которой может означать усиление механизмов репродуктивной изоляции между видами (Jiggins and Mallet 2000: 254). Однако, на наш взгляд, бимодальное распределение может быть и первичным в тех случаях, когда в зоне вторичного контакта встречаются бывшие аллопатрические виды с уже развитыми, но неполностью, изолирующими механизмами. Случайная гибридизация

между видами даст строгую бимодальную картину с небольшой долей промежуточных гибридов. Однако дальнейшее размывание этих механизмов и усиление гибридизации может привести через плоскую зону к возникновению унимодальной гибридной зоны.

В пользу высказанного нами мнения может свидетельствовать и невыраженность связи между категорией зоны и уровнем генетической дивергенции (D) между видами. Так, унимодальная гибридная зона известна в том числе и у пар видов с высоким значением D_{Nei} и заметными различиями по разным признакам, а бимодальная – с небольшим значением D_{Nei} и незначительными морфологическими отличиями (Jiggins and Mallet 2000: 253). Более того, у жерлянок *Bombina bombina* и *Bombina variegata* со средним $D_{Nei} = 0.37-0.59$ на разных участках гибридной зоны можно встретить все три категории: уни-, плоскую и бимодальную (см. Szymura 1993: 280, 283 и 285; Yanchukov et al. 2006: 597).

Билатеральная и асимметричная интрогрессия

Рассмотренную выше уни- и бимодальную структуру гибридных зон не следует путать с двумя вариантами интрогрессии генов, которые к настоящему времени уже неплохо изучены. Использование молекулярных маркеров показало, что интрогрессивная гибридизация может осуществляться как в сторону обоих родительских видов, что получило название *двунаправленной* (bidirectional), *билатеральной* или *симметричной* интрогрессии, так и только одного из них, т.е. быть *асимметричной*. Судя по литературе, симметричная интрогрессия встречается реже, хотя она описана у разных животных, например, у паразитических червей (Huysse et al. 2009: 4), дрозофил (Powell 1983: 494), рыб (Smith 1992, Table 1; Esa et al. 2000: 335; Shaddick et al. 2011: 1223), тритонов (Maletzky et al. 2008: 12) и млекопитающих (Chavez et al. 2011: 3359).

Асимметричная интрогрессия происходит, по видимому, чаще и зарегистрирована у различных водных и наземных животных (Green 1983: 36, 1996: 99; Spence 1990: 1779; Smith 1992, Table 1; Collins et al. 1993: 86; Schwenk 1993: 1293; Garcia and Davis 1994: 385; Rawson and Hilbish 1998: 106; Brumfield et al. 2001: 2082; Evans et al. 2001: 1696; Rohwer et al. 2001: 413; Redenbach and Taylor 2002:

1030; Bierne et al. 2003: 457; Green and Parent 2003: 40; Harpert and Hart 2007: 381; Metcalf et al. 2008: 153; Cabria et al. 2011: 1187).

В зоне симпатрии морских окуней *Sebastes fasciatus* и *Sebastes mentella* была обнаружена интрогрессия генов в обоих направлениях, однако количественно преобладала инфильтрация генов от первого вида ко второму (Roques et al. 2001: 161). Такая же ситуация обнаружена у бабочек рода *Pontia* (Porter et al. 1997: 1569). Среди дарвиновских выюлков интрогрессия микросателлитных генов от *Geospiza fortis* в геном *Geospiza scandens* была в три раза больше, чем в обратном направлении (Grant et al. 2004: 1595). У полевых сверчков интрогрессия ядерных генов шла в обоих направлениях, тогда как перенос митохондриальной ДНК был асимметричным: от *Gryllus pennsylvanicus* к *Gryllus firmus* (Harrison and Bogdanowicz 1997: 501–502; Ross and Harrison 2002: 2309). Близкая ситуация была обнаружена в зоне гибридизации двух видов макак на острове Сулавеси (Evans et al. 2001: 1698).

Асимметричная интрогрессия через гибридную зону отражает асимметрию потока генов между популяциями родительских видов, которая в свою очередь зависит от асимметрии барьеров, позволяющих генам больше распространяться в одном направлении, нежели в другом. Так, например, барьер для интрогрессии генов в сторону краснотрухой жерлянки (*Bombina bombina*) заметно сильнее, чем в сторону другого вида, *Bombina variegata*, причём для разных белковых локусов он различен (Szymura and Barton 1991, Table 4). Теоретически асимметрия может быть обусловлена различиями в приспособленности, структуре популяции или сдвигом клины (Barton and Hewitt 1985: 120). Степень асимметричности может варьировать географически, даже меняя своё направление на противоположное. Так, в текущих на восток реках перенос митохондриальной ДНК среди карповых рыб шёл от *Luxilus* (ранее *Notropis*) *chrysocephalus* к *Luxilus cornutus*, а в реках, текущих на запад, наоборот (Dowling et al. 1989: 630, 1997: 1581).

Асимметричная интрогрессия может объясняться различными причинами: асимметричным отбором (разная выживаемость гибридов от разных направлений скрещиваний – Arntzen et al. 2009: 1198), разной численностью видов (Dowling et al. 1989: 630; Perry et al. 2001b: 1160), поведени-

ем (Lamb and Avise 1986: 2529; Spence 1990: 1779; Evans et al. 2001: 1696; McDonald et al. 2001: 1448; Perry et al. 2001b: 1160; Redenbach and Taylor 2002: 1030; Metcalf et al. 2008: 153), особенностями исторического расселения видов (Dowling and Hoeh 1991: 952, 1997: 1581). Например, асимметричная интрогрессия у двух видов сверчков в гибридной зоне совпала с асимметрией результатов лабораторных скрещиваний этих видов, когда скрещивание ♀ *Gryllus pennsylvanicus* × ♂ *Gryllus firmus* давало жизнеспособное и фертильное потомство, а реципрокное нет (Harrison and Rand 1989: 118; Rand and Harrison 1989: 447). Она также связана с асимметричной системой спаривания у креветок (Garcia and Davis 1994: 386), североамериканских бурундуков (Good et al. 2003: 1910), между европейской норкой и лесным хорьком (Cabria et al. 2011: 1186). Однако известны случаи, когда скрещивания между видами происходят в обоих направлениях, но интрогрессия генов асимметрична (Vollmer and Palumbi 2002: 2024). Любопытный факт был обнаружен при паразитологическом обследовании гибридной зоны между карповыми рыбами на юге Франции. Оказалось, что встречаемость гельминтов совпадает с направлением асимметричной интрогрессии у этих рыб (Moullia 1999: 394).

Нередко существует определённая разница в результатах, полученных с помощью ядерных и митохондриальных генов (Ferris et al. 1983: 2293; Dowling et al. 1989: 629; Shaw 2002: 16127; Gompert et al. 2008: 5240). Например, в зоне симпатрии видов-двойников *Drosophila pseudoobscura* и *Drosophila persimilis* существует интрогрессия митохондриальных генов, но не ядерных (Powell 1983: 494). Такая же ситуация обнаружена у зайцев на Пиренейском полуострове (Alves et al. 2008: 2834). Это обусловлено тем, что митохондриальная ДНК значительно легче передаётся через видовые границы благодаря своему материнскому наследованию и отсутствию рекомбинации. Интрогрессия ядерных генов может приводить к более суровым последствиям, поскольку чужие кодирующие гены могут прямо влиять на морфологические и экологические особенности особей, и, соответственно, отбор будет строго действовать против них в беккроссах. Тем не менее были обнаружены случаи интрогрессии ядерных генов при отсутствии (или незначительности) интрогрессии мтДНК (Di Candia and Routman 2007: 573).

Любопытная система двойного наследования мтДНК была обнаружена у съедобных мидий (Riginos et al. 2004: 2438). Выяснилось, что у них есть два митотипа, которые наследуются по материнской или отцовской линии. Самки содержат только самочный тип (F-mtDNA), а самцы как этот, так и самцовый тип (M-mtDNA). В некоторых гибридных зонах происходит асимметричная интрогрессия F-mtDNA *Mytilus edulis* в *Mytilus galloprovincialis* и *Mytilus trossulus*, но асимметричной интрогрессии M-mtDNA не наблюдается, а при скрещивании первых двух видов M-mtDNA от *Mytilus edulis* диспропорционально элиминируется (Riginos et al. 2004: 2448–2449).

Терминальным проявлением асимметричной интрогрессии следует считать так называемую *поглотительную* гибридизацию, когда митохондриальный геном одного вида полностью замещается геномом другого, при этом первый вид сохраняет свою идентичность по внешним и ядерным признакам. Такие случаи фиксации чужой мтДНК известны среди рыб (Dowling and Hoeh 1991: 954; Dowling and DeMarais 1993: 444; Wilson and Bernatchez 1998: 130; Gerber et al. 2001: 2032), тритонов (Babik et al. 2005), птиц (Gill 1997: 523; Рубцов 2010: 267 и 269) и млекопитающих (Ferris et al. 1983: 2292). Обычно они объясняются интенсивной интрогрессивной гибридизацией или историческими особенностями расселения видов небольшими популяциями смешанного происхождения. Предложены два механизма заимствования чужой мтДНК (Рубцов 2010: 267). При так называемом *митохондриальном (селективном) подметании* определённый митохондриальный гаплотип, обладая селективным преимуществом, быстро распространяется по ареалу своего вида и через гибридизацию внедряется в близкородственный вид. В случае *экспансии передового края* чужая мтДНК через гибридизацию с другим видом попадает после быстрого расширения его ареала в периферические гомозиготизированные разреженные популяции.

Следует, однако, отметить, что гибридизация видов не всегда сопровождается интрогрессией генов в родительские популяции за пределами гибридной зоны (например, Patton 1973: 580; Sage and Selander 1980: 1081).

Механизмы формирования и поддержания гибридной зоны

Долгое время считалось, что гибридные зоны весьма недолговечны, эфемерны и неизбежно должны закончиться или слиянием гибридизирующих видов, или усовершенствованием репродуктивной изоляции между ними. Такой взгляд получил название гипотезы *эфемерной зоны*, ephemeral-zone hypothesis (Moore 1977: 263). Однако уже Э. Майр (1968: 304) признал, что «<...> существует еще и третья альтернатива». Действительно, огромное число фактов показывает, что гибридные зоны могут быть весьма стабильными и существовать длительное время. Возникновение многих из них (до 37%), по-видимому, связано с событиями послеледниковой эпохи (Remington 1968: 329; Barton and Hewitt 1985: 133; Hewitt 1989: 91, 1999: 105),⁴⁶ хотя есть и более молодые, порядка 50–200 лет (Hauffle and Searle 1994: 1388; Patton 1973: 581; Hafner et al. 1998: 278) и вызванные деятельностью человека (Hewitt 1989, Table 4). Так, гибридная зона между жерлянками около Кракова, по-видимому, существует порядка 2300–3000 поколений, т.е. около 8000–9000 лет (Szymura and Barton 1986: 1146), между жабами *Bufo americanus* и *Bufo hemiophrys* в Манитобе, Канада около 8000 лет на протяжении 4000 поколений (Green 1983: 38), у бабочек *Heliconius melpomene* в Суринаме 2000 поколений (Turner 1971: 480)⁴⁷. К послеледниковым событиям относят и формирование гибридной зоны между серой и чёрной воронами в Европе (Майр 1968: 298). Возраст узкой парапатрической гибридной зоны между ящерицами *Sceloporus undulatus* и *Sceloporus woodi* во Флориде оцени-

⁴⁶Имеющаяся тенденция косвенно оценивать возраст гибридной зоны событиями ледникового периода иногда при проверке фактами даёт осечку. Так, узкая гибридная зона между двумя подвидами гофера *Thomomys bottae* в долине Рио-Гранде в Нью-Мексико была датирована в 50 лет (наводнение 1929 г.) вместо 10 000, предполагавшихся ранее по модели нейтральной диффузии (Hafner et al. 1998: 278).

⁴⁷ По мнению автора (Turner 1971: 480), речь идёт о гибридной зоне шириной не более 50 км, образованной тремя подвидами этого вида и существующей, судя по литературным данным, не менее 200 лет.

вается в 100 000 лет (Jackson 1973: 67). Процесс гибридизации у багамских наземных моллюсков рода *Cerion* на основании морфометрии раковины и радиоуглеродного анализа прослежен на протяжении минимум 13 000 лет (Goodfriend and Gould 1996: 1896).

Почему узкие гибридные зоны остаются стабильными в течение долгого времени, остаётся большой загадкой (Майр 1968: 304; Barton and Hewitt 1985: 138). Накопление данных привело к развитию нескольких гипотез или моделей образования и поддержания гибридной зоны (Moore 1977: 264; Moore and Buchanan 1985: 135–136; Schwenk and Spaak 1995: 466; Крюков 2000: 35).

1. *Модель нейтральной диффузии* (Endler 1977: 91–93, цит. по: Hafner et al. 1983: 16). Гибридная зона возникает как простое смешивание нейтральных аллелей в зоне вторичного контакта. Ширина клины является функцией скорости генного потока и времени с момента контакта. Хотя нейтральное перемешивание и предполагается для ряда случаев (см. Hewitt 1989, Table 1, 5; Turgeon and Bernatchez 2001: 2282⁴⁸), в целом эта гипотеза не получила широкой поддержки,⁴⁹ и значительно большую популярность набрали модели, построенные на действии отбора и эмпирически подтверждённые при анализе природных случаев.

2. *Модель динамического равновесия* (Moore 1977: 264). Это – наиболее разработанная, в том числе математически (с 1930-х годов), концепция получила также название *балансовой гипотезы*. Стабильность гибридной зоны объясняется балансом между иммиграцией (дисперсией) родительских видов в гибридную зону и отбором против гибридов (Bigelow 1965: 452; Майр 1968: 304 и 417; Barton 1979a, 1979b; Barton and Hewitt 1981c: 110, 1985: 116 и 131, 1989: 498). По-видимому, именно эта модель работает в большинстве, но не во всех, изученных случаях, особенно для узких клин (см. выше). Во многих работах была показана пониженная приспособленность гибридов,

которая может быть выражена в их повышенной смертности на разных стадиях развития, появлении аномалий, пониженной плодовитости или стерильности и т.д. (Заславский 1967: 4; Watson 1972: 432; Nevo and Bar-El 1977: 839; Barton and Hewitt 1981b: 370; Woodruff 1981: 180; Dowling and Moore 1985: 155; Kocher and Sage 1986: 31; Szymura and Barton 1986: 1151, 1991: 254; Virdee and Hewitt 1994: 396; Reed and Sites 1995: 66; Nichols and Hewitt 1988: 41; Kruuk et al. 1999b: 1615). У японских жужелиц в зоне гибридизации были выявлены повреждения полового аппарата самцов и самок, что ведёт к повышению смертности родительских особей и уменьшению численности гибридного потомства, т.е. сильному отбору против гибридизации (Sota and Kubota 1998: 1511–1512). В ряде случаев наблюдается заметная вариабельность в уровне фертильности (стерильности) гибридов (Hewitt et al. 1987: 29; Turner et al. 2012: 452).

Особое развитие данная модель получила в виде так называемой *модели зоны напряжения (tension zone model)*, когда факторы среды не вовлечены в поддержание гибридной зоны (Barton and Hewitt 1985: 116, 1989: 498; Hewitt 1990: 1704). Сильным аргументом в пользу этой гипотезы считается согласованность клинальной изменчивости в разных категориях признаков (морфологических, ядерных и митохондриальных генов), поскольку вряд ли по столь разным признакам отбор действует одинаково. Возможность количественной оценки изучаемых случаев гибридизации по данной модели с помощью ряда параметров (ширина и форма клины, скорость расселения, давление отбора, число локусов, неравновесие по сцеплению и т.д.) сделали её весьма привлекательной и широко известной (например, Alexandrino et al. 2005: 1336).

Тем не менее она подверглась критике за несоответствие ряду ситуаций в природе (Moore 1977: 267; Moore and Buchanan 1985: 146; Woodruff 1989: 292; Howard et al. 2003: 303; Gompert et al.

