

IV. БИОЛОГИЯ. ЭКОЛОГИЯ. ГЕОЭКОЛОГИЯ

УДК 575.22:599:517.598:17

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ДИНАМИКА ГИБРИДНЫХ ЗОН МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Л.В. Фрисман^{1,2}, П.М. Бородин³, Е.Я. Фрисман¹¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан;²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток;³Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск

*Работа посвящена анализу процессов гибридизации и видообразования с использованием разных модельных систем. Приведены эмпирические данные по гибридным зонам обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758), домовый мышью (*Mus musculus* L., 1758) и красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779). Построены и исследованы математические модели, позволяющие дать количественную оценку факторам, обеспечивающим устойчивое сохранение размеров зон гибридизации и препятствующих дальнейшему распространению «чужеродных» генов.*

Введение

Рассмотрение вида как базовой единицы биоразнообразия в эволюционирующем мире привело к существованию более двух десятков критериев его определения [15, 20, 13, 33, 34, 29, 19]. Эти критерии являются в основе своей описательными и характеризуют вид либо как единицу эволюции (филетическую линию), либо как представителя биоразнообразия конкретного временного отрезка. Исключение составляет направленная на выявление сущности вида концепция Э. Майра, первоначально звучащая как «вид это группа скрещивающихся природных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп», позднее она была трансформирована в более общий вариант «вид – это защищенный генофонд» [21]. Указанная формулировка отражает предлагаемое А.Ю. Пузаченко (персональное сообщение) представление «вида» как точки устойчивого равновесия в формировании дивергенции генофондов. Отражая обе ипостаси (разнообразие и эволюция), она позволяет предполагать и даже указывает на периоды неполной защищенности генома (= процесс перехода к устойчивому равновесию) в эволюционной истории вида.

Реальная сложность процессов образования видов в природе предполагает многообразие моделей видообразования и возникающих картин дивергенции. Территория Евразии представляет собой уникальную «природную лабораторию» для исследования эволюционных преобразований ее биоты. Огромная протяженность в широтном и долготном направлении, сопровождающаяся сменой ландшафтных и климатических условий, крупные изолирующие барьеры, такие как горные цепи, крупные реки на материковой части и водные преграды между островами в океанической части создают уникальные условия для возникновения и самостоятельной эволюционной истории групп особей (систем популяций), заселяющих изолированные участки ареалов. Появление и исчезновение ледниковых щитов, поднятие и опускание уровня моря, приводящее к исчезновению проливов

между островами в океане, опускание границ степей к югу и поднятие границ лесных массивов на север материка в ледниковые периоды и межледниковья, изменения русел крупных рек и, наконец, антропогенный фактор, несомненно, накладывали значимый отпечаток на сценарии расселения, тем самым многократно создавая ситуации проверки «защищенности» генофондов, дивергированных за время изоляции. Возможность исследования только рецентного биоразнообразия, представляющего лишь миг в эволюционной истории видов, позволяет нам увидеть современный этап таких проверок – от несомненно внутривидовой клинальной географической изменчивости проявления признака (признаков) через спектр картин гибридных зон различной геометрии до обнаружения единичных экземпляров межвидовых гибридов.

При исследовании внутривидовой географической изменчивости иногда обнаруживается, что изменение частоты основного аллеля по ареалу вида имеет клинальный характер, это обычно является поводом для привлечения гипотезы адаптивности данной характеристики. Иное объяснение клинальной изменчивости базируется на анализе становления ареала, т.е. возникновения вторичного контакта и потоков миграций между некогда разделенными участками ареала, заселенными животными с различающимися геномами. Так, например, в возникновении картины клинальной изменчивости географии трансферрина в палеарктической части ареала берингийского суслика [3] значимое место мог занимать осуществленный в начале голоценового периода вторичный контакт между существовавшим изолятом Берингийского моста и основным азиатским массивом. Плавный характер клинальной изменчивости показывает, что за время существования изолирующего барьера не произошло репродуктивно значимого разделения геномов.