⁴⁸Следует иметь ввиду, что в данной работе речь идёт об интерградации двух ледниковых рас сига Артеди (*Coregonus artedi*), оцениваемой по микросателлитным локусам, а не о межвидовой гибридизации.

⁴⁹Любопытный пример действенности этой модели был получен при изучении гибридной зоны между древесными славками рода *Dendroica*, предполагаемый возраст которой равен 7500 лет до нашей эры (Barrowclough 1980: 663). Ширина зоны, предсказанная, исходя из простой диффузии адаптивно нейтральных аллелей, почти точно совпала с реальной. Это, в частности, указывает на то, что интрогрессия генов может быть очень медленным процессом (Moore and Buchanan 1985: 147). Но см. сноску 46!

2010: 3186). Известен случай клинальной (сигмоидной) гибридной зоны, но без отбора против гибридов (Крюков и Блинов 1989: 133; Блинов и др. 1993: 103). Сам отбор против гибридов может быть двояким: *эндогенным*, что связано с понижением жизнеспособности гетерозигот из-за смешения коадаптированных геномов родителей, и *экзогенным*, что обусловлено адаптацией родительских видов к разным экологическим условиям и, соответственно, меньшей адаптивностью гибридов (Крюков 2000: 35). Кроме того, не всегда гибриды демонстрируют пониженную жизнеспособность и уменьшенную фертильность (Bull 1979: 388; Moore and Koenig 1986: 49;⁵⁰ Nürnberger et al. 1996: 1234).

3. *Модель превосходства гибридов* (Moore 1977: 264). Родительские виды адаптированы к разным условиям, но гибриды имеют преимущество перед ними в некоторых биотопах. Эта гипотеза была разработана ботаниками, но зоологи ранее её игнорировали. С учётом того, что большая приспособленность гибридов приурочена к географически ограниченному участку гибридной зоны, данная концепция получила уточнённое название «*пограничного превосходства гибридов*» (bounded hybrid superiority – Moore and Buchanan 1985: 136; Moore and Koenig 1986: 42; Крюков 2000: 36). Хотя Уильям Мур применил её для объяснения узких клинальных зон, сама модель пригодна для стабильных гибридных зон любой формы и размера (Moore 1977: 275). Она была также отнесена к классу клинальных моделей, независимых от расселения, *dispersal-independent clines* (Barton and Hewitt 1985: 116).

В отличие от двух предыдущих, эта модель в первую очередь учитывает влияние экологических факторов, которые определяют приспособленность гибридов. Соответственно, ширина гибридной зоны обусловлена географическим распространением тех условий, к которым гибриды более адаптированы, чем родительские виды. Поэтому не удивительно, что модель превосходства гибридов в первую очередь применяют к гибридным зонам на стыке разных ландшафтов (эктоны). Она также может работать в случае ме-

стообитаний, маргинальных для обоих родителей и т.д. (Moore 1977: 273). Несмотря на её поддержку (например, Littlejohn and Watson 1977: 850; Green 1983: 39; Grant and Grant 1992: 196; Крюков 2000: 21 и 36; Perry et al. 2001b: 1160), всё же считают (Barton and Hewitt 1989: 498), что данная модель не может объяснить длинные узкие полосы примерно равной ширины, что типично для большинства гибридных зон. По-видимому, она не применима к случаям отсутствия какого-либо экологического или климатического перехода в гибридной зоне (Rohwer and Wood 1998: 303).

4. *Отбор, благоприятствующий разным аллелям в разных условиях среды*. Истоки этой модели ведут своё начало с 1930-х годов, а сама модель использовалась для построения теории клины (Haldane 1948: 277), и в ней можно найти элементы всех трёх предыдущих концепций. Отбор может действовать на аллели независимо на каждой стороне гибридной зоны, поддерживая родительские типы, что может влиять на распределение аллелей (и гибридов) в гибридной зоне. Вариантом модели может служить гипотеза экологического градиента. Она также может быть полезна для объяснения возникновения гибридной зоны мозаичного типа.

Несмотря на разные, конфликтующие друг с другом модели, трудно ожидать, что всё многообразие гибридных зон можно объяснить с помощью какой-либо одной из предложенных концепций (см. например, Gompert et al. 2010: 3186). Как было справедливо замечено (Futuyma and Shapiro 1995: 225), реальные и теоретические гибридные зоны нередко существенно различаются. Например, имеется целый ряд клинальных гибридных зон, ширина которых больше, чем это можно ожидать, исходя из модели нейтральной диффузии или зоны напряжения (Hewitt 1990: 1711). Во-первых, все модели являются сверхупрощениями (Harrison and Rand 1989: 114). Во-вторых, наличие разного типа гибридных зон и разнообразия пространственной и генетической структуры на разных участках у одной и той же пары видов (например, у жерлянок, см. с. 108) может свидетельствовать в пользу разных причин

⁵⁰ Следует иметь в виду, что данные авторы изучали гибридную зону между подвидами североамериканского дятла *Colaptes auratus auratus* и *Colaptes auratus cafer*, различающимися по 5–6 признакам окраски оперения, которая у гибридов имеет промежуточный характер (Moore and Koenig 1986: 43). Поэтому в целом не удивительно, что «гибриды» не имеют пониженной жизнеспособности и фертильности.

(или их комбинаций) возникновения и существования зоны (Крюков 2000: 37).

Так, экологически обусловленные клины могут переходить в зоны напряжения или, по крайней мере, они не являются взаимно исключаемыми (Hewitt 1989: 89). Клинальные гибридные зоны часто расположены в районах экологического (климатического, ландшафтного и т.д.) градиента. Однако это вовсе не означает, что именно экологический градиент является причиной возникновения такой зоны, и возможны различные объяснения (Blackwell and Bull 1978: 23; Barton and Hewitt 1985: 131; Harrison and Rand 1989: 14). С другой стороны, мозаичные гибридные зоны в значительной мере обусловлены экологическими различиями гибридизирующих видов (см. с. 105). Они также опровергают доминировавшее ранее мнение, что все гибридные зоны имеют клинальный характер или находятся в условиях пространственного градиента среды (Harrison and Rand 1989: 14).

Отмечалось также, что математические модели зон напряжения (эндогенный отбор) и географического градиента приспособленности (экзогенный отбор) предсказывают сходные паттерны, а различные варианты отбора могут встречаться одновременно в одной и той же гибридной зоне (Barton and Gale 1993; цит. по: Gollmann 1996: 122; Kruuk et al. 1999a).

Пространственное постоянство и подвижность гибридной зоны

Помимо стабильности во времени, не менее интересна проблема пространственного постоянства или подвижности гибридных зон. Под последней мы будем иметь в виду географическое смещение всей зоны, её фронта в случае клинальной узкой зоны (Рис. 9), а не просто изменение её формы (сужение или расширение) без перемещения. Поскольку маловероятно, что гибридизирующие виды будут селективно одинаковы, уже само это факт делает гибридную зону пространственно нестабильной.

После образования клинальной гибридной зоны возможны три варианта её развития (Rising 1983: 150). Во-первых, гибридизирующие популяции могут находиться под отрицательным отбором, что должно привести к исчезновению зоны. Во-вторых, гибриды могут быть селективно

равны с особями родительских видов или превосходить их в гибридной зоне. В таком случае можно ожидать расширение, уплощение и возможное исчезновение ступенчатой клины. В-третьих, гибриды могут быть селективно равны или превосходить родительские виды в гибридной зоне, но подвергаться отрицательному отбору вне этой зоны. В такой ситуации клина должна быть стабильной по ширине и конфигурации, но может смещаться географически. Аналогичная картина может быть и при географической изменчивости без вторичного контакта и гибридизации, когда клина поддерживается отбором и стабильна во времени. Однако явная стабильность клины не может сама по себе служить доказательством действия отбора, по крайней мере, для птиц, чьё реальное расселение превышает имеющиеся оценки, и поэтому невозможно определить изменения в гибридной зоне при анализе немногих поколений. После начала гибридизации такие «нейтральные» зоны могут расширяться настолько медленно, что сам этот процесс становится очевидным лишь через многие, возможно, тысячи поколений (Rising 1983: 151).

Согласно гипотезе зоны напряжения и соответствующей математической модели, узкая клинальная зона должна сдвигаться в сторону менее адаптивных или менее плотных популяций, но останавливаться там, где приспособленности обоих видов одинаковы и где достигается равновесие (Barton 1979: 345; Barton and Hewitt 1981c: 111, 1985: 131, 1989: 500; Hewitt 1989: 89). Сдвиг гибридной зоны в сторону одного из родительских видов может вызываться асимметричной гибридизацией и другими причинами, как-то: асимметричная миграция (расселение) родительских видов, вытеснение рецессивного аллеля доминантным, конкуренция, гибридная приспособленность, климатическое изменение границ видов, изменение ландшафта человеком и т.д. (Rohwer and Wood 1998: 303; Buggs 2007: 301, Table 1; Gay et al. 2008: 2803). Например, подвижность двух гибридных зон, образованных древесными славками на северо-западе США, скорее всего, объясняется поведенческим доминированием одного вида этих птиц над другим (Rohwer and Wood 1998: 303). В свою очередь, при оценке стабильности зоны необходимо различать клины, вызванные вторичным контактом таксонов и гибридизацией, и клины, обусловленные клинальной изменчиво-

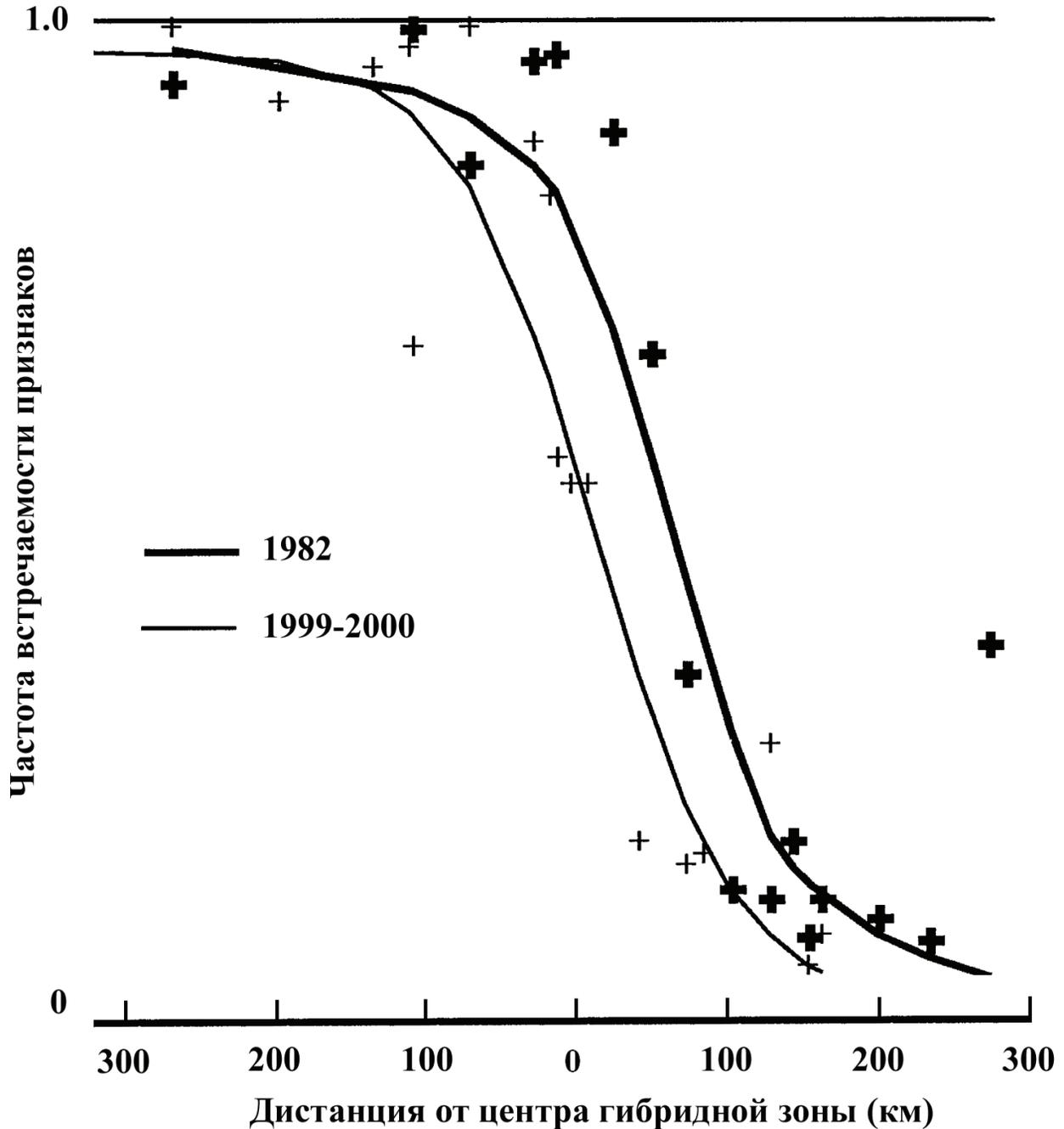


Рис. 9. Сдвиг клинального перехода (примерно на 47 км за 18–19 лет) между бабочками *Heliconius erato hydara* и *H. e. petiverana* в Панаме (по: Blum 2002: 1996, с изменениями).

Fig. 9. Shift of cline center (approximately 47 km in 18–19 years) between butterflies *Heliconius erato hydara* and *H. e. petiverana* in Panama (from Blum 2002: 1996, with modifications).

стью и отбором (Rising 1983: 149). Стабильность гибридной зоны может объясняться и моделью превосходства гибридов, поскольку более высокая приспособленность гибридов ограничена в пространстве.

Возможны два подхода к оценке стабильности или подвижности гибридной зоны. Это – сопоставление новых данных с опубликованными ранее и повторяющийся анализ (сбор данных) по трансекте через зону. Некоторые факты, действительно, говорят в пользу пространственного постоянства зон. Так, прямая проверка через 3 и 5 лет не показала заметного сдвига в положении клинальной зоны между двумя видами леопардовых лягушек (Kocher and Sage 1986: 28). Такая же стабильная картина наблюдалась при сопоставлении данных по австралийским лягушкам комплекса *Geocrinia laevis* через 7 лет (Littlejohn and Watson 1977: 850) и европейским жерлянкам в Прикарпатье через 20–80 лет (Szymura and Barton 1986: 1145, 1991: 258; Szymura 1993: 262 и 281). Гибридная зона между двумя видами птиц (*Manacus*) в Панаме за 100 лет сдвинулась лишь на несколько километров (Brumfield et al. 2001: 2082).

С другой стороны, получены сведения о подвижности гибридной зоны. Так, гибридная зона между жабами *Bufo americanus* и *Bufo hemiophrys* в Манитобе за десяток лет переместилась к западу примерно на 10 км (Green 1983: 36, 1996: 99). В Шотландии зарегистрировано смещение гибридной зоны между серой и чёрной воронами с 1928 по 1981 год, в том числе на 30 км за последние 15 лет. Зона смещалась также в Дании, но в других районах она стабильна (Крюков 2000: 21). Изменилась картина «сетчатой» гибридной зоны между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus marmoratus* в центральной Франции: за 25–35 лет первый вид продвинулся на юго-запад минимум на 30 км (Arntzen and Wallis 1991: 816).

В недавнем обзоре эмпирических исследований приведён 21 документированный случай сдвига гибридных зон у самых разных животных (бабочки, сверчки, муравьи, клещи, речные раки, рыбы, хвостатые и бесхвостые амфибии, ящерицы, птицы, млекопитающие) на расстояние от нескольких сотен метров до 300 км (Buggs 2007, Table 1). Кроме того, в 12 случаях смещение зоны предполагается на основе молекулярных данных по интрогрессии (например, Rohwer et al. 2001:

415). Предложен метод косвенной оценки смещения зоны путём сопоставления её центра (по генетическим маркерам) и пиком встречаемости промежуточных фенотипов (Gay et al. 2008: 2790 и 2800). Особый интерес представляет подвижность фронта гибридизации с последующим вытеснением эволюционно более слабого вида (Gill 1997: 519). Такие случаи нередки при вселении видов, и их анализ важен для охраны аборигенных видов (см. с. 127).

Таким образом, подвижность гибридных зон – это достаточно широко распространённое явление, которое, однако, не так просто зарегистрировать, поскольку требуется хорошая изученность объекта. Движущиеся гибридные зоны представляют собой превосходные примеры эволюции в действии, позволяющие изучать различные проблемы видообразования и важные для выработки стратегии охраны видов (Buggs 2007: 307).

Гибридные зоны и зоогеография

Гибридные зоны многих видов часто находятся в одних и тех районах. Так, на Великих равнинах Северной Америки расположены гибридные зоны 11 пар различных видов птиц (Rising 1983: 131 и 153), а в центральном Техасе и в центральной Калифорнии выявлены контактные зоны ряда амфибий и птиц (Sage and Selander 1980: 1080; Good 1989: 742). На западе Канады совпадают широкие гибридные зоны у клопов-водомеров рода *Limnopus* и бабочек рода *Papilio* (Sperling and Spence 1991: 1380). Это же происходит в Закарпатье у жерлянок *Bombina* и тритонов *Triturus* (Халтурин и др. 2001; Литвинчук и Боркин 2009: 158). Большим числом гибридных зон среди морских животных характеризуется район Бельта, соединяющего более солёное Северное море с менее солёным Балтийским. В целом 38% случаев гибридизации приходится на границы между морскими биогеографическими зонами (Gardner 1997: 34, 43–46).

В 1968 г. американский энтомолог Чарлз Ремингтон обратил внимание на то, что многие гибридные зоны расположены не случайно, а совпадают с областями, где стыкуются различные биоты. Он назвал такие места «шовными зонами» (*suture zones*) гибридного взаимодействия между недавно соединёнными биотами (Remington 1968:

322).⁵¹ По его мнению (р. 329), эти зоны возникли в результате исчезновения барьеров для расселения в постледниковую эпоху (8000–11000 лет назад). Они не имеют ничего общего с «гибридизацией биотопов» Эдгара Андерсона (см. сноску 39), но ранее отмечались Э. Майром (1968: 298–299). На территории Неарктики Ч. Ремингтон идентифицировал шесть крупных (шириной до 100 миль) и семь более мелких или мало изученных зон. Он также предположил наличие других зон в Арктике, центральной Мексике, Южной Америке, Австралии, Палеарктике и признал, что часть гибридных зон находится вне выделенных им шовных зон. Для зон Северной Америки, Мексики и Австралии им были приведены списки контактных пар видов насекомых, наземных позвоночных и растений.

Хотя первоначально концепция «шовных зон» встретила довольно прохладный приём (Short 1969b), позже её с энтузиазмом поддержал Годфри Хьюитт (Hewitt 1996: 257, 1999: 105, 2001: 540), полагавший, по крайней мере, для северного полушария, что такие районы совпадения многих гибридных зон возникли в результате встречного расселения из ледниковых рефугиумов. Идея «шовных зон» Ремингтона была воспринята и другими авторами (Avice 2000: 226; Redenbach and Taylor 2002: 1027; Phillips et al. 2004: 1544; Toews et al. 2011: 434).

Однако ГИС-анализ⁵² 117 наземных гибридных зон у насекомых (16), амфибий (17), рептилий (4), птиц (15) и млекопитающих (19), а также растений (46) в США и Канаде показал, что лишь 46.2% этих зон хотя бы частично совпали с шовными зонами Ч. Ремингтона (Swenson and Howard 2004: 2394). Тем не менее географическое распределение 117 гибридных зон не было случайным, и кластерный анализ выявил 23 района, причём расположение многих из них соответствовало идеям Г. Хьюитта (р. 2396). Более широкий анализ с привлечением множества картографических данных по контактным зонам и филогеографии птиц, млекопитающих и деревьев показал, что барьеры (горы, в меньшей степени крупные реки)

и ледниковые рефугиумы, как и в Европе, во многом определяют совпадение (кластеризацию) зон в Северной Америке (Swenson and Howard 2005: 590). Полагают, что положение шовных зон определяется сложным взаимодействием исторических и современных экологических факторов, включая типы ландшафтов (физиография), климат и расстояние от ледникового рефугиума (Rissler and Smith 2010). В ряде случаев, например, в Калифорнии (Good 1989: 742) и Панаме (Brumfield et al. 2001: 2082), какой-либо экологический переход в шовной зоне обнаружен не был.

Гибридизация, генетическая дивергенция и надвидовые таксономические ранги

В природе гибридизация обнаружена среди видов разных категорий. С одной стороны, она известна у криптических видов (Hall and Selander 1973: 240; Blackwell and Bull 1978; Howard 1986; Good 1989; Dowling and Hoeh 1991; Боркин и др. 2004), а с другой, и у морфологически различающихся видов. Среди европейских тритонов рода *Triturus* гибридные зоны образуют как близкие виды одного комплекса (Боркин и Литвинчук 2009, глава 6), так и виды из близких комплексов (Arntzen and Wallis 1991; Arntzen et al. 2009). В Северной Америке гибридизируют бурундуки *Tamias ruficaudus* и *Tamias amoenus*, принадлежащие к разным видовым группам (Good et al. 2003: 1901).

В среднем генетическое расстояние (D_{Nei}) между формами, образующими гибридную зону, равно 0.26 (Barton and Hewitt 1989: 497), что в целом соответствует уровню вида (см. Боркин и Литвинчук 2010: 239). Например, между видами тритонов комплекса *Triturus cristatus* в среднем $D=0.2$ (Литвинчук и Боркин 2009: 128). По-видимому, самые большие значения генетической дивергенции ($D=0.91$) между гибридизирующими в природе видами были получены для североамериканских жаб *Bufo boreas* и *Bufo punctatus* (Feder 1980: 1094), а также для тритонов *Triturus cristatus*

⁵¹Такой же термин (suture zone) геологи используют для обозначения районов столкновения континентальных плит. В качестве примера зоны можно привести Гималаи, образованные в результате встречи Индийской субконтинентальной плиты и Азиатской континентальной плиты.

⁵²Компьютерный подход с помощью так называемой географической информационной системы (GIS) позволяет количественно анализировать пространственные взаимоотношения между географически локализованными параметрами.

и *Triturus marmoratus*, $D=0.64-0.86$ по разным оценкам (Arntzen et al. 2009: 1192). В первом случае, вероятно, оба пола полностью стерильны, а во втором гибридные самцы F_1 стерильны, но самки с низкой фертильностью (Arntzen and Wallis 1991: 817). Для сравнения укажем, что уровень генетического сходства между домовыми мышами *Mus musculus* и *Mus domesticus* (Gyllenstein and Wilson 1987: 28) в два раза выше, чем между жабами ($I=0.836$ против $I=0.40$). Постзиготическая изоляция (нежизнеспособность и стерильность гибридов) может наступать при $D=0.25$ у бесхвостых и $D=0.4$ у хвостатых амфибий и менее 0.5 у дрозофил (Боркин и Литвинчук 2010: 247). Однако в целом использование показателей генетического расстояния (D) или сходства (I), по справедливому замечанию Е.Н. Панова (1989: 39), не позволяет предсказывать поведение видов в контактной зоне. Так, у птиц широкая гибридизация происходит при $D=0.001-0.072$, хотя последние значения характерны также и для жёстко изолированных симпатрических видов ($D=0.044-0.060$).

Согласно иммунологическим оценкам (см. Dubois 1988: 47), средний возраст дивергенции между гибридизирующими видами у плацентарных млекопитающих значительно меньше, чем у птиц и бесхвостых амфибий, что указывает на более высокую скорость эволюции первых. У рыб гибридизация (интрогрессия) может происходить даже между видами, дивергировавшими не менее 5 миллионов лет, как кета и горбуша (Smith 1992: 45). Оба вида европейских жерлянок ($D=0.37-0.59$), образующие гибриды везде, где они встречаются, возникли ещё до плейстоцена, примерно 2–7 миллионов лет назад (Szymura 1993: 265). В лабораторных условиях они успешно скрещиваются с дальневосточной *Bombina orientalis*, хотя дивергенция с последней датируется в 10–12 миллионов лет (Uteshev and Borokin 1985: 366).

Мысль о том, что результаты скрещивания могут указывать на степень родства и, соответственно, таксономический ранг скрещиваемых (искусственно или в природе) особей, прослеживается уже в XVIII веке. Так, Ж. Бюффон в статье «О мулах» 1776 г. писал: «<...>. Как можно было бы иначе узнать степень родства животных разных видов, если не по результатам их спаривания <...>?» (цит. по: Канаев 1966: 182). Нередко полагают, что вероятность гибридизации и плодовитость гибридов в целом пропорциональны

генетическому сходству, которое может быть выражено в таксономических рангах (Hubbs 1961: 12; Van Gelder 1977: 18; Dubois 1988: 53; Smith 1992: 41 и 45).

Ряд авторов предложил использовать способность видов к гибридизации как показатель реальности рода, который можно применять для выяснения его границ, в том числе в практических целях таксономии. Действительно, по своим параметрам род не может быть, по определению, меньше вида. Поэтому если виды – репродуктивно изолированные системы популяций, то роды должны включать виды, не способные скрещиваться с видами другого рода (Van Gelder 1977: 21). Иначе говоря, если два вида, относимые к разным родам, дают взрослых гибридов, плодовитых или нет, то такие роды надо объединять в один (Dubois 1988: 56). Соответственно, к разным под родам следует относить группы видов одного рода, которые различаются морфологически и экологически, но могут давать жизнеспособных взрослых гибридов (Dubois 1988: 105).

Однако среди костистых рыб, млекопитающих и особенно среди птиц известно большое число межродовых гибридов, образуемых в природе (Van Gelder 1977: 5–18; Dubois 1988: 68–71; Smith 1992, Table 1; Gill 1998: 281). Среди амфибий и рептилий их число незначительно, например, известны случаи гибридизации в природе между несколькими родами морских черепах (James et al. 2004: 580). Межродовая гибридизация встречается и среди морских животных (11 из 102 случаев), включая по 1 у морских ежей и звёзд и 9 случаев у рыб (Gardner 1997: 41, Table 1). Известный американский ихтиолог Карл Хаббс (Hubbs 1955: 7, 1961: 12) пришёл к выводу, что в природе гибриды могут появляться даже у рыб из разных родов, но эти роды близко родственны и могут быть отнесены к одной трибе. Поэтому особый интерес представляют редкие гибриды между зелёной черепахой (*Chelonia mydas*) и логгерхедом (*Caretta caretta*), поскольку эти виды относятся к разным трибам, которые дивергировали более 50 миллионов лет назад (James et al. 2004: 581). В связи с этим можно напомнить вывод А.С. Серебровского (1935: 72) о том, что пределы гибридизации (получения жизнеспособных гибридов) у животных лежат в рамках семейства.

Отмечая существование межродовых гибридов и возможность сохранения геномной совмести-

сти даже у внешне разных птиц, американский орнитолог Фрэнк Гилл (Gill 1998: 281) даже заявил: «Идеология, что гибридизирующие виды должны быть близкородственными, мертва». Возможно, это и соответствует действительности, но скорее всего в пределах семейства.

Гибридизация как важный фактор видообразования

Сейчас очевидно, что гибридизация видов – широко распространённое явление среди животных, которое вряд ли ограничивается только нашим временем. Так, на основе генетических и палеогеографических данных предполагается, что интрогрессия между мальмой (*Salvelinus malma*) и кунджей (*Salvelinus confluentus*) происходила ещё до последнего оледенения на северо-западе Америки (Redenbach and Taylor 2002: 1028). Сами авторы назвали это «исторической интрогрессией» (historical introgression, p. 1029), поскольку она не осуществляется сейчас. Полная фиксация митохондриальной ДНК арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) была обнаружена в популяции озёрной палии (*Salvelinus namaycush*) в провинции Квебек, Канада. Поскольку первый вид здесь не водится, то предполагают, что интрогрессия имела место в ледниковый период (Wilson and Bernatchez 1998: 130). Любопытно, что в других озёрах оба вида гибридизируют в зоне контакта с интрогрессией в обе стороны. Сценарии, базирующиеся на признании «бывшей» гибридизации и интрогрессии генов, можно найти и в других работах (Di Candia and Routman 2007: 572; Dowling and Hoeh 1991: 953; Ferris et al. 1983: 2294; Gyllenstein and Wilson 1987: 28; Gerber et al. 2001: 2032).

Ископаемые наземные моллюски рода *Cerion* на острове Большой Инагуа (Багамы), судя по морфометрии раковины, гибридного происхождения обитали от 3000 до 16600 лет тому назад (Goodfriend and Gould 1996: 1896). С конца плейстоцена происходит гибридизация между наземными моллюсками рода *Mandarina*, эндемика тихоокеанских островов Бонин (Chiba 1994: 1552). Возможные ископаемые гибриды между карповыми рыбами *Mylocheilus robustus*

и *Acrocheilus latus*, идентифицированные по наличию уникальных синапоморфий обоих видов, были обнаружены в позднемиоценовых и плиоценовых отложениях США. Иначе говоря, гибриды существовали в течение не менее 2 миллионов лет (Smith 1992: 46). Предполагаемые на основе промежуточной морфометрии гибриды между двумя парами видов ископаемых сердцевидных морских ежей рода *Micraster* описаны из верхнего мела Англии. Многовариантный статистический анализ трёх особей вымерших морских лилий выявил их промежуточный характер между хорошо очерченными *Eretmocrinus magnificus* и *Eretmocrinus praeagravis*, жившими 325–345 миллионов лет назад. Наконец, гибридизация привлекается для объяснения морфологически промежуточных трилобитов группы *Viola* из ордовика США (см. Gardner 1997: 47–48). Согласно некоторым фантазиям (Williamson 2006: 599), благодаря гибридизации в докембрии (!) возникли многоклеточные животные и многие типы беспозвоночных, что якобы обеспечило кембрийский «взрыв» в эволюции.

Хотя в книгах Э. Майра (1947, 1968, 1971, 1974) межвидовой гибридизации уделялось немало внимания, тем не менее из биологической концепции вида вытекало, что гибридизация как явление – это всего лишь нарушение механизмов репродуктивной изоляции⁵³ и поэтому она не может рассматриваться как некий фактор видообразования. Однако тогда же экспериментально была обоснована противоположная позиция (Lewontin and Birch 1966: 335), согласно которой гибридизация (интрогрессия генов) может быть источником генетической изменчивости для адаптации в новых условиях среды и вести к быстрой адаптивной эволюции. Она может приводить к быстрым генетическим изменениям, включая хромосомные перестройки, изменения в экспрессии генов и размере генома (Baack and Rieseberg 2007: 515). Более того, даже исключительно низкая жизнеспособность или плодовитость первых поколений гибридов не всегда предотвращает экстенсивный поток генов и возникновение новых эволюционных линий, так как редкие гибридные генотипы с более высокой приспособленностью к некоторым условиям сре-

⁵³Такое скорее негативное понимание отражено даже в названии главы 6, посвящённой гибридизации (Майр 1968: 101, 1974: 83): «Нарушение изолирующих механизмов (гибридизация)».

ды могут рассматриваться как редкие мутации, обеспечивающие селективное преимущество своим носителям (Arnold et al. 1999: 372).

Во многих работах было подтверждено, что гибридизация, действительно, приводит к повышению фенотипической и генетической изменчивости (Крюков и др. 1992: 139; Smith 1992: 44; Уфыркина и др. 1995: 886; Gardner 1997: 38; Roques et al. 2001: 160). Она способствует появлению новых фенотипов, отсутствующих у родителей (Turner 1971: 481; Wilkens 1971: 542; Tobler and Carson 2010: 1483). Общая гетерозиготность выше в гибридной зоне, а гибридные особи гетерозиготны по локусам, по которым различаются родительские виды. Более того, во многих работах с применением электрофореза белков (Sage and Selander 1980: 1080; Woodruff 1981: 186; Barton et al. 1983; Barton and Hewitt 1985: 135; Kocher and Sage 1986: 28; Крюков и др. 1992: 138; Collins et al. 1993: 87; Chiba 1994: 1549; Arntzen 2001: 983) в гибридной зоне было выявлено повышение частоты редких аллелей и даже обнаружены новые, отсутствующие у родительских видов формы ферментов, получившие название «гибризмы» (Woodruff 1989: 282). Хотя возможны различные причины (изменение селективного значения аллелей в новой генетической обстановке, более высокое мутирование у гибридов, внутрицистронная рекомбинация, генетический дрейф), это явление пока не нашло ещё своего чёткого объяснения, а в ряде изученных случаев оно не было обнаружено (Sperling and Spence 1991: 1374 и 1380).