Более сложны и интересны случаи вторичного контакта некогда географически изолированных форм, ког-

да возникшая между ними зона интрогрессии имеет весьма ограниченные размеры глубины взаимопроникновения. Такая зона предполагает либо возникновение вторичного контакта в недавнем (в эволюционном смысле) прошлом, либо слабый обмен мигрантами в силу каких-либо географических, экологических причин между исходными аллопатрическими составляющими.

Согласно традиционным представлениям, гибридизация таксонов околовидового ранга у высших позвоночных рассматривается как показатель несовершенства «репродуктивно изолирующих механизмов». Судьба гибридных зон в контексте этих взглядов может быть двоякой. С течением времени «изолирующие механизмы» могут совершенствоваться и в конечном итоге привести к полной изоляции форм, ибо формы в результате широкой гибридизации взаиморастворяются и образуют единый таксон гибридогенного происхождения.

«Основное биологическое значение вида – поддержание целостности хорошо сбалансированных гармоничных генных пулов» [21]. Формирование этой целостности длительный процесс, в отдельные временные периоды которого наличие гибридных зон вносит значимый, а иногда и ведущий вклад.

Гибридные зоны млекопитающих: эмпирические данные

Гибридные зоны широко распространены среди растений и животных. Известно, что от трети до половины видов птиц соединены гибридными зонами [18]. Для млекопитающих подобных оценок нами не найдено, однако и здесь гибридизация достаточно широко представлена. Довольно часто в пределах одного таксона существует не одна, а несколько зон гибридизации. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* и домовая мышь (*Mus musculus*) – яркие примеры таких таксонов.

Обыкновенная бурозубка

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) населяет леса и лесостепи всей северной части Европы и Азии, где ее ареал достигает окрестностей озера Байкал. Этот вид характеризуется беспрецедентным для млекопитающих хромосомным полиморфизмом. К настоящему времени описано более 70 хромосомных рас этого вида [36, 5], а их реальное число, по-видимому, превышает 100. Предполагается, что предковый кариотип данного вида состоял из акроцентрических хромосом, а ныне наблюдаемый полиморфизм обусловлен возникновением и фиксацией различных Робертсоновских и полноплечевых реципрокных транслокаций [35, 6]. Каждая из предковых акроцентрических хромосом обозначается буквами латинского алфавита (например: g, h, i, k), и каждая хромосомная раса характеризуется специфическими комбинациями плеч в хромосомах варибельной части кариотипа. Например, раса 1 может иметь метацентрические хромосомы с комбинацией плеч gh и ik, раса 2 – метацентрические хромосомы gi и hk, раса 3 – метацентрические gi и акроцентрические h и k хромосомы.

Мы провели детальный анализ географического распространения, морфологических особенностей и мейотических характеристик бурозубок томской (gk, hi, mn, o, p, q, r) и новосибирской (go, hn, ik, mp, qr) хромосомных

рас и их природных гибридов. Представители томской расы населяют таежные районы Алтая и Кузнецкого Алатау, а новосибирской – смешанные леса и лесостепи Западносибирской низменности [22, 23, 35].

Особенности современного распространения хромосомных рас бурозубки в значительной степени определялись событиями последнего ледникового периода и перехода к Голоцену [31]. В это время на территории Западной Сибири располагалось гигантское ледниковое озеро [16]. В настоящее время большую часть этой территории населяет новосибирская раса. Предки ее заселили Западную Сибирь из ближайшего ледникового рефугиума, который, по-видимому, располагался в на юге Уральской горной системы. В настоящее время Урал заселяет несколько рас, весьма сходных по кариотипам с новосибирской [23, 24]. Томская раса имеет ряд кариотипических характеристик, позволяющих отнести ее к восточносибирской группе рас, которые ведут свое происхождение от предков, переживших ледниковый период в рефугиумах на юге Сибири. После отступления ледника предки томской расы расселялись в северном и западном направлениях [6, 24, 25]. При смыкании ареалов новосибирской и томской рас между ними образовалась узкая гибридная зона [26, 27]. Анализ распределения представителей двух рас выявил неожиданную закономерность: положение гибридной зоны совпадает с изолинией 200 м над уровнем моря [27], которая, как принято считать, разделяет два типа растительности – лесостепную и горнотаяжную [8]. Несмотря на то, что в месте непосредственного контакта двух рас не выявлено ни отчетливого физического барьера, ни резкой смены типов растительности и ландшафта, ширина гибридной зоны весьма незначительна и колеблется в пределах от одного до нескольких километров.

За время своего отдельного существования в разных ледниковых рефугиумах бурозубки новосибирской и томской хромосомных рас существенно дивергировали. Это проявилось в различии не только их кариотипов, но также и морфологических признаков. Мы проанализировали бурозубок трех кариотипических групп (новосибирских, томских, и гибридов между ними), населяющих центр гибридной зоны, где они могут свободно встречаться и скрещиваться между собой. Было установлено, что, несмотря на существенный возраст гибридной зоны (а он по нашим оценкам превышает 2000 лет), животные с кариотипами чистых рас не утратили своих собственных им морфологических особенностей, тогда как у межрасовых гибридов эти признаки были размыты и усреднены.

Хромосомные различия между родительскими расами также вносят вклад в репродуктивную изоляцию. Иммунофлуоресцентный и электронномикроскопический анализ мейотических хромосом гибридов показал, что в части генеративных клеток самцов перестроенные хромосомы способны образовывать нормальные синаптические конфигурации. Однако в большинстве сперматозоитов (от 40 до 85 % у разных гибридов) мы наблюдали образование унивалентов хромосом и других синаптических аберраций. В то же время у представителей роди-

тельских рас и рекомбинантов частота клеток мейотических с нарушениями спаривания хромосом не превышала 5–10 %. Даже в тех клетках гибридов, где спаривание хромосом было нормальным, мы наблюдали достоверное уменьшение частоты рекомбинации как в мультивалентах, так и в бивалентах. Случайное расхождение таких некрссоверных хромосом должно приводить к образованию до 50 % анеуплоидных несбалансированных гамет. Эти данные свидетельствуют о том, что плодовитость самцов гибридов первого поколения должна быть значительно снижена.

Детальный анализ генетической дивергенции новосибирской и томской хромосомных рас с использованием молекулярных маркеров (17 микросателлитных локусов, 39 AFLP локусов) показал их достоверную дифференциацию ($F_{ST} = 0.034$ для микросателлитных маркеров и $F_{ST} = 0.031$ для AFLP маркеров) [28]. Оценка уровня дивергенции парапатрических хромосомных рас подтвердила подвидовой статус исследованных рас. В то же время данные оценки дифференцированного потока генов через гибридную зону с использованием 12 микросателлитных локусов локализованных в инвариантных и 5 локусов в вариабельных хромосомах показали значимость прекопуляционных = излирующих барьеров и/или частичной стерильности межрасовых гибридов, а не нарушений в рекомбинации и сегрегации хромосом.

Таким образом, как пре-, так и пост-копулятивные механизмы репродуктивной изоляции, по-видимому, существенно ограничивают поток генов между хромосомными расами обыкновенной бурозубки в районе гибридной зоны. Под действием случайных генетических процессов (возникновения и накопления хромосомных перестроек и нейтральных генных мутаций) и под действием естественного отбора в разных экологических условиях они дивергировали как кариотипически, так и генетически до состояния частичной хромосомной и генетической несовместимости. Это позволяет нам рассматривать Новосибирскую и Томскую хромосомные расы как биологические виды на ранней стадии видообразования.