Гибридизация среди паразитических видов позволяет осваивать новые виды хозяев (Schwartz et al. 2009: 255), увеличивать или понижать вирулентность и даже переходить к другому способу размножения, например, от полового к бесполому (Detwiler and Criscione 2010: 111).

Интересный случай, названный «зональным расообразованием» (Searle 1991: 51; Hauffe and Searle 1994: 1388, zonal raiation), был обнаружен в комплексе домовых мышей на севере Италии, где новая хромосомная раса возникла в гибридной зоне.

Многие исследования показали, что в результате межвидовой гибридизации могут появляться новые подвиды и виды животных, как диплоидные, так и полипloidные (Bullini and Nascetti 1990; Dowling and Secor 1997). Различают два довольно различных варианта гибридного видообразования (Dowling and Secor 1997: 598; Baack and Rieseberg

2007: 515; Chapman and Burke 2007: 1774; Mallet 2007: 279). В тех случаях, когда уровень плоидности у гибридного таксона в результате гибридизации не изменился (иначе говоря, остался диплоидным, как у родителей), говорят о *гомоплоидии*. Такие виды представлены бисексуальными (менделевскими) популяциями, в которых сохраняется процесс рекомбинации. Поэтому данный вариант гибридного видообразования в ботанике также называют *рекомбинационным* (Грант 1984: 242).

Среди животных гомоплоидные гибридные виды, представленные бисексуальными (менделевскими) популяциями, довольно редки. Их список из более чем 20 предполагаемых видов и подвидов моллюсков, ракообразных, насекомых и позвоночных был опубликован 15 лет назад (Dowling and Secor 1997: 608). Сейчас они достоверно известны, например, среди насекомых (Sperling and Harrison 1994: 416; Mavárez et al. 2006: 868; Gompert et al. 2006: 1923, 2008: 5241; Mavárez and Linares 2008: 4182; Duenez-Guzman et al. 2009: 2613; Schwartz et al. 2009: 255; Salazar et al. 2010: 6; Кузнецова и др. 2011: 20). Среди рыб гибридное происхождение доказано для пресноводных карповых *Gila seminuda* и *Gila jordani*, которые ранее рассматривались как подвиды (DeMarais et al. 1992: 2750; Dowling and DeMarais 1993: 444; Gerber et al. 2001: 2033), а также для мексиканского меченосца *Xiphophorus clemenciae* (Meyer et al. 2006: 727). Молодая эволюционная линия бычка-подкаменщика (*Cottus* sp.) гибридного происхождения найдена в низовьях Рейна (Nolte et al. 2005: 2381, 2009: 2616). Итальянский воробей (*Passer italiae*) – давно известный вид гибридного происхождения среди птиц (Панов 1989: 227, 332 и 427–428; Brelford 2011: 3705). Другой пример гомоплоидного вида среди птиц – древесная славка *Dendroica auduboni* на западе США (Brelford et al. 2011: 2384). Японская домовая мышь (*Mus musculus molossinus*) и карибский фруктоядный листонос (*Artibeus jamaicensis schwartzi*) являются продуктом гибридизации других (под)видов, медвежий макак (*Macaca arctoides*) – двух видов, а недавно описанный бабуиноподобный *Rungwecebus kipunji* – даже двух родов (Shurtliff 2011: 9–10). Гибридное происхождение показано для диплоидного подвида *Daphnia galeata mendotae* в Северной Америке (Taylor et al. 2005: 535).

Полагают, что гомоплоидное гибридное видообразование осуществляется относительно быстро,

хотя полная стабилизация гибридного генома может занимать сотни поколений (Buerkle and Rieseberg 2010: 274). Сам этот модус выдвигает несколько важных проблем: это – образование стабилизированной гибридной популяции, способной к самостоятельному развитию, и её экологическое и репродуктивное обособление от родительских видов. Действительно, если родительские виды неполностью репродуктивно изолированы, то такая изоляция у зарождающегося гибридного вида должна быть ещё слабее.

Были предложены два основных механизма гомоплоидного видообразования. Согласно первому из них, в череде гибридных поколений возникает новая рекомбинационная форма, гомозиготная по разным независимым хромосомным перестройкам, по которым различались родительские виды. Это позволяет новому рекомбинационному виду (recombinational species) быть плодовитым при скрещиваниях внутри себя и стерильным при скрещиваниях с любым из родительских видов. Другой механизм приводит новую гибридную форму к стабилизации через сегрегацию внешними барьерами, под которыми подразумеваются экологический отбор и дифференциация ниш. Другими словами, гибридная форма, возникая в условиях симпатрии с родительскими видами, затем должна занимать экологическую нишу, неприемлемую для родителей. Компьютерное моделирование показало важность как генетических, так и экологических факторов при гомоплоидном гибридном видообразовании, включая пространственную изоляцию через эффект основателя (Buerkle et al. 2000: 449). Хотя это было разработано для растений, но случай колонизации гибридным видом экстремальных условий, где не обитают родительские виды, недавно был обнаружен для бабочек рода *Lycæides* (Gompert et al. 2006: 1923). Гибридный бычок-подкаменщик (*Cottus* sp.) также занял участки в низовьях Рейна, где не обитают родительские формы (Nolte et al. 2005: 2379).

Однако при географической изоляции гибридная популяция может стабилизироваться в гомоплоидный гибридный вид и без адаптации к новым или экстремальным условиям среды (Brelsford 2011: 3706). Тем не менее среди животных известны как алло- или парапатрические, так и симпатрические хотя бы с одним из родителей виды (Mavárez and Linares 2008: 4183).

Проблема репродуктивной изоляции значительно легче решается в случае ухода гибридной формы от менделевского наследования. В качестве примера можно привести карибский рифовый коралл *Acropora prolifera*, который фактически представляет собою гибрид первого поколения (F_1) между симпатрическими *Acropora cervicornis* и *Acropora palmata*. Несмотря на свою диплоидность, *Acropora prolifera* не является гомоплоидным, или рекомбинационным видом в строгом смысле этого термина, так как способен клонально размножаться через бесполоую фрагментацию, что позволяет ему существовать потенциально очень долгое время (Vollmer and Palumbi 2002: 2025; Willis et al. 2006: 502). Мягкий европейский коралл *Alcyonium hibernicum*, хотя и симпатричен только с одним из предполагаемых родительских видов, также имеет гибридное происхождение (Mcfadden and Hutchinson 2004: 1501) и, по-видимому, характеризуется мейотическим партеногенезом или облигатным самооплодотворением (selfing, «самоопыление»).

Виды, сочетающие гибридное происхождение, разные варианты клонального наследования и полиплоидию, гораздо многочисленнее гомоплоидных или рекомбинационных видов. Анализ разнообразных данных привёл к формулированию концепции сетчатой эволюции (Боркин и Даревский 1980; Васильев 1985; Даревский 1986, 1995; Гребельный 2008; Васильев и др. 2010). В результате первоначальной гибридизации диплоидных двуполых (менделевских) видов могут возникать диплоидные клональные, чаще всего однополые виды, которые путем возвратной гибридизации образуют виды с более высокой плоидностью. Переход от ди- к полиплоидии осуществляется через так называемый *триплоидный мост* (3n стадия), хотя теоретически возможны и другие варианты. На растениях было показано, что уровень генетической дивергенции между родительскими видами при гомоплоидном гибридном видообразовании в среднем ниже, чем при полиплоидном (Chapman and Burke 2007: 1778). Предполагается, что полиплоидия чаще должна возникать в условиях нестабильности среды в период размножения, что больше соответствует умеренным, нежели тропическим регионам (Mable 2004: 459).

Большинство полиплоидных видов среди многоклеточных животных – тетраплоиды (4n), но некоторые достигают 12n (например, среди

африканских шпорцевых лягушек рода *Xenopus*). В настоящее время природные полиплоидные комплексы известны у самых разных животных: среди различных групп червей, моллюсков, ракообразных, многоножек, тихоходок, паукообразных, насекомых и позвоночных, кроме птиц (см. Dowling and Secor 1997: 600; Гребельный 2008, таб. 2). В горах Азии от Памира до Западных Гималаев обнаружены даже первые *двуполые* гибридные виды позвоночных с *нечётной* ($3n$) полиплоидией (Stöck et al. 1999, 2011; Боркин и др. 2011; Litvinchuk et al. 2011; Литвинчук и др. 2012), сама возможность которых ранее отрицалась.

Таким образом, счёт известных гибридогенных видов среди животных в природе уже идёт на сотни, хотя изучение этого сложного процесса эволюции с помощью адекватных современных методов началось относительно недавно (Боркин и Даревский 1980: 502).

Однако, помимо положительных черт, гибридизация может приводить к изменению генофонда, вытеснению и вымиранию видов (см. ниже).

Гибридизация и проблема охраны видов

Эрнст Майр (1968: 114) полагал, что у животных гибридизация чаще всего происходит в изменённых человеком природных экосистемах, где были разрушены преграды между биотопами (см. также Anderson and Stebbins 1954: 380). Хотя сейчас уже хорошо известно, гибридизация видов – это естественный эволюционный процесс, часто происходящий в дикой природе, однако, несомненно, что вмешательство человека способствует его ускорению путём массового изменения мест обитания, а также искусственного расселения видов (Remington 1968: 380–381; Hewitt 1989, Table 4; Gardner 1997: 51; Allendorf et al. 2001: 616). Это может привести к потере экологической разнородности и к генетической гомогенизации, что должно привлечь внимание экспертов в области охраны природы (Seehausen et al. 2008).

Стивен О'Брайен и Э. Майр (O'Brien and Mayr 1991: 1187) указали на опасность неправильного толкования процессов гибридизации для охраны видов (см. также Allendorf et al. 2001: 614–615). Согласно законодательству США, гибриды между исчезающими видами, подвидами или популяциями не должны подлежать охране. Однако уже охраняемые виды и подвиды могут иметь гибридное происхождение или быть генетически модифицированы за счёт заимствования чужих генов. В качестве примеров были приведены так называемая флоридская пантера, подвид прибрежного воробья *Ammodromus maritimus nigrescens*, вымерший в 1987 г.,⁵⁴ асимметричная интрогрессия генов койота (*Canis latrans*) в геномы серого (*Canis lupus*) и рыжего (*Canis rufus*) волков. Указанные авторы поддержали изложенную выше «гибридную политику» (Hybrid Policy) только в отношении собственно гибридов между биологическими видами (в понимании Э. Майра). Однако, по их мнению, существование стабильных гибридных зон не дезинтегрирует генетическую целостность контактирующих видов, как и случайная интрогрессия.

Тем не менее иногда может возникать проблема потери строгой идентичности того или иного вида, как, например, в случае рыжего волка. Действительно, разрушение биотопа и падение численности *Canis rufus* позволяет койоту внедряться в его ареал. Их гибридизация привела к исчезновению почти всех популяций рыжего волка из-за генетического смешения.⁵⁵ В литературе обсуждается вопрос о возможном гибридном происхождении и таксономическом статусе рыжего волка в результате скрещивания серого волка и койота, причём даются различные оценки возраста вида (от сотен до тысяч лет), хотя есть и противники этой гибридной концепции (см. Rhymer and Simberloff 1996: 87; Allendorf et al. 2001: 619; Shurtliff 2011: 9). Полагают, что биологическая концепция вида (Майр 1968) не очень пригодна в отношении гибридизирующих

⁵⁴В 1980 г. пять особей были скрещены в неволе с морфологически близким и также флоридским подвидом *Ammodromus maritimus peninsulae*. Однако в 1981 г. было высказано официальное мнение, что гибриды между ними (как и между любыми другими подвидами) не могут представлять интереса в плане спасения вымирающих видов (The Endangered Species Act).

⁵⁵К 1980 г. рыжий волк рассматривался как полностью вымерший в природе. Вся нынешняя популяция рыжих волков произошла от 14 особей, содержащихся в неволе. Сейчас в мире насчитывается примерно 270 особей, 100 из которых было выпущено на волю в Северной Каролине. Видовой статус рыжего волка, как и его гибридность, оспаривается; большинство авторов полагает, что он произошёл от койотоподобного предка (см. Shurtliff 2011: 9).

видов в плане их охраны (Perry et al. 2001a: 1664, 2001b: 1163).

Карповые рыбы рода *Gila*, обитающие в бассейне реки Колорадо на северо-западе США и находящиеся в угрожаемом состоянии, также вызывают озабоченность. Необычное морфологическое и генетическое разнообразие, обусловленное гибридизацией, приводящей не только к интрогрессии генов, но даже к возникновению гибридных видов (см. выше), предполагает разработку мер по охране всего комплекса этих рыб, а не только отдельных его членов (видов и подвидов), с тем, чтобы ценная генетическая изменчивость не была утрачена навсегда (DeMarais et al. 1992: 2750).

Особую проблему представляют различного рода вселения и интродукции разных видов в чужие зоны обитания (Mooney and Cleland 2001: 548), что может вызвать гибридизацию с местными видами. Это показано в целом ряде работ по рыбам (Gyllenstein et al. 1985; Echelle and Connor 1989; Child et al. 1996; Allendorf et al. 2001; Hitt et al. 2003; Metcalf et al. 2008), речным ракам (Perry et al. 2001a, 2001b), хвостатым амфибиям (Arntzen 2001: 983; Ryan et al. 2009: 11169; Литвинчук и Боркин 2009: 177) и оленям (Goodman et al. 1999).

В ряде случаев гибридизация может приводить к вытеснению и вымиранию видов. Особую остроту это приобретает при контакте более многочисленного вида с редким, на что указал ещё В.А. Заславский (1967: 7). Интродукция североамериканской кряквы *Anas platyrhynchos* в Новую Зеландию привела к гибридизации с местной *Anas superciliosa* с образованием репродуктивно успешных гибридов и билатеральной интрогрессией, что, по-видимому, приведёт к потере идентичности аборигенной утки как отдельного вида (Rhymer et al. 1994: 976). Известно много аналогичных случаев, как с птицами, так и другими животными (Панов 1989: 37; Rhymer and Simberloff 1996; Gill 1997: 523, 1998: 282; Perry et al. 2001a: 1664, 2001b: 1163; Chan et al. 2006: 503).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне признательны А.О. Аверьянову, Ф.Н. Голенцеву и особенно А.П. Крюкову и С.Д. Степаньянц за внимательное прочтение рукописи и полезные замечания. Данное исследование частично поддержано грантами РФФИ № 12-04-01277 и № 13-04-90410, а также НШ-6560.2012.4.

ЛИТЕРАТУРА

- Аззелл Т.М. и Даревский И.С. 1974. Доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta*. *Журнал общей биологии*, **35**(4): 553–561.
- Блинов В.Н. и Крюков А.П. 1992. Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон. *Доклады Академии наук*, **325**(5): 1085–1087.
- Блинов В.Н., Блинова Т.К. и Крюков А.П. 1993. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: структура зоны и возможные факторы изоляции. С. 97–117 в кн.: О.Л. Россолимо (ред.). *Гибридизация и проблема вида у позвоночных*. [Москва]: издательство Московского университета.
- Боркин Л.Я. 1999. Проблема вида и видообразования у амфибий. С. 13–15 в кн.: *Методологические проблемы развития зоологии*. Международная конференция, посвященная 275-летию Российской академии наук 26–29 октября 1999 г. Тезисы докладов. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН.
- Боркин Л.Я. 2009. Карл Линней (1707–1778) как зоолог. С. 9–78 в кн.: А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (ред.). *Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций*. Санкт-Петербург. (Труды Зоологического института Российской академии наук, Приложение № 1).
- Боркин Л.Я. и Даревский И.С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. *Журнал общей биологии*, **41**(4): 485–506.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2010. Вид и видообразование: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния). С. 236–250 в кн.: Э.И. Колчинский (ред.). *Чарльз Дарвин и современная биология*. Труды Международной научной конференции 21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2012. Амфибии Палеарктики: таксономический и эйдологический анализ. С. 42–45 в кн.: Р.В. Новицкий (ред). Вопросы герпетологии. Материалы V съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. 25–28 сентября 2012 г. Минск, Беларусь. Минск: Право и экономика.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. и Розанов Ю.М. 2011. Полиплоидное видообразование у амфибий горноаридной зоны Палеарктической Азии: эволюционные, генетические и географические особенности. С. 6–8 в кн.: *Отчётная научная сессия по итогам работ 2010 г. Тезисы докладов. 12–14 апреля 2011 г.* Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. и Скоринов Д.В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий). *Зоологический журнал*, **83**(8): 936–960.

- Васильев В.П.** 1985. *Эволюционная кариология рыб*. Москва: Наука, 300 с.
- Васильев В.П., Лебедева Е.Б. и Васильева Е.Д.** 2010. Сетчатое видообразование и полиплоидная эволюция у рыб. С. 148–177 в кн.: Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе и М.И. Шатуновский (ред.). *Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского)*. Москва: товарищество научных изданий КМК.
- Воронцов Н.Н.** 1999. *Развитие эволюционных идей в биологии*. Москва: Прогресс, Традиция, АБФ, 640 с.
- Гайсинович А.[Е.]** 1935. Грегор Мендель и его предшественники. С. 9–155 в кн.: Огюстен Сажрэ, Шарль Нодэн, Грегор Мендель. *Избранные работы о растительных гибридах*. Москва–Ленинград: Государственное издательство биологической и медицинской литературы (Классики биологии и медицины).
- Гайсинович А.Е.** 1988. *Зарождение и развитие генетики*. Москва: Наука, 423 с.
- Грабовский В.И.** 1995. Зоны вторичного контакта: эффекты отбора против гибридов, ассортативности спариваний и конкуренции. *Журнал общей биологии*, 56(3): 291–309.
- Грант В.** 1984. *Видообразование у растений*. Москва: Мир, 528 с.
- Гребельный С.Д.** 2008. *Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры*. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 287 с.
- Дарвин Ч.** 1991. *Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь*. Перевод с шестого издания (Лондон 1872). Санкт-Петербург: Наука, 539 с. (Классики науки).
- Даревский И.С.** 1967. *Скальные ящерицы Кавказа (систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*)*. Ленинград: Наука, 214 с.
- Даревский И.С.** 1974. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся. С. 335–348 в кн.: К.А. Бродский (ред.). *Теоретические вопросы систематики и филогении животных*. Ленинград: Наука (Труды Зоологического института Академии наук СССР, 53).
- Даревский И.С.** 1986. Видообразование путем гибридизации у животных. С. 34–75 в кн.: Л.Ю. Зыкова и Е.Н. Панов (ред.). *Методы исследования в экологии и этологии*. Пушкино: Научный центр биологических исследований АН СССР в Пушкино.
- Даревский И.С.** 1995. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся. *Журнал общей биологии*, 56(3): 310–316.
- Дементьев Г.П.** 1940. *Руководство по зоологии. Том шестой. Позвоночные. Птицы*. Москва – Ленинград: издательство Академии наук СССР, 856 с.
- Животовский Л.А.** 1984. *Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков*. Москва: Наука, 183 с.
- Завадский К.М.** 1968. *Вид и видообразование*. Ленинград: Наука, 404 с.
- Завадский К.М.** 1973. *Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы)*. Ленинград: Наука, 423 с.
- Заславский В.А.** 1967. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций). *Журнал общей биологии* 28(1): 3–11.
- Камелин Р.В.** 2004. *Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений*. Барнаул: Азбука, 227 с.
- Камелин Р.В.** 2009. Особенности видообразования у цветковых растений. С. 141–149 в кн.: А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (ред.). *Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций*. Санкт-Петербург. (Труды Зоологического института Российской академии наук, Приложение № 1).
- Канаев И.И.** 1966. *Жорж Луи Леклер де Бюффон. 1707–1788*. Москва–Ленинград: Наука, 266 с.
- Карпеченко Г.Д.** 1971. *Избранные труды*. Москва: Наука, 304 с.
- Комаров В.Л.** 1940. *Учение о виде у растений (страшица из истории биологии)*. Москва – Ленинград: издательство Академии наук СССР, 212 с.
- Крюков А.П.** 1990 [«1989»].⁵⁶ Гибридные зоны животных: классификация и методы изучения. С. 25–31 в кн.: А.П. Крюков, Г.Н. Челомина и М.В. Павленко (ред.). *Современные подходы к изучению изменчивости*. Владивосток: Дальневосточное отделение АН СССР.
- Крюков А.П.** 2000. *Гибридные зоны животных: эволюционные и генетические аспекты*. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Владивосток, 49 с.
- Крюков А.П. и Блинов В.Н.** 1989. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: есть ли отбор против гибридов? *Журнал общей биологии*, 50(1): 128–135.
- Крюков А.П., Уфьркина О.В. и Челомина Г.Н.** 1992. Анализ геномов ворон (*Corvidae*, *Passerimorphes*) из зоны перекрывающихся ареалов и гибридизации. *Генетика* 28(6): 136–140.
- Кузнецова В.Г., Лухтанов В.А., Шаповал Н.А. и Анохин Б.А.** 2011. Молекулярно-цитогенетические исследования беспозвоночных животных с

⁵⁶Сборник был подписан к печати лишь «11.10.90».

- использованием методов флуоресцентной (FISH) и геномной (GISH) гибридизации ДНК *in situ*. С. 19–20 в кн.: *Отчётная научная сессия по итогам работ 2010 г. Тезисы докладов. 12–14 апреля 2011 г.* Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН.
- Литвинчук С.Н. и Боркин Л.Я. 2009.** *Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus complex*) на территории России и сопредельных стран.* Санкт-Петербург: Европейский Дом, 590 с. + 24 с. цветной вклейки.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А., Дедух Д.В., Красикова А.В. и Розанов Ю.М. 2012.** Необычное триплоидное видоразнообразие у зеленых жаб комплекса *Vivo viridis* высокогорной Азии. *Вопросы герпетологии.* Минск: 160–165.
- Лотси «И.» [Я.] П. 1914.** Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности эволюции при постоянстве видов. С. 112–123 в кн.: *Новые идеи в биологии.* Сборник 4. С Наследственность I. СПб.: Образование.
- Лэк Д. 1949.** *Дарвиновы вьюрки.* Москва: Издательство иностранной литературы, 200 с.
- Майр Э. 1947.** *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога.* Москва: Государственное издательство иностранной литературы, 504 с.
- Майр Э. 1968.** *Зоологический вид и эволюция.* Москва: Мир, 597 с.
- Майр Э. 1971.** *Принципы зоологической систематики.* Москва: Мир, 454 с.
- Майр Э. 1974.** *Популяции, виды и эволюция.* Москва: Мир, 460 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры.* Издание четвертое. **2004.** Второе, исправленное издание русского перевода. Москва: товарищество научных изданий КМК 223 с.
- Межжерин С.В., Титар В.М., Гарбар А.В., Гарбар Д.А., Коршунова Е.Д. и Жалай Е.И. 2010.** Механизмы стабилизации гибридных зон у пресноводных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata): тестирование гипотез путем моделирования экологической ниши. *Доповіді Національної Академії наук України, математика, природознавство, технічні науки* 12: 144–149.
- Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В. и Куртяк Ф.Ф. 2003.** О гибридизации гребенчатого (*Triturus cristatus*) и дунайского (*Triturus dobrogicus*) тритонов в Закарпатье. *Вестник зоологии,* Киев, 37(2): 88–91.
- Нодэн Ш. 1935.** Новые исследования над гибриднойностью у растений. С. 9–155 в кн.: Огюстен Сажрэ, Шарль Нодэн, Грегор Мендель. *Избранные работы о растительных гибридах.* Москва–Ленинград: Государственное издательство биологической и медицинской литературы (Классики биологии и медицины).
- Паллас П.С. 2011.** Мемуар об изменчивости животных (Mémoire sur la Variation des Animaux). *Историко-биологические исследования.* Санкт-Петербург, 3(3): 72–87.
- Панов Е.Н. 1986.** Перспективы изучения гибридных популяций у птиц. С. 224–242 в кн.: Л.Ю. Зыкова и Е.Н. Панов (ред.). *Методы исследования в экологии и этологии.* Пушино: Научный центр биологических исследований АН СССР в Пушино.
- Панов Е.Н. 1989.** *Гибридизация и этологическая изоляция у птиц.* Москва: Наука, 510 с.
- Панов Е.Н. 1993.** Граница вида и гибридизация у птиц. С. 53–96 в кн.: О.Л. Россолимо (ред.). *Гибридизация и проблема вида у позвоночных.* [Москва]: издательство Московского университета.
- Панов Е.Н. 2001.** Межвидовая гибридизация у птиц: эволюция в действии. *Природа,* 6: 51–59.
- Розанова М.А. 1946.** *Экспериментальные основы систематики растений.* Москва – Ленинград: издательство Академии наук СССР, 255 с.
- Россолимо О.Л. (ред.) 1993.** *Гибридизация и проблема вида у позвоночных.* [Москва]: издательство Московского университета, 221 с.
- Рубайлова Н.Г. 1965.** *Отдаленная гибридизация домашних животных. Исторический очерк.* Москва: Наука, 267 с.
- Рубцов А.С. 2010.** Эволюционная роль гибридизации у птиц на примере обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белшапочной (*E. leucosephalos*) овсянок. С. 260–271 в кн.: Э.И. Колчинский (ред.). *Чарльз Дарвин и современная биология.* Труды Международной научной конференции 21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Рубцова З.М. 1983.** Глава 6. Эволюционное значение гибридизации. С. 116–129 в кн.: С.Р. Микулинский и Ю.И. Полянский (ред.). *Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы).* Ленинград: Наука.
- Серебровский А.С. 1935.** *Гибридизация животных.* Москва – Ленинград: Государственное издательство биологической и медицинской литературы, 290 с.
- Синская Е.Н. 1948.** *Динамика вида.* Москва – Ленинград: Огиз-Сельхозгиз, 526 с.
- Степанян Л.С. 1978.** Репродуктивная изоляция популяций и критерий вида у птиц. *Зоологический журнал,* 57(10): 1461–1471.
- Уфьркина О.В., Васильев В.А., Крюков А.П. и Рысков А.П. 1995.** Геномная дактилоскопия ворон: изучение генетической структуры популяций гибридной зоны. *Генетика,* 31(7): 883–888.
- Халтурин М.Д., Розанов Ю.М., Литвинчук С.Н. и Боркин Л.Я. 2001.** Гибридизация между жерлянками *Vombina vombina* и *V. variegata* в Закарпатье. С. 312–313 в кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского 4–7 декабря 2000 г. Пушино-на-Оке.* Пушино–Москва.

- Alexandrino J., Baird S.J.E., Lawson L., Macey J.R., Moritz C. and Wake D. 2005. Strong selection against hybrids at a hybrid zone in the *Ensatina* ring species complex and its evolutionary implications. *Evolution*, **59**(6): 1334–1347.
- Aliabadian M. and Nijman V. 2007. Avian hybrids: incidence and geographic distribution of hybridisation in birds. *Contribution to Zoology*, **76**(1): 59–61.
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P. and Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(11): 613–622.
- Alves P.C., Melo-Ferreira J., Freitas H. and Boursot P. 2008. The ubiquitous mountain hare mitochondria: multiple introgressive hybridization in hares, genus *Lepus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, **363**: 2831–2839.
- Anderson E. 1936. The species problem in *Iris*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **23**: 457–509.
- Anderson E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution*, **2**(1): 1–9.
- Anderson E. 1953. Introgressive hybridization. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **28**(3): 280–307.
- Anderson E. and Hubricht L. 1938. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *American Journal of Botany* **25**(6): 396–402.
- Anderson E. and Stebbins G.L. 1954. Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution*, **8**(4): 378–388.
- Arnold M.L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**: 237–261.
- Arnold M.L. 2006. *Evolution Through Genetic Exchange*. OxfordP: Oxford University Press, XIV+252 p.
- Arnold M.L., Bulger M.R., Burke J.M., Hempel A.L. and Williams J.H. 1999. Natural hybridization: how low can you go and still be important? *Ecology*, **80**(2): 371–381.
- Arntzen J.W. 1995. European newts: a model system for evolutionary studies. P. 26–32 in: Llorente G.A., Montori A., Santos X. and Carretero M.A. (eds.). *Scientia Herpetologica*. Barcelona: Asociación Herpetológica Española.
- Arntzen J.W. 1996. Parameters of ecology and scale integrate the gradient and mosaic models of hybrid zone structure in *Bombina* toads and *Triturus* newts. *Israel Journal of Zoology*, **42**(2): 111–119.
- Arntzen J.W. 2001. Genetic variation in the Italian crested newt, *Triturus cristatus*, and the origin of a non-native population north of the Alps. *Biodiversity and Conservation*, **10**(6): 971–987.
- Arntzen J.W., Jehle R., Bardakci F., Burke T. and Wallis G.P. 2009. Asymmetric viability of reciprocal-cross hybrids between crested and marbled newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*). *Evolution*, **63**(5): 1191–1202.
- Arntzen J.W. and Wallis G.P. 1991. Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* in western France. *Evolution*, **45**(4): 805–826.
- Avise J.C. 2000. *Phylogeography. The History and Formation of Species*. Cambridge (Massachusetts) and London: Harvard University Press, VIII+447 p.
- Baack E.J. and Rieseberg L.H. 2007. A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Current Opinion in Genetics and Development*, **17**: 513–518.
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J., Cogălniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov N.A., Garcia-Paris M. and Arntzen J.W. 2005. Phylogeography of two European newt species – discordance between mtDNA and morphology. *Molecular Ecology*, **14**(8): 2475–2491.
- Barrowclough G.F. 1980. Genetic and phenotypic differentiation in a Wood Warbler (genus *Dendroica*) hybrid zone. *The Auk*, **97**(4): 655–668.
- Barrowclough G.F., Groth J.G., Mertz L.A. and Gutiérrez R.J. 2005. Genetic structure, introgression, and a narrow hybrid zone between northern and California spotted owls (*Strix occidentalis*). *Molecular Ecology*, **14**: 1109–1120.
- Barton N.H. 1979a. Gene flow past a cline. *Heredity*, **43**(3): 333–339.
- Barton N.H. 1979b. The dynamics of hybrid zone. *Heredity*, **43**(3): 341–359.
- Barton N.H. 2001. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology*, **10**: 551–568.
- Barton N.H. and Gale K.S. 1993. Genetic analysis of hybrid zones. P. 13–45 in: R.G. Harrison (ed.). *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Barton N.H., Halliday R.B. and Hewitt G.M. 1983. Rare electrophoretic variants in a hybrid zone. *Heredity*, **50**(2): 139–146.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1981a. A chromosome cline in the grasshopper *Podisma pedestris*. *Evolution*, **35**(5): 1008–1018.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1981b. The genetic basis of hybrid inviability in the grasshopper *Podisma pedestris*. *Heredity*, **47**(3): 367–383.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1981c. Hybrid zones and speciation. P. 109–145 in: W.R. Atchley and D.S. Woodruff (eds.). *Evolution and Speciation*. Essays in honor of M.J.D. White. Cambridge – London – New York – New Rochelle – Melbourne – Sydney: Cambridge University Press.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**: 113–148.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*, **341** (6242): 497–503.
- Bierne N., Borsa P., Daguin C., Jollivet D., Viard F., Bonhomme F. and David P. 2003. Introgression patterns in