Домовая мышь

Более чем 40-летний период генетических исследований домашней мыши (*Mus musculus* L. 1758) позволяет предположить, что синантропный этап истории этого вида демонстрирует бурное разрушение ранее сложившейся между географическими группами домашних мышей дифференциации. Процесс дифференциации, длившийся сотни тысяч лет и приведший к формированию форм (запад Евразии = *domesticus*; юго-восток Евразии = *castaneus*; Центральная Азия = *musculus*), в исторически короткий период сменился на дедифференциацию, вызванную гибридизацией. Поражает изобилие количества и качественное разнообразие зон гибридизации у домашней мыши Евразии. На стыке ареалов форм известны различные зоны гибридизации от узкой и стабильной с элементами репродуктивной изоляции (европейская гибридная зона *musculus u domesticus*) [32, 12] до широкой, продолжающей изменять свои очертания в настоящее время (дальневосточная гибридная зона *musculus* –

castaneus) [11]. Существуют гибридные зоны в районах «транзитного» перемещения синантропных форм домашних мышей, где, по-видимому, происходило образование гибридного генофонда не просто как результата вторичного контакта двух форм, но как продукта разновременных наслоений [4]. И, наконец, существует спорадическое появление характеристик одного таксона в пределах ареала другого далеко от общих границ, обусловленное синантропным «засорением» отдельными экземплярами с включением их характеристик в геном обитателей данного региона.

Красная полевка

Красная полевка (*M. rutilus* Pallas, 1779) заселяет лесную зону северной Евразии, от Швеции и Норвегии на западе, до западных частей Северной Америки. Она обитает в лесных участках лесо-, луго- и тундростепей, в горах до верхних пределов леса, а также в пойменных лесах степной зоны. Этот вид представляет примеры зон гибридизации различного характера.

Гибридная зона красной полевки на юго-востоке российской части ее ареала (Нижнее Приамурье, Среднее Приморье) [17] имеет ограниченные размеры глубины взаимопроникновения исходных форм и, по-видимому, предполагает возникновение их вторичного контакта в недавнем (в эволюционном смысле) прошлом либо слабый обмен мигрантами в силу каких-либо экологических причин. Она, несомненно, отражает не более чем внутривидовой характер дифференциации исходных форм.

В то же время на западе ареала красная полевка на значительных пространствах симпатрична с рыжей полевкой (*M. glareolus*). Существуют сведения о находках единичных гибридов между этими видами в настоящее время и о гибридизации, возможно, более значимой в прошлом [1]. Еще один пример гибридизации в прошлом представлен на востоке, в американской части ареала красной полевки. Здесь обнаружена гибридная зона между *M. rutilus* и *M. gapperi* [30]. *M. rutilus* в настоящее время географически изолированы от гибридных популяций и от *M. gapperi*. Интересно, что на территории гибридной зоны все особи несут признаки гибридизации, т.е. данная гибридная зона является самоподдерживающейся идентичностью.

Теоретический анализ эволюционной динамики гибридных зон

Как следует из вышеизложенного, накоплен очень большой эмпирический материал о характере взаимопроникновения генов в зоне гибридизации видов и механизмах, препятствующих этому проникновению и «защищающих» генофонд. Однако проведенные исследования носят описательный характер и, как правило, не позволяют дать количественную оценку факторам, обеспечивающим устойчивое сохранение размеров зон гибридизации и препятствующим дальнейшему распространению «чужеродных» генов. Такая оценка может быть получена теоретически путем построения и исследования математической модели рассматриваемого эволюционного процесса.

Локально-специфический отбор

Исследуем условия сохранения генетической устойчивости смежных популяций двух форм околотовидового ранга, расположенных в зоне контакта этих форм. Вначале рассмотрим ситуацию, когда основным механизмом сохранения генетической изолированности форм оказывается локально-специфический отбор, поддерживающий разные генотипы в смежных местообитаниях. Предположим, что действие отбора можно маркировать аллелями одного локуса. Пусть одна из форм, численность которой равна x_1 , маркирована аллелем A , адаптивным в ее местообитании, а вторая форма, численность которой равна x_2 , маркирована своим адаптивным аллелем B . Будем считать, что относительная приспособленность форм AA в первом местообитании равна $1+s$, относительная приспособленность форм BB в этом местообитании равна $1-s$, а гибриды AB имеют промежуточную относительную приспособленность, равную 1. Симметрично, относительная приспособленность форм AA во втором местообитании равна $1-s$, форм BB в этом местообитании равна $1+s$, а приспособленность гибридов также равна 1. Кроме того, предположим, что: 1) рост численности популяций контролируется экологическими факторами – все приспособленности зависят от численности популяции, эта зависимость мультипликативно описывается функцией $f(x)$ [9, 10]; 2) между популяциями (местообитаниями) имеет место миграционный обмен свободно скрещивающимися особями и коэффициент миграций (доля мигрантов) равен m . В этом случае легко вывести (по аналогии с Фрисман, 1986) [9] следующую систему уравнений для динамики концентрации аллеля A в первом местообитании (q_1), концентрации аллеля B во втором местообитании (q_2), численностей популяций в этих местообитаниях x_1 и x_2 , соответственно:

$$\begin{aligned} \dot{q}_1 &= sq_1(1+q_1)f(x_1) + m \frac{x_2}{x_1}(q_1+q_2-1)f(x_2) \\ \dot{q}_2 &= sq_2(1+q_2)f(x_2) + m \frac{x_1}{x_2}(q_1+q_2-1)f(x_1) \\ \dot{x}_1 &= (1-m)((1+s(2q_1-1))f(x_1)-1)x_1 + \\ &+ m(((1+s(2q_2-1))f(x_2))-1)x_2 \\ \dot{x}_2 &= (1-m)((1+s(2q_2-1))f(x_2)-1)x_2 + \\ &+ m(((1+s(2q_1-1))f(x_1))-1)x_1 \end{aligned} \quad (1)$$

Для системы (1) возможно единственное нетривиальное состояние равновесия, которое можно интерпретировать как наличие гибридной зоны. В силу симметрии равновесные численности популяций \bar{x}_1 и \bar{x}_2 одинаковы, равны также равновесные частоты морф A_1 и A_2 в «своих» местообитаниях. Они легко вычисляются:

$$\bar{q}_1 = \bar{q}_2 = \frac{1}{2} \left(1 - \frac{2m}{s} + \sqrt{1 + \frac{4m^2}{s^2}} \right) \quad (2)$$

и тем ближе к единице, чем меньше соотношение m/s . Несколько сложнее получить условие устойчивости нетривиального равновесия – условие устойчивости гибридной зоны. Математическое исследование показывает,

что необходимым условием устойчивости является требование убывания функции $f(x)$, которое легко интерпретировать как наличие плотностно-зависимого экологического лимитирования роста численности популяций в каждом местообитании. Более того, устойчивость гибридной зоны определяется значением параметра

$$b = \bar{x}f'(\bar{x})/f(\bar{x}), \quad (3)$$

который характеризует интенсивность этого экологического лимитирования. В окончательном виде условие устойчивости гибридной зоны может быть получено в виде следующего неравенства:

$$b > \frac{2m}{1+s-4m}. \quad (4)$$

Таким образом показано, что локально специфический отбор при любой его интенсивности может привести к формированию устойчивой гибридной зоны, причем различия в частотах альтернативных форм в смежных местообитаниях будут тем больше, чем больше соотношение параметров s/m . При отсутствии отбора (но при наличии любого потока миграций) популяции будут перемешиваться ($q = 0,5$ при $s = 0$), в отсутствие миграций при любой не нулевой интенсивности отбора популяции в разных местообитаниях (по существу в разных биотопах) окажутся различны и однородны ($q = 1$ при $m=0$). Устойчивость гибридной зоны определяется интенсивностью экологического лимитирования популяции, причем для устойчивости достаточно относительно небольшого лимитирования: при $s = 4m$, например, достаточно $b > 2m$.

Распределение разных форм по разным местообитаниям не удивительно. Формы оказываются приспособлены к «своим» биотопам, и зоны контакта тем резче, чем эта приспособленность больше и чем меньше миграционная активность особей. Куда интереснее появление гибридных зон на однородных ареалах.