- the mosaic hybrid zone between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Molecular Ecology*, **12**: 447–461.
- Bigelow R.S. 1965.** Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution*, **19**(4): 449–458.
- Blackwell J.M. and Bull C.M. 1978.** A narrow hybrid zone between two Western Australian frog species *Ranidella insignifera* and *R. pseudinsignifera*: the extent of introgression. *Heredity*, **40**(1): 13–25.
- Blum M.J. 2002.** Rapid movement of a *Heliconius* hybrid zone: evidence for phase III of Wright's shifting balance theory? *Evolution*, **56**(10): 1992–1998.
- Boecklen W.J. and Howard D.J. 1997.** Genetic analysis of hybrid zones: numbers of markers and power of resolution. *Ecology*, **78**(8): 2611–2616.
- Brelsford A. 2011.** Hybrid speciation in birds: allopatry more important than ecology? *Molecular Ecology*, **20**: 3707–3707.
- Brelsford A., Milá B. and Irwin D.E. 2011.** Hybrid origin of Audubon's warbler. *Molecular Ecology*, **20**(11): 2380–2389.
- Bridle J.R., Baird S.J.E. and Butlin R.K. 2001.** Spatial structure and habitat variation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, **55**(9): 1717–1733.
- Brumfield R.T., Jernigan R.W., McDonald D.B. and Braun M.J. 2001.** Evolutionary implications of divergent clines in an avian (*Manacus*: Aves) hybrid zone. *Evolution*, **55**(10): 2070–2087.
- Buerkle C.A., Morris R.J., Asmussen M.A. and Rieseberg L.H. 2000.** The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity*, **84**: 441–451.
- Buerkle C.A. and Rieseberg L.H. 2008.** The rate of genome stabilization in homoploid hybrid species. *Evolution*, **62**(2): 266–275.
- Buggs R.J.A. 2007.** Empirical study of hybrid zone movement. *Heredity*, **99**: 301–312.
- Bull C.M. 1979.** A narrow hybrid zone between two Western Australian frog species *Ranidella insignifera* and *R. pseudinsignifera*: the fitness of hybrids. *Heredity*, **42**(3): 381–389.
- Bullini L. and Nascetti G. 1990.** Speciation by hybridization in phasid and other insects. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1747–1760.
- Cabria M.T., Michaux J.R., Gómez-Moliner B.J., Skumatov D., Maran T., Fournier P., López de Luzañaga J. and Zardoya R. 2011.** Bayesian analysis of hybridization and introgression between the endangered European mink (*Mustela lutreola*) and the polecat (*Mustela putorius*). *Molecular Ecology*, **20**: 1176–1190.
- Cain M.L., Andreasen V. and Howard D.J. 1999.** Reinforcing selection is effective under a relatively broad set of conditions in a mosaic zone. *Evolution*, **53**(5): 1343–1353.
- Chan C.-h., Balantyne K.N., Aikman H., Fastier D., Daugherty C.H. and Chambers G.K. 2006.** Genetic analysis of interspecific hybridization in the world's only Forbes' parakeet (*Cyanoramphus forbesi*) natural population. *Conservation Genetics*, **7**: 493–506.
- Chapman M.A. and Burke J.M. 2007.** Genetic divergence and hybrid speciation. *Evolution*, **61**(7): 1773–1780.
- Chavez A.S., Saltzberg C.J. and Kenagy G.J. 2011.** Genetic and phenotypic variation across a hybrid zone between ecologically divergent tree squirrels (*Tamiasciurus*). *Molecular Ecology*, **20**: 3350–3366.
- Chiba S. 1994 "1993".**⁵⁷ Modern and historical evidence for natural hybridization between sympatric species in *Mandarina* (Pulmonata: Camaenidae). *Evolution*, **47**(5): 1539–1556.
- Child M.R., Echelle A.A. and Dowling T.E. 1996.** Development of the hybrid swarm between pecos pupfish (Cyprinodontidae: *Cyprinodon pecosensis*) and sheepshead minnow (*Cyprinodon variegatus*): a perspective from allozymes and mtDNA. *Evolution*, **50**(5): 2014–2022.
- Chilton N.B., Beveridge I., Hoste H. and Gasser R.B. 1997.** Evidence for hybridisation between *Paramacropostrongylus iugalis* and *P. typicus* (Nematoda: Strongyloidea) in grey kangaroos, *Macropus fuliginosus* and *M. giganteus*, in a zone of sympatry in eastern Australia. *International Journal of Parasitology*, **27**(5): 475–482.
- Clarke B.C. 1966.** The evolution of morph-ratio clines. *The American Naturalist*, **100**(914): 389–402.
- Collins M.M., Britten H.B. and Rivers V. 1993.** Allozyme analysis of a known hybrid zone between *Hyalophora euryalus* and *H. columbia gloveri* (Lepidoptera: Saturniidae) in the California Sierra Nevada. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **32**: 79–88.
- Cracraft J. 1983.** Species concepts and speciation analysis. P. 159–187 in: R.F. Johnston (ed.). *Current Ornithology*. Volume 1. New York and London: Plenum Press.
- Crenshaw J.W. 1965.** Serum protein variation in an interspecific hybrid swarm of turtles of the genus *Pseudemys*. *Evolution*, **19**(1): 1–15.
- DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E., Minckley W.L. and Marsh P.C. 1992.** Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: implications for evolution and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **89**(7): 2747–2751.
- Dessauer H.C. and Cole C.J. 1991.** Genetics of whiptail lizards (Reptilia: Teiidae: *Cnemidophorus*) in a hybrid zone in southwestern New Mexico. *Copeia*, **3**: 622–637.
- Detwiler J.T. and Criscione C.D. 2010.** An infectious topic in reticulate evolution: introgression and hybridization in animal parasites. *Genes*, **1**: 102–123.

⁵⁷ Данный номер журнала вышел 17 мая 1994, как указано на его обложке.

- Di Candia M.R. and Routman E.J. 2007.** Cytonuclear discordance across a leopard frog contact zone. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**(2): 564–575.
- Diekman O.E., Bak R.P.M., Stam W.T. and Olsen J.L. 2001.** Molecular genetic evidence for probable reticulate speciation in the coral genus *Madracis* from a Caribbean fringing reef slope. *Marine Biology*, **139**(2): 221–233.
- Dobzhansky Th. 1953.** *Genetics and the Origin of Species*. Third edition, revised. Second printing. New York: Columbia University Press, X+364 p.
- Dowling T.E., Broughton R.E. and DeMarais B.D. 1997.** Significant role for historical effects in the evolution of reproductive isolation: evidence from patterns of introgression between the cyprinid fishes, *Luxilus cornutus* and *Luxilus chrysocephalus*. *Evolution*, **51**(5): 1574–1583.
- Dowling T.E. and DeMarais B.D. 1993.** Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes. *Nature*, **362**(6419): 444–446.
- Dowling T.E. and Hoeh W.R. 1991.** The extent of introgression outside the contact zone between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (Teleostei: Cyprinidae). *Evolution*, **45**(4): 944–956.
- Dowling T.E. and Moore W.S. 1985.** Evidence for selection against hybrids in the family Cyprinidae (genus *Notropis*). *Evolution*, **39**(1): 152–158.
- Dowling T.E. and Secor C.L. 1997.** The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**: 593–619.
- Dowling T.E., Smith G.R. and Brown W.M. 1989.** Reproductive isolation and introgression between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (family Cyprinidae): comparison of morphology, allozymes, and mitochondrial DNA. *Evolution*, **43**(3): 620–634.
- Dubois A. 1988.** The genus in zoology: a contribution to the theory of evolutionary systematics. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, série A, zoologie, **140**: 1–122.
- Duenez-Guzman E.A., Mavárez J., Vose M.D. and Gavriletz S. 2009.** Case studies and mathematical models of ecological speciation. 4. Hybrid speciation in butterflies in a jungle. *Evolution*, **63**(10): 2611–2626.
- Echelle A.A. and Connor P.J. 1989.** Rapid, geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two pupfish species (*Cyprinodon*, Cyprinodontidae). *Evolution*, **43**(4): 717–727.
- Endler J.A. 1973.** Gene flow and population differentiation. *Science*, **179**(4070): 243–250.
- Endler J.A. 1977.** Geographic variation, speciation and clines. Princeton: Princeton University Press.
- Esa Y.B., Waters J.M. and Wallis G.P. 2000.** Introgressive hybridization between *Galaxias depressiceps* and *Galaxias* sp. D (Teleostei: Galaxiidae) in Otago, New Zealand: secondary contact mediated by water races. *Conservation Genetics*, **1**: 329–339.
- Evans B.J., Supriatna J. and Melnick D.J. 2001.** Hybridization and population genetics of two macaque species in Sulawesi, Indonesia. *Evolution*, **55**(8): 1686–1702.
- Feder J.H. 1980 “1979”⁵⁸** Natural hybridization and genetic divergence between the toads *Bufo boreas* and *Bufo punctatus*. *Evolution*, **33**(4): 1089–1097.
- Feldhaar H., Foitzik S. and Heinze J. 2008.** Lifelong commitment to the wrong partner: hybridization in ants. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**: 2991–2999.
- Ferris S.D., Sage R.D., Huang Ch.-M., Nielsen J.T., Ritte U. and Wilson A.C. 1983.** Flow of mitochondrial DNA across a species boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Biological Sciences, **80**(8): 2290–2294.
- Fitzpatrick B.M. and Shaffer H.B. 2004.** Environment-dependent admixture dynamics in a tiger salamander hybrid zone. *Evolution*, **58**(6): 1282–1293.
- Foltz D.W. 1997.** Hybridization frequency is negatively correlated with divergence time of mitochondrial DNA haplotypes in a sea star (*Leptasterias* spp.) species complex. *Evolution*, **51**(1): 283–288.
- Funk W.C., Forsman E.D., Mullins T.D. and Haig S.M. 2008.** Introgression and dispersal among spotted owl (*Strix occidentalis*) subspecies. *Evolutionary Applications*, **1**: 161–171.
- Futuyma D.J. and Shapiro L.H. 1995.** [Book review]. Hybrid zones. *Evolution*, **49**(1): 222–226.
- Garcia D.K. and Davis S.K. 1994.** Evidence for a mosaic hybrid zone in the grass shrimp *Palaemonetes kadiakensis* (Palaemonidae) as revealed by multiple genetic markers. *Evolution*, **48**(2): 376–391.
- Gardner J.P.A. 1997.** Hybridization in the sea. P. 1–78 in: J.H.S. Blaxter, A.J. Southward (eds.). *Advances in Marine Biology*. Volume 31. San Diego – London – New York – Boston – Sydney – Tokyo – Toronto: Academic Press.
- Gay L., Crochet P.-A., Bell D.A. and Lenormand T. 2008.** Comparing clines on molecular and phenotypic traits in hybrid zones: a window on tension zone models. *Evolution*, **62**(11): 2789–2806.
- Gerber A.S., Tibbets C.A. and Dowling T.E. 2001.** The role of introgressive hybridization in the evolution of the *Gila robusta* complex (Teleostei: Cyprinidae). *Evolution*, **55**(10): 2028–2039.
- Gerhardt H.C., Guttman S.I. and Karlin A.A. 1980.** Natural hybrids between *Hyla cinerea* and *Hyla gratiosa*: morphology, vocalization and electrophoretic analysis. *Copeia*, **4**: 577–584.
- Gill F.B. 1997.** Local cytonuclear extinction of the golden-winged warbler. *Evolution*, **51**(2): 519–525.

⁵⁸Данный номер журнала вышел не в декабре 1979, а 21 февраля 1980, как указано на его обложке.

- Gill F.B. 1998. Hybridization in birds. *The Auk*, **115**(2): 282–283.
- Gollman G. 1996. Structure and dynamics of a hybrid zone in *Bombina* (Amphibia: Anura: Discoglossidae). *Israel Journal of Zoology*, **42**(2): 121–133.
- Gompert Z., Fordyce J.A., Forister M.L., Shapiro A.M. and Nice C.C. 2006. Homoploid hybrid speciation in an extreme habitat. *Science*, **314**(5807): 1923–1925.
- Gompert Z., Forister M.L., Fordyce J.A. and Nice C.C. 2008. Wide-spread mito-nuclear discordance with evidence for introgressive hybridization and selective sweeps in *Lycaeides*. *Molecular Ecology*, **17**: 5231–5244.
- Gompert Z., Lucas L.K., Fordyce J.A., Forister M.L. and Nice C.C. 2010. Secondary contact between *Lycaeides idas* and *L. melissa* in the Rocky Mountains: extensive admixture and a patchy hybrid zone. *Molecular Ecology*, **19**: 3171–3192.
- Good D.A. 1989. Hybridization and cryptic species in *Dicamptodon* (Caudata: Dicamptodontidae). *Evolution*, **43**(4): 728–744.
- Good J.M., Demboski J.R., Nagorsen D.W. and Sullivan J. 2003. Phylogeography and introgressive hybridization: chipmunks (genus *Tamias*) in the northern Rocky Mountains. *Evolution*, **57**(8): 1900–1916.
- Goodfriend G.A. and Gould S.J. 1996. Paleontology and chronology of two evolutionary transitions by hybridization in the Bahamian land snail *Cerion*. *Science*, **274**(5294): 1894–1897.
- Gooding R.H. 1990. Postmating barriers to gene flow among species and subspecies of tsetse flies (Diptera: Glossinidae). *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1727–1734.
- Goodisman M.A., Shoemaker D.D. and Asmussen M.A. 1998. Cytonuclear theory for haplodiploid species and x-linked genes. II. Stepping-stone models of gene flow and application to a fire ant hybrid zone. *Evolution*, **52**(5): 1423–1440.
- Goodman S.J., Barton N.H., Swanson G., Abernethy K. and Pemberton J.M. 1999. Introgression through rare hybridization: a genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics*, **152**(4): 355–371.
- Grant B.R. and Grant P.R. 2008. Fission and fusion of Darwin's finches populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**(1505): 2821–2829.
- Grant P.R. and Grant B.R. 1992. Hybridization of bird species. *Science*, **256**(5054): 193–197.
- Grant P.R., Grant B.R., Markert J.A., Keller L.F. and Petren K. 2004. Convergent evolution of Darwin's finches caused by introgressive hybridization and selection. *Evolution*, **58**(7): 1588–1599.
- Green D.M. 1983. Allozyme variation through a clinal hybrid zone between the toads *Bufo americanus* and *B. hemiophrys* in southeastern Manitoba. *Herpetologica*, **39**(1): 28–40.
- Green D.M. 1984. Sympatric hybridization and allozyme variation in the toads *Bufo americanus* and *B. fowleri* in southern Ontario. *Copeia*, **1**: 18–26.
- Green D.M. 1996. The bounds of species: hybridization in the *Bufo americanus* group of North American toads. *Israel Journal of Zoology*, **42**(2): 95–109.
- Green D.M. and Parent C. 2003. Variable and asymmetric introgression in a hybrid zone in the toads, *Bufo americanus* and *Bufo fowleri*. *Copeia*, **1**: 34–43.
- Gyllenstein U., Leary R.F., Allendorf F.W. and Wilson A.C. 1985. Introgression between two cutthroat trout subspecies with substantial karyotypic, nuclear and mitochondrial genomic divergence. *Genetics*, **111**(4): 905–915.
- Gyllenstein U. and Wilson A.C. 1987. Interspecific mitochondrial DNA transfer and the colonization of Scandinavia by mice. *Genetical Research*, Cambridge, **49**(1): 25–29.
- Haffer J. 1986. Superspecies and species limits in vertebrates. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **24**(3): 169–190.
- Hafner J.C., Hafner D.J., Patton J.L. and Smith M.F. 1983. Contact zones and the genetics of differentiation in the pocket gopher *Thomomys bottae* (Rodentia, Geomyidae). *Systematic Zoology*, **32**(1): 1–20.
- Hafner M.S., Demastes J.W., Hafner D.J., Spradling T.A., Sudman P.D. and Nadler S.A. 1998. Age and movement of a hybrid zone: implications for dispersal distance in pocket gophers and their chewing lice. *Evolution*, **52**(1): 278–282.
- Haldane J.B.S. 1948. The theory of a cline. *Journal of Genetics*, **48**(3): 277–284.
- Hall W.P. and Selander R.K. 1973. Hybridization of karyotypically differentiated populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae). *Evolution*, **27**(2): 226–242.
- Harpert F.M. and Hart M.W. 2007. Morphological and phylogenetic evidence for hybridization and introgression in a sea star secondary contact zone. *Invertebrate Biology*, **126**(4): 373–384.
- Harrison R.G. 1986. Pattern and process in a narrow hybrid zone. *Heredity*, **56**(3): 337–349.
- Harrison R.G. 1990. Hybrid zones: windows on the evolutionary process. P. 69–128 in: D.J. Futuyma and J. Antonovics (eds.). *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol. 7. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Harrison R.G. and Arnold J. 1982. A narrow hybrid zone between closely related cricket species. *Evolution*, **36**(3): 535–552.
- Harrison R.G. and Bogdanowicz S.M. 1997. Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone. *Evolution*, **51**(2): 493–505.
- Harrison R.G. and Rand D.M. 1989. Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. P. 111–133 in:

- D. Otte and J.A. Endler (eds.). *Speciation and its Consequences*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.-Publishers.
- Harrison R.G., Rand D.M. and Wheeler W.C. 1987.** Mitochondrial DNA variation in field crickets across a narrow hybrid zone. *Molecular Biology and Evolution*, **4**(2): 144–158.
- Hauffle H.C. and Searle J.B. 1994** “1993”.⁵⁹ Extreme karyotypic variation in a *Mus musculus domesticus* hybrid zone: the tobacco mouse story revisited. *Evolution*, **47**(5): 1374–1395.
- Hebert P.D.N. 1985.** Interspecific hybridization between cyclic parthenogens. *Evolution*, **39**(1): 216–220.
- Hewitt G.M. 1989.** The subdivision of species by hybrid zones. P. 85–110 in: D. Otte and J.A. Endler (eds.). *Speciation and its Consequences*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.-Publishers.
- Hewitt G.M. 1990.** Divergence and speciation as viewed from an insect hybrid zone. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1701–1715.
- Hewitt G.M. 1996.** Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**: 247–276.
- Hewitt G.M. 1999.** Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**(1–2): 87–112.
- Hewitt G.M. 2001.** Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, **10**: 537–549.
- Hewitt G.M. 2011.** Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones. *Genetica*, **139**: 617–638.
- Hewitt G.M., Butlin R.K. and East T.M. 1987.** Testicular dysfunction in hybrids between parapatric subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **31**(1): 25–34.
- Hitt N.P., Frissell C.A., Muhlfeld C.C. and Allendorf F.W. 2003.** Spread of hybridization between native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, and nonnative rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**(12): 1440–1451.
- Hovanitz W. 1943.** Hybridization and seasonal segregation in two races of a butterfly occurring together in two localities. *The Biological Bulletin*, **85**(1): 44–51.
- Howard D.J. 1986.** A zone of overlap and hybridization between two ground cricket species. *Evolution*, **40**(1): 34–43.
- Howard D.J., Britch S.C., Braswell W.E. and Marshall J.L. 2003.** Evolution in hybrid zones. P. 297–314 in: R.K. Singh and M.K. Uyenoyama (eds.). *The Evolution of Population Biology*. Cambridge University Press.
- Howard D.J. and Waring G.L. 1991.** Topographic diversity, zone width, and the strength of reproductive isolation in a zone of overlap and hybridization. *Evolution*, **45**(5): 1120–1135.
- Howard D.J., Waring G.L., Tibbets C.A. and Gregory P.G. 1993.** Survival of hybrids in a mosaic zone. *Evolution*, **47**(3): 789–800.
- Hubbs C.L. 1955.** Hybridization between fish species in nature. *Systematic Zoology*, **4**(1): 1–20.
- Hubbs C.L. 1961.** Isolating mechanisms in the speciation of fishes. P. 5–23 in: W.F. Blair (ed.). *Vertebrate Speciation*. A University of Texas Symposium. Austin: University of Texas Press.
- Huxley J.S. 1939.** Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **27**: 491–520.
- Huysse T., Webster B.L., Geldof S., Stothard J.R., Diaw O.T., Polman K. and Rollinson D. 2009.** Bidirectional introgressive hybridization between a cattle and human schistosome species. *PLoS Pathogens*, **5**(9): 1–9 (e1000571). doi:10.1371/journal.ppat.1000571).
- Jaarola M., Tegelström H. and Fredga K. 1997.** A contact zone with noncoincident clines for sex-specific markers in the field voice (*Microtus agrestis*). *Evolution*, **51**(1): 241–249.
- Jackson J.F. 1973.** The phenetics and ecology of a narrow hybrid zone. *Evolution*, **27**(1): 58–68.
- James M.C., Martin K. and Dutton P.H. 2004.** Hybridization between a green turtle, *Chelonia mydas*, and loggerhead turtle, *Caretta caretta*, and the first record of a green turtle in Atlantic Canada. *Canadian Field-Naturalist*, **118**(4): 579–582.
- Jiggins C.D. and Mallet J. 2000.** Bimodal hybrid zone and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**(6): 250–255.
- Jiggins C.D., McMillan W.O., King P. and Mallet J. 1997.** The maintenance of species differences across a *Heliconius* hybrid zone. *Heredity*, **79**: 495–505.
- Jiggins C.D., McMillan W.O., Neukirchen W. and Mallet J. 1996.** What can hybrid zones tell us about speciation? The case of *Heliconius erato* and *H. himera* (Lepidoptera Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**(3): 221–242.
- Johnson N.K. and Johnson C.D. 1985.** Speciation in sapsuckers (*Sphyrapicus*): II. Sympatry, hybridization, and mate preference in *S. ruber daggetti* and *S. nuchalis*. *The Auk*, **102**(1): 1–15.
- Kaneshiro K.Y. 1990.** Natural hybridization in *Drosophila*, with special reference to species from Hawaii. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1790–1799.
- Keller I., Veltsos P. and Nichols R.A. 2008.** The frequency of rDNA variants within individuals provides evidence of population history and gene flow across a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, **62**(4): 833–844.
- Key K.H.L. 1968.** The concept of stasipatric speciation. *Systematic Zoology*, **17**(1): 14–22.

⁵⁹Данный номер журнала вышел 17 мая 1994, как указано на его обложке.

- Key K.H.L. 1982** “1981”.⁶⁰ Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. *Systematic Zoology*, **30**(4): 425–458.
- Khalturin M.D., Borkin L.J., Litvinchuk S.N. and Rosanov J.M. 1996.** Hybridization between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in the Ukrainian Transcarpathians: electrophoretic and genome size data. S. 45–46 in: *Biologia plazow i gadow. Materialy konferencyjne. IV Ogolnopolaska Konferencija Herpetologiczna. Krakow. 26–27 wrzesna 1996.* Krakow, Wydawnictwo Naukowe WSP.
- Kinziger A.P. and Raesly R.L. 2001.** A narrow hybrid zone between two *Cottus* species in Wills Creek, Potomac Drainage. *The Journal of Heredity*, **92**(4): 309–314.
- Klingenberg C.P., Spence J.R. and Mirth C.K. 2000.** Introgressive hybridization between two species of waterstriders (Hemiptera: Gerridae: *Limnoporus*): geographical structure and temporal change of a hybrid zone. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**: 756–765.
- Kocher T.D. and Sage R.D. 1986.** Further genetic analyses of a hybrid zone between leopard frogs (*Rana pipiens* complex) in central Texas. *Evolution*, **40**(1): 21–33.
- Kozak K.H. and Montanucci R.R. 2001.** Genetic variation across a contact zone between montane and lowland forms of two-lined salamander (*Eurycea bislineata*) species complex: a test of species limits. *Copeia*, **1**: 25–34.
- Kruuk L.E.B., Baird S.J.E., Gale K.S. and Barton N.H. 1999a.** A comparison of multilocus clines maintained by environmental adaptation or by selection against hybrids. *Genetics*, **153**(4): 1959–1971.
- Kruuk L.E.B., Gilchrist J.S. and Barton N.H. 1999b.** Hybrid dysfunction in fire-bellied toads (*Bombina*). *Evolution*, **53**(5): 1611–1616.
- Lamb T. and Avise J.C. 1986.** Directional introgression of mitochondrial DNA in a hybrid population of tree frogs: the influence of mating behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **83**(8): 2526–2530.
- Lamb T. and Avise J.C. 1987.** Morphological variability in genetically defined categories of anuran hybrids. *Evolution*, **41**(1): 157–165.
- Lewontin R.C. and Birch L.C. 1966.** Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution*, **20**(3): 315–336.
- [Linnaeus C. 1751].** D. D. *Plantae Hybridae*, quas, annuent. exper. et nobiliss. fac. med. in illustri Acad. Upsaliensi, sub praesidio viri nobiliss. atque experientissimi Dn. Doct. Caroli Linnaei, S:ae R:ae M:tis Archiatri, Med. et Botan. Prof. Reg. et Ord. Acad. Imp. N.C. Monsp. Stockh. Ber. Ups. Tol. Socii, speciminis academici loco publicae bonorum disquisitione sistit Stipendiarius Nesselianus Johan. J:nis Haartman, austro-finlandus. In aud. Car. Maj. ad diem XXIII. Nov. Anni MDCCLII. Horis ante meridiem, solitis. Upsaliae, [4]+30 p.
- Littlejohn M.J. and Watson G.F. 1977** “1976”.⁶¹ Mating-call structure in a hybrid population of the *Geocrinia laevis* complex (Anura: Leptodactylidae) over a seven-year period. *Evolution*, **30**(4): 848–850.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Skorinov D.V., Khalturin M.D., Džukić G., Kalezić M.L. and Mazanaeva L.F. 2005.** Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology. P. 57–60 in: Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.). *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg.
- Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Pasynkova R.A., Saidov A., Satorov T., Chikin Yu.A., Shabanov D.A., Crotini A., Borkin L.J., Rosanov J.M., and Stöck M. 2011.** Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **49**(3): 233–239.
- Llopart A., Lachaise D. and Coyne J.A. 2005.** An anomalous hybrid zone in *Drosophila*. *Evolution*, **59**(12): 2602–2607.
- [Lowe P.R.] 1930.** Chairman’s Annual Address. Part I. (Abstract). [Hybridization in birds in its possible relation to the evolution of the species]. *Bulletin of the British Ornithologists’ Club*, London, **50**(337): 22–29.
- Lowe P.R. 1936.** The finches of Galapagos in relation to Darwin’s conception of species. *The Ibis*, London 13 series, **6**(2): 310–321.
- Mable B.K. 2004.** “Why polyploidy is rarer in animals than in plants”: myths and mechanisms. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**(4): 453–466.
- MacCallum C.J., Nürnberger B., Barton N.H. and Szymura J.M. 1998.** Habitat preference in the *Bombina* hybrid zone in Croatia. *Evolution*, **52**(1): 227–239.
- Maletzky A., Mikulíček P., Franzen M., Goldschmid A., Gruber H.-J., Horák A. and Kyek M. 2008.** Hybridization and introgression between two species of crested newts (*Triturus cristatus* and *T. carnifex*) along contact zones in Germany and Austria: morphological and molecular data. *The Herpetological Journal*, **18**(1): 1–15.
- Mallet J. 2005.** Hybridization as an invasion of genome. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**(5): 229–237.
- Mallet J. 2007.** Hybrid speciation. *Nature*, **446**(7133): 279–283.
- Mallet J. 2008.** Hybridization, ecological races and the nature of species: empiric evidence for ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**(1506): 2971–2986.

⁶⁰ Журнал был разослан 12 февраля 1982 (см. титульную обложку номера).

⁶¹ Данный номер журнала вышел 20 января 1977, как указано на его обложке.

- Mantovani D. and Scali V. 1992.** Hybridogenesis and androgenesis in the stick-insect *Bacillus rossius* – *grandii benazzii* (Insecta, Phasmatodea). *Evolution*, **46**(3): 783–796.
- Mavárez J. and Linares M. 2008.** Homoploid hybrid speciation in animals. *Molecular Ecology*, **17**: 4181–4185.
- Mavárez J., Salazar C.A., Bermingham E., Salcedo C., Jiggins C.D. and Linares M. 2006.** Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature*, **441**(7095): 868–871.
- Mayr E. 1940.** Speciation phenomena in birds. *The American Naturalist*, **74**(752): 249–278.
- McDonald D.B., Clay R.P., Brumfield R.T. and Braun M.J. 2001.** Sexual selection on plumage and behavior in an avian hybrid zone: experimental tests of male-male interactions. *Evolution*, **55**(7): 1443–1451.
- Mcfadden C.S. and Hutchinson M.B. 2004.** Molecular evidence for the hybrid origin of species in the soft coral genus *Alcyonium* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia). *Molecular Ecology*, **13**: 1495–1505.
- Mecham J.S. 1960.** Introgressive hybridization between two southeastern treefrogs. *Evolution*, **14**(4): 445–457.
- Mercure A., Ralls K., Koepfli K.P. and Wayne R.K. 1994 “1993”.**⁶² Genetic subdivisions among small canids: mitochondrial DNA differentiation of swift, kit, and arctic foxes. *Evolution*, **47**(5): 1313–1328.
- Metcalfe J.L., Siegle M.R. and Martin A.P. 2008.** Hybridization dynamics between Colorado’s native cutthroat trout and introduced rainbow trout. *Journal of Heredity*, **99**(2): 149–156.
- Meyer A., Salzburger W. and Schartl M. 2006.** Hybrid origin of swordtail species (Teleostei: *Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. *Molecular Ecology*, **15**: 721–730.
- M’Gonigle L.K. and FitzJohn R.J. 2009.** Assortative mating and spatial structure in hybrid zones. *Evolution*, **64**(2): 444–455.
- Montanucci R.R. 1983.** Natural hybridization between two species of collared lizards (*Crotaphytus*). *Copeia*, **1**: 1–11.
- Mooney H.A. and Cleland E.E. 2001.** Evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**(10): 5446–5451.
- Moore W.S. 1977.** An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*, **52**(3): 263–277.
- Moore W.S. and Buchanan D.B. 1985.** Stability of the Northern Flicker hybrid zone in historical times: implications for adaptive speciation theory. *Evolution*, **39**(1): 135–151.
- Moore W.S. and Koenig W.D. 1986.** Comparative reproductive success of yellow-shafted, red-shafted and hybrid flickers across a hybrid zone. *The Auk*, **103**(1): 42–51.
- Mossakowski D., Braun S. and Roschen A. 1990.** Hybridization in natural populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1783–1789.
- Moulija C. 1999.** Parasitism of plant and animal hybrids: are facts and fates the same? *Ecology*, **80**(2): 392–406.
- Neaves L.E., Zenger K.R., Cooper D.W. and Eldridge M.D.B. 2010.** Molecular detection of hybridization between sympatric kangaroo species in south-eastern Australia. *Heredity*, **104**(5): 502–512.
- Nevo E. and Bar-El H. 1977 “1976”.** Hybridization and speciation in fossorial mole rats. *Evolution*, **30**(4): 831–840.
- Nichols R.A. and Hewitt G.M. 1988.** Genetical and ecological differentiation across a hybrid zone. *Ecological Entomology*, **13**(1): 39–49.
- Nolte A.W., Freyhof J., Stemshom K.C. and Tautz D. 2005.** An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp. (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, **272**: 2379–2387.
- Nolte A.W., Gompert Z. and Buerkle C.A. 2009.** Variable patterns of introgression in two sculpin hybrid zones suggest the genomic isolation differs among populations. *Molecular Ecology*, **18**: 2615–2627.
- Nürnberg B., Barton N., MacCallum C., Gilchrist J. and Appleby M. 1996 “1995”.**⁶³ Natural selection on quantitative traits in the *Bombina* hybrid zone. *Evolution*, **49**(6): 1224–1238.
- O’Brien S.J. and Mayr E. 1991.** Bureaucratic mischief: recognizing endangered species and subspecies. *Science*, **251**(4998): 1187–1188.
- O’Rourke F.A. 1980 “1979”.**⁶⁴ Hybridization in milkweed bugs of the genus *Oncopeltus* (Hemiptera: Lygaeidae). *Evolution*, **33**(4): 1098–1113.
- Patton J.L. 1973.** An analysis of natural hybridization between the pocket gophers, *Thomomys bottae* and *Thomomys umbrinus*, in Arizona. *Journal of Mammalogy*, **54**(3): 561–584.
- Perry W.L., Feder J.L. and Lodge D.M. 2001a.** Implications of hybridization between introduced and resident *Orconectes* crayfishes. *Conservation Biology*, **15**(6): 1656–1666.
- Perry W.L., Feder J.L., Dwyer G. and Lodge D.M. 2001b.** Hybrid zone dynamics and species replacement

⁶²Данный номер журнала вышел 17 мая 1994, как указано на его обложке.