Пониженная приспособленность гибридов на однородном ареале

Рассмотрим теперь ситуацию, когда относительная приспособленность как форм AA , так и форм BB на всем ареале равны 1, в то время как гибриды AB имеют пониженную относительную приспособленность, равную $1-s$. В этом случае система (1) преобразуется к виду:

$$\begin{aligned} \dot{q}_1 &= -sq_1(1+q_1)(1-2q_1)f(x_1) + m \frac{x_2}{x_1}(q_1+q_2-1)f(x_2) \\ \dot{q}_2 &= -sq_2(1+q_2)(1-2q_2)f(x_2) + m \frac{x_1}{x_2}(q_1+q_2-1)f(x_1) \\ \dot{x}_1 &= (1-m)((1-2sq_1(1-q_1))f(x_1)-1)x_1 + \\ &+ m(((1-2sq_2(1-q_2))f(x_2))-1)x_2 \\ \dot{x}_2 &= (1-m)((1-2sq_2(1-q_2))f(x_2)-1)x_2 + \\ &+ m(((1-2sq_1(1-q_1))f(x_1))-1)x_1 \end{aligned} \quad (5)$$

Для системы (5) также возможно нетривиальное состояние равновесия, которое можно интерпретировать как наличие гибридной зоны. Равновесные частоты морф A_1 и A_2 в этом случае оказываются равными:

$$\bar{q}_1 = \bar{q}_2 = \frac{1}{2} \left(1 + \sqrt{1 - \frac{4m^2}{s^2}} \right), \quad (6)$$

откуда следует, что такая гибридная зона возможна, только если $s > 4m$, т.е. в случае, когда коэффициент отбора вчетверо превосходит коэффициент миграций. Условие устойчивости гибридной зоны в этом случае может быть записано в виде неравенства:

$$b > \frac{2m(s+2m)}{2m(s+2m) + (1-2m)(s+6m)}. \quad (7)$$

Параметр b характеризует интенсивность экологического лимитирования – скорость убывания функции $f(x)$ с ростом численности x вблизи равновесия. Если вид функции не меняется, то, интегрируя (3), получаем:

$f(x) = C/x^b$. Следовательно, при $b = 1$ $f(x)$ убывает как гиперболическая функция. В этом случае неравенство (7) – условие устойчивости гибридной зоны может быть записано в простом виде [2]: $s > 6m$. При более сильном экологическом лимитировании, когда $b > 1$, это условие ($s > 6m$) является достаточным для устойчивости, при более слабом ($b < 1$) – необходимым.

Сопоставление неравенств (4) и (7) позволяет заключить, что при одних и тех же коэффициентах миграций для формирования гибридной зоны в случае локально-специфического отбора требуется заметно меньшее давление как селективных, так и экологических лимитирующих факторов, чем в случае однородного ареала с отбором, направленным против гибридных форм. Однако возможность формирования гибридной зоны на основе пониженной приспособленности гибридов является куда более интересной с теоретической точки зрения, поскольку этот же механизм может привести к направленному увеличению степени генетической изоляции, поскольку запускает дополнительный вектор отбора, препятствующий скрещиванию различающихся форм [14, 7]. Именно эти явления мы и наблюдаем на примерах, приведенных в предыдущем разделе.

Проведенный модельный анализ процессов формирования гибридных зон позволил получить количественные условия, обеспечивающие их устойчивость, причем эти условия записываются как ограничения на параметры системы. Однако в реальной ситуации параметры системы тоже меняются. Эти изменения (в отличие от «быстрой» динамики численности и частот форм), происходят медленно и постепенно. Система «скользит» в параметрическом пространстве вслед за вековыми изменениями. Пока система находится вдали от «бифуркационных границ» (уравнения которых задаются, например выражениями (4) или (7) при замене неравенств на равенства) ничего существенного не происходит: сформированные гибридные зоны остаются устойчивыми, новых зон не возникает. Однако если вековые «глобальные изменения» привели к пересечению бифуркационных границ и прохождению «точек бифуркаций», то дальнейшая динамика может измениться коренным образом. Размывание границ биотопов при локально-специфичес-

ком отборе, уменьшение относительного давления отбора на гибридные формы или общее уменьшение экологического лимитирования может привести к потере устойчивости гибридных зон, их размыванию и постепенному исчезновению. Увеличение фрагментации и дифференциации биотопов, усиление отбора против гибридных форм, рост экологического давления на популяции приводят к обратным процессам увеличения «запаса устойчивости» зон гибридизации, уменьшению их протяженности и большему перепаду частот форм на границах. В экспериментальных исследованиях постепенно обнаруживается и проявляется весь спектр описанных процессов и явлений.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы интеграционных исследований СО РАН и ДВО РАН, проект «Экспериментальный и биоинформационный анализ видообразования у млекопитающих и птиц» № 09-П-СО-06-006.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Костыгов А.Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, ARVICOLINAE, RODENTIA) на территории России с анализом зоны интрогрессии мтДНК близкородственного вида - красной полевки (*Cl. rutilus*) // Генетика. 2009. Т. 45, № 5. С. 610–623.
2. Базыкин А.Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе смежных популяций // Генетика, 1972. Т. 8, № 11. С. 155–161.
3. Воронцов Н.Н., Фрисман Л.В., Надлер Ч.Ф., Хоффман Р.С., Сердюк В.А. Популяционная генетика и геогеография диких млекопитающих. Сообщ. 6. Геогеография трансферринов в амфиберингийских популяциях берингийского суслика // Генетика. 1987. Т. 23, № 4. С. 725–738.
4. Милюшников А.Н., Лавренченко Л.А., Лебедев В.С. Происхождение домашних мышей Закавказья (надвидовой комплекс *Mus musculus*). Новый взгляд на пути их расселения и эволюцию // Генетика. 2004. Т. 40, № 9. С. 1234–1250.
5. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Балакирев А.Е. 2004. Иерархия внутривидовых таксонов обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora), и таксономическая структура вида млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 83. С. 199–212.
6. Поляков А.В., Панов В.В., Ладыгина Т.Ю., Бочкарев М.Н., Родионова М.И., Бородин П.М. Хромосомная эволюция обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в послеледниковое время на юге Урала и Сибири // Генетика. Т. 37, № 4. 2001. С. 1–8.
7. Расницын А.П. К вопросу о виде и видообразовании. Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 15–22.
8. Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. Типы лесов в горах южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 210 с.