⁶³Данный номер журнала вышел 25 января 1996, как указано на его обложке.

⁶⁴Данный номер журнала вышел 21 февраля 1980, как указано на его обложке.

- between *Orconectes* crayfishes in a northern Wisconsin lake. *Evolution*, **55**(6): 1153–1166.
- Petrusek A., Seda J., Macháček J., Ruthová S. and Smilauer P. 2008.** *Daphnia* hybridization along ecological gradients in pelagic environments: the potential for the presence of hybrid zones in plankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**: 2931–2941.
- Phillips B.L., Baird S.J.E. and Moritz C. 2004.** When vicars meet: a narrow contact zone between morphologically cryptic phylogeographic lineages of the rainforest skink, *Carlia rubrigularis*. *Evolution*, **58**(7): 1536–1548.
- Porter A.H. 1989.** Genetic evidence for reproductive isolation between hybridizing *Limnitis* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) in southwestern New Mexico. *The American Midland Naturalist*, **122**(2): 275–280.
- Porter A.H., Wenger R., Geiger H., Scholl A. and Shapiro A.M. 1997.** The *Pontia daplidice* – *edusa* hybrid zone in northwestern Italy. *Evolution*, **51**(5): 1561–1573.
- Powell J.R. 1983.** Interspecific cytoplasmic gene flow in the absence of nuclear gene flow: evidence from *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **80**(2): 492–495.
- de Queiroz K. 1999.** The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. P. 49–89 in: R.A. Wilson (ed.). *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Rand D.M. and Harrison R.G. 1989.** Ecological genetics of a mosaic hybrid zone: mitochondrial, nuclear, and reproductive differentiation of crickets by soil type. *Evolution*, **43**(2): 432–449.
- Rawson P.D. and Hilbish T.J. 1998.** Asymmetric introgression of mitochondrial DNA among European populations of blue mussels (*Mytilus* spp.). *Evolution*, **52**(1): 100–108.
- Redenbach Z. and Taylor E.B. 2002.** Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America. *Evolution*, **56**(5): 1021–1035.
- Reed K.M. and Sites J.W. 1995.** Female fecundity in a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). *Evolution*, **49**(1): 61–69.
- Remington C.L. 1968.** Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. P. 321–428 in: T. Dobzhansky, M.K. Hecht and W.C. Steere (eds.). *Evolutionary Biology*. Volume 2. Amsterdam: North Holland Publishing Company.
- Rhymer J.M. and Simberloff D. 1996.** Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 83–109.
- Rhymer J.M., Williams M.J. and Braun M.J. 1994.** Mitochondrial analysis of gene flow between New Zealand mallards (*Anas platyrhynchos*) and grey ducks (*Anas superciliosa*). *The Auk*, **111**(4): 970–978.
- Riginos S., Hickerson M.J., Henzler C.M. and Cunningham C.W. 2004.** Differential patterns of male and female mtDNA exchange across the Atlantic Ocean in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Evolution*, **58**(11): 2438–2451.
- Rieseberg L.H. and Linder C.R. 1999.** Hybrid classification: insights from genetic map-based studies of experimental hybrids. *Ecology*, **80**(2): 361–370.
- Rising J.D. 1983.** The Great Plains hybrid zones. P. 131–157 in: R.F. Johnston (ed.). *Current Ornithology*. Volume 1. New York and London: Plenum Press.
- Rissler L.J. and Smith W.H. 2010.** Mapping amphibian contact zones and phylogeographical break hotspots across the United States. *Molecular Ecology*, **19**: 5404–5416.
- Rivas L.R. 1964.** A reinterpretation of the concepts “sympatric” and “allopatric” with proposal of the additional terms “syntopic” and “allotopic”. *Systematic Zoology*, **13**(1): 42–43.
- Rohwer S., Bermingham E. and Wood C. 2001.** Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution*, **55**(2): 405–422.
- Rohwer S. and Wood C. 1998.** Three hybrid zones between Hermit and Townsend’s Warblers in Washington and Oregon. *The Auk*, **115**(2): 284–310.
- Roques S., Sévigny J.-M. and Bernatchez L. 2001.** Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example. *Molecular Ecology*, **10**: 149–165.
- Ross C.L. and Harrison R.G. 2002.** A fine-scale spatial analysis of the mosaic hybrid zone between *Gryllus firmus* and *Gryllus pennsylvanicus*. *Evolution*, **56**(11): 2296–2312.
- Ryan M.E., Johnson J.R. and Fitzpatrick B.M. 2009.** Invasive hybrid tiger salamander genotypes impact native amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**(2): 11166–11171.
- Sage R.D. and Selander R.K. 1980** “1979”⁶⁵. Hybridization between species of the *Rana pipiens* complex in central Texas. *Evolution*, **33**(4): 1069–1088.
- Salazar C., Baxter S.W., Pardo-Diaz C., Wu G., Surridge A., Linares M., Bermingham E. and Jiggins C. 2010.** Genetic evidence for hybrid trait speciation in *Heliconius* butterflies. *PloS Genetics*, **6**(4): 1–12. e1000930. doi:10.1371/journal.pgen.1000930.
- Schueler F.W. and Rising J.D. 1976.** Phenetic evidence of natural hybridization. *Systematic Zoology*, **25**(3): 283–289.

⁶⁵ Данный номер журнала вышел 21 февраля 1980, как указано на его обложке.

- Schwartz D., Shoemaker K.D., Botteri N.L. and McPheron B.A. 2007.** A novel preference for an invasive plant as a mechanism for animal hybrid speciation. *Evolution*, **61**(2): 245–256.
- Schwenk K. 1993.** Interspecific hybridization in *Daphnia*: distinction and origin of hybrid matriline. *Molecular Biology and Evolution*, **10**(6): 1289–1302.
- Schwenk K., Brede N. and Streit B. 2008.** Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**: 2805–2811.
- Schwenk K. and Spaak P. 1995.** Evolutionary and ecological consequences of interspecific hybridization in cladocerans. *Experientia*, **51**: 465–481.
- Searle J.B. 1991.** A hybrid zone comprising staggered chromosomal clines in the house mouse (*Mus musculus domesticus*). *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, **246**(1315): 47–52.
- Seehausen O., Takimoto G., Roy D. and Jokela J. 2008.** Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Molecular Ecology*, **17**: 30–44.
- Seneviratne S.S., Toews D.P.L., Brelsford A. and Irwin D.E. 2012.** Concordance of genetic and phenotypic characters across a sapsucker hybrid zone. *Journal of Avian Biology*, **43**: 119–130.
- Shaddick K., BurrIDGE C.P., Jerry D.R., Schwartz T.S., Truong K., Gilligan D.M. and Beheregaray L.D. 2011.** A hybrid zone and bidirectional introgression between two catadromous species: Australian bass *Macquaria novemaculeata* and estuary perch *Macquaria colonorum*. *Journal of Fish Biology*, **79**: 1214–1235.
- Shaw K.L. 2002.** Conflict between nuclear and mitochondrial DNA phylogenies of a recent species radiation: what mtDNA reveals and conceals about modes of speciation in Hawaiian crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**(25): 16122–16127.
- Shoemaker D.D., Ross K.G. and Arnold M.L. 1996.** Genetic structure and evolution of a fire ant hybrid zone. *Evolution*, **50**(5): 1958–1976.
- Short L.L. 1969a.** Taxonomic aspects of avian hybridization. *The Auk*, **86**(1): 84–105.
- Short L.L. 1969b.** “Suture-zones”, secondary contacts, and hybridization. *Systematic Zoology*, **18**(4): 458–460.
- Shurtliff Q.R. 2011.** Mammalian hybrid zone: a review. *Mammal Review* 2011: 1–29.
- Sibley C.G. 1961.** Hybridization and isolating mechanisms. P. 69–88 in: W.F. Blair (ed.). *Vertebrate Speciation*. A University of Texas Symposium. Austin: University of Texas Press.
- Sites J.W., Barton N.H. and Reed K.M. 1995.** The genetic structure of a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae) in central Mexico. *Evolution*, **49**(1): 9–36.
- Skibinski D.O.F., Ahmad M. and Beardmore J.A. 1978.** Genetic evidence for naturally occurring hybrids between *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*. *Evolution*, **32**(2): 354–364.
- Slatkin M. 1973.** Gene flow and selection in a cline. *Genetics*, **75**(4): 733–756.
- Smith G.R. 1992.** Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates. *Systematic Biology*, **41**(1): 41–57.
- Smith H.M. 1965.** More evolutionary terms. *Systematic Zoology*, **14**(1): 57–58.
- Solignac M. 1982 “1981”.**⁶⁶ Isolating mechanisms and modalities of speciation in the *Jaera albifrons* species complex (Crustacea, Isopoda). *Systematic Zoology*, **30**(4): 387–405.
- Sota T. and Kubota K. 1998.** Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution*, **52**(5): 1507–1513.
- Spence J.R. 1990.** Introgressive hybridization in Heteroptera: the example of *Limnopus* Ståhl (Gerridae) species in western Canada. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1770–1782.
- Sperling F.A.H. 1990.** Natural hybrids of *Papilio* (Insecta: Lepidoptera): poor taxonomy or interesting evolutionary problem? *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1790–1799.
- Sperling F.A.H. and Harrison R.G. 1994.** Mitochondrial DNA variation within and between species of the *Papilio machaon* group of swallowtail butterflies. *Evolution*, **48**(2): 408–422.
- Sperling F.A.H. and Spence J.R. 1991.** Structure of an asymmetric hybrid zone between two water strider species (Hemiptera: Gerridae: *Limnopus*). *Evolution*, **45**(6): 1370–1383.
- Stöck M., Schmid M., Steinlein C., and Grosse W.-R. 1999.** Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions. *Italian Journal of Zoology*, **66**(3): 215–232.
- Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Schartl M., Moritz C. and Perrin N. 2011 (2012).** Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate. *Proceedings of the Royal Society, B* 2012, Biological Sciences, **279**: 1293–1299 (online publication 12 October 2011).
- Swenson N.G. and Howard D.J. 2004.** Do suture zones exist? *Evolution*, **58**(11): 23917–2397.

⁶⁶ Журнал был разослан 12 февраля 1982 (см. титульную обложку номера).

- Swenson N.G. and Howard D.J. 2005.** Clustering of contact zones, hybrid zones, and phylogeographic breaks in North America. *The American Naturalist*, **166**(5): 581–591.
- Szymura J.M. 1993.** Analysis of hybrid zones with *Bombina*. P. 261–289 in: R.G. Harrison (ed.). *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Szymura J.M. and Barton N.H. 1986.** Genetic analysis of a hybrid zone between the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata*, near Cracow in southern Poland. *Evolution*, **40**(6): 1141–1159.
- Szymura J.M. and Barton N.H. 1991.** The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata*: comparison between transects and between loci. *Evolution*, **45**(2): 237–261.
- Szymura J.M., Spolsky C. and Uzzell T. 1985.** Concordant change in mitochondrial and nuclear genes in a hybrid zone between two frog species (genus *Bombina*). *Experientia*, **41**(11): 1469–1470.
- Szymura J.M., Uzzell T. and Spolsky C. 2003.** Mitochondrial DNA variation in the hybridizing fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata*. *Molecular Ecology*, **9**: 891–899.
- Thorpe R.S. 1984.** Primary and secondary transition zones in speciation and population differentiation: a phylogenetic analysis of range expansion. *Evolution*, **38**(2): 233–243.
- Tobler M. and Carson E.W. 2010.** Environmental variation, hybridization, and phenotypic diversification in Cuatro Ciénegas pupfishes. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**: 1475–1489.
- Toews D.P.L., Brelsford A. and Irwin D.E. 2011.** Hybridization between Townsend's *Dendroica townsendi* and black-throated green warblers *Dendroica virens* in an avian suture zone. *Journal of Avian Biology*, **42**: 434–446.
- Turgeon J. and Bernatchez L. 2001.** Clinal variation at microsatellite loci reveals historical secondary intergradation between glacial races of *Coregonus artedii* (Teleostei: Coregonidae). *Evolution*, **55**(11): 2274–2286.
- Turner J.R.G. 1971.** Two thousand generations of hybridisation in a *Heliconius* butterfly. *Evolution*, **25**(3): 471–482.
- Turner L.M., Schwahn D.J. and Harr B. 2012.** Reduced male fertility is common but highly variable in form and severity in a natural house mouse hybrid zone. *Evolution*, **66**(2): 443–458.
- Uteshev V.K. and Borkin L.J. 1985.** On interspecific hybridization of European and Far Eastern discoglossid toads of the genus *Bombina*. *Zoologischer Anzeiger*, **215**(5/6): 355–367.
- Uzzell T. and Darevsky I.S. 1973.** Electrophoretic examination of *Lacerta mixta*, a possible hybrid species (Sauria, Lacertidae). *Journal of Herpetology*, **7**(1): 11–15.
- Uzzell T. and Darevsky I.S. 1975.** Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia*, **2**: 204–222.
- Van Gelder R.G. 1977.** Mammalian hybrids and generic limits. *American Museum Novitates*, 2635: 1–25.
- Vazquez P., Cooper S.J.B., Gosalvez J. and Hewitt G.M. 1994.** Nuclear DNA introgression across a Pyrenean hybrid zone between parapatric subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Heredity*, **73**: 436–443.
- Vines T.H., Köhler S.C., Thiel M., Ghira I., Sands T.R., MacCallum C.J., Barton N.H. and Nürnberger N.H. 2003.** The maintenance of reproductive isolation in a mosaic hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata*. *Evolution*, **57**(8): 1876–1888.
- Virdee S.R. and Hewitt G.M. 1994.** Clines for hybrid dysfunction in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, **48**(2): 392–407.
- Vollmer S.V. and Palumbi S.R. 2002.** Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science*, **296**(5575): 2023–2025.
- Wallis G.P. and Arntzen J.W. 1989.** Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution*, **43**(1): 88–104.
- Watson G.F. 1972.** The *Litoria ewingi* complex (Anura: Hylidae) in south-eastern Australia. II. Genetic incompatibility and delimitation of a narrow hybrid zone between *L. ewingi* and *L. paraewingi*. *Australian Journal of Zoology*, **20**(4): 423–433.
- White M.J.D. 1968.** Modes of speciation. *Science*, **159** (3819): 1065–1070.
- Wilkins H. 1971.** Genetic interpretation of regressive evolutionary processes: studies on hybrid eyes of two *Astyanax* cave populations (Characidae, Pisces). *Evolution*, **25**(3): 530–544.
- Williamson D.I. 2006.** Hybridization in the evolution of animal form and life-cycle. *Zoological Journal of the Linnean Society, London*, **148**(4): 585–602.
- Woodruff D.S. 1981.** Towards a genodynamics of hybrid zones: studies of Australian frogs and West Indian land snails. P. 171–197 in: W.R. Atchley and D.S. Woodruff (eds.). *Evolution and Speciation*. Essays in honor of M. J. D. White. Cambridge – London – New York – New Rochelle – Melbourne – Sydney: Cambridge University Press.
- Woodruff D.S. 1989.** Genetic anomalies associated with *Cerion* hybrid zones: the origin and maintenance of new electromorphic variants called hybridzymes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **36**(3): 281–294.
- Yanchukov A., Hofman S., Szymura J.M., Mezhzherin S.V., Morozov-Leonov S.Y., Barton N.H. and Nürnberger B. 2006.** Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in western Ukraine: comparisons across transects and over time. *Evolution*, **60**(3): 583–600.