9. Фрисман Е.Я. Первичная генетическая дивергенция (теоретический анализ и моделирование). Владивосток.: ИАПУ, ДВНЦ АН СССР. 1986. 160 с.
10. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности популяции // Генетика. 2009. Т. 45, № 9. С. 1277–1286.
11. Якименко Л.В., Коробицына К.В., Фрисман Л.В. Мориваки К., Йонекава Х. Генетические исследования домовых мышей в гибридной зоне Приморского края // Генетика. 2000. Т. 36, № 1. С. 77–86.
12. Britton-Davidian J., Fel-Clair F., Lopez J., Alibert P., Boursot P. Postzygotic isolation between the two European subspecies of the house mouse: estimates from fertility patterns in wild and laboratory-bred hybrids // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. V. 84, № 3. P. 379–393.
13. Dobzhansky Th. Mendelian populations and their evolution // The American Naturalist. 1950. V. 74. P. 312–321.
14. Dobzhansky Th. Genetics and origin of species. 3-rd ed. Columbia University Press. N.Y. 1951. 423 p.
15. Du Rietz G.E. The fundamental units of biological taxonomy // Svens Botanisk Tidskrift. 1930. V. 24. P. 333–428.
16. Frenzel, B., Pecci, M. and Velichko A.A. Atlas of Palaeoclimates and Palaeoenvironments of the Northern Hemisphere. G. Fischer, Stuttgart. 1992.
17. Frisman L.V., Pavlenko M.V., Korobitsyna K.V., Kartavtseva I.V., Korablev B.P. Geographic distribution of hemoglobin in *Myodes rutilus* of Asian Far East // Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics. Abstracts. Vladivostok, 2009. P. 19.
18. Hewitt G. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // Molecular Ecology. 2001. V. 10, № 3. P. 537–549.
19. Kornet D. Permanent splits as speciation events: a formal reconstruction of the intermodal species concept // J. Theor. Biol. 1993. V. 194. P. 407–435.
20. Mayr E. Speciation phenomena in birds // The American Naturalist. 1940. V. 74. P. 249–278.
21. Mayr E. What is species and what is not? // Philosophy of Science. 1996. V. 63. P. 262–277.
22. Polyakov, A.V., Volobouev, V.T., Borodin, P.M. and Searle J.B. Karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) with exceptionally large ranges: the Novosibirsk and Tomsk races of Siberia. Hereditas. 125. 1996. P. 109–115.
23. Polyakov, A.V., Borodin, P.M., Lukanova, L., Searle, J.B. and Zima J. The hypothetical Old-Northern chromosome race of *Sorex araneus* found in the Ural Mts // Ann. Zool. Fin. 34. 1997. P. 139–142.
25. Polyakov, A.V., Zima, J., Banaszek, A., Searle, J.B. and Borodin, P.M. (a) New chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* from Eastern Siberia // Acta Theriol. V. 45. 2000. P. 11–18.
26. Polyakov, A.V., Zima, J., Searle, J.B., Borodin P.M. and Ladygina, T.Y. (2000b) Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in the Ural Mts: a link between Siberia and Scandinavia? // Acta Theriol. V. 45. P. 19–26.
27. Polyakov, A.V., Onischenko, S.S., Ilyashenko, V.B., Searle, J.B. and Borodin P.M. (2002) Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of *Sorex araneus* in a zone of parapatry // Acta Theriol. V. 47. P. 381–387.
28. Polyakov, A.V., Volobouev, V.T., Aniskin, V.M. and Borodin P.M. (2003) Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in West Siberia // Mammalia. V. 67. P. 201–207.
29. Polyakov A.V., Ilyashenko V.B., Onischenko S.S. et al. AFLP diversity between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Comparative Cytogenetics. 2009. V. 3. P. 85–89.
30. Rosen D.E. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography // Systematic Zoology. 1978. V. 27, № 2. P. 159–188.
31. Runck Amy M., Matocq Marjorie D. Cook and Joseph A. Historic hybridization and persistence of a novel mitochondrial combination in red-backed voles (genus *Myodes*) // BMC Evolutionary Biology 2009, 9:114 doi:10.1186/1471-2148-9-114
32. Searle J.B. Factors responsible for a karyotypic polymorphism in the common shrew, *Sorex araneus* // Proc R Soc Lond B. 1986. V. 229. P. 277–298.
33. Selander R., Hunt W., Yang S. Rrotein polymorphism and genetic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse // Evolution. 1969. V. 63, № 2. P. 379–390.
34. Simpson G.G. The species concept // Evolution. 1961. V. 5, № 4. P. 285–298.
35. Van Valen L. Ecological species, multispecies, and oaks // Taxon. 1976. V. 25. P. 233–239.
36. Volobouev V.T. Phylogenetic relationships of the *Sorex araneus-arcticus* species complex (Insectivora, Soricidae), based on high-resolution chromosome analysis // J. Hered. 1989. V. 80. P. 284–290.
37. Wojcik JM, Borodin PM, Fedyk S, Fredga K, Hausser J, Mishta A, Orlov VN, Searle JB, Volobouev V, Zima J. The list of the chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // Mammalia. 2003. V. 67. P. 169–178.

*The processes of hybridization and speciation are analyzed in the paper with the use of different model systems. Empirical data on hybrid zones within three taxa are given in the article. These taxa are the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758), the house mouse (*Mus musculus* L., 1758) and the red vole (*Myodes rutilus* Pallas, 1779). The mathematical models, which allow to quantify such factors as ensuring the sustainable conservation of zones of hybridization size and the factors preventing a further spread of «alien» genes are constructed and studied.*