

**TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL**

**Anti Biedermann**

# **HÜBRIDISEERUMINE EUROOPA IMETAJATE SEAS**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Urmas Saarma, PhD

Kaasjuhendaja: Egle Tammeleht, PhD

**TARTU 2020**

## **Infoleht**

Hübridiseerumine on nüüdisajaks täheldatud kui üsna tavaline nähtus, kus ligikaudu 10% kõikidest liikidest hübridiseerub, mistõttu on see tunnistatud oluliseks evolutsiooniliseks faktoriks. Võõraste geenide introgressioon võib suurendada liigi kohasust, kuid see võib samuti viia kohasuse languseni kohalike kohastumuste kaotamise tõttu. Sellest hoolimata on hübridiseerumine loomades alles lähiajal tähelepanu võitnud. Selle töö käigus koguti andmeid eesmärgiga anda ülevaade Euroopas hübridiseeruvatest imetajatest ning analüüsida hübridiseerumise nähtust üldiselt. Hübridiseerumine on Euroopa imetajate seas tavalisem kui arvatud ja hübridiseerumisele järgnes pea alati introgressioon.

Hübridiseerumises osutusid olema oluliseks nii looduslikud kui ka inimfaktorid.

Hübridiseerumisest tekkinud looduskaitseprobleemid ohustavad populatsioone nii otseselt bioloogiliste protsesside läbi kui ka kaudselt läbi looduskaitse tegevuse raskendamise.

Märksõnad: hübriid, hübridiseerumine, introgressioon, imetajad, looduskaitse

## **Abstract**

In recent years, hybridization and the introgression that comes along with it has been acknowledged as an important factor in evolution. Introgression of foreign genes can lead to an increase in fitness but can also lead to a loss of fitness due to a loss of adaptations. Despite this, hybridization in animals has gained attention only in recent years. Information was gathered in the process of this thesis to review hybridization in European mammals and to analyze hybridization in general. Hybridization in European mammals is more common than thought and hybridization was almost always followed by introgression. Important factors in hybridization were both natural and anthropogenic. Conservation issues born from hybridization endanger populations both directly via biological processes and indirectly via the jeopardizing of conservative efforts.

Keywords: hybrid, hybridization, introgression, mammal, conservation

## Sisukord

|  |    |
|--|----|
| 1. Sissejuhatus .....  | 5  |
| 2. Materjal ja meetodid .....                                    | 6  |
| 3. Hübridiseerumine seltsis kiskjalised (Carnivora) .....        | 7  |
| 3.1 Perekond koer ( <i>Canis</i> ).....                          | 7  |
| 3.2 Perekond kass ( <i>Felis</i> ) .....                         | 10 |
| 3.3 Perekond kärp ( <i>Mustela</i> ) .....                       | 12 |
| 3.4 Perekond nugis ( <i>Martes</i> ) .....                       | 14 |
| 3.5 Perekond rebane ( <i>Vulpes</i> ).....                       | 15 |
| 3.6 Perekond karu ( <i>Ursus</i> ) .....                         | 15 |
| 3.7 Sugukond hülglased (Phocidae) .....                          | 15 |
| 4. Hübridiseerumine seltsis sõralised (Artiodactyla) .....       | 17 |
| 4.1 Perekond metssiga ( <i>Sus</i> ).....                        | 17 |
| 4.2 Perekond piison ( <i>Bison</i> ) .....                       | 18 |
| 4.3 Perekond kits <i>Capra</i> .....                             | 18 |
| 4.4 Perekond mägikits ( <i>Rupicapra</i> ) .....                 | 19 |
| 4.5 Perekond lammas ( <i>Ovis</i> ) .....                        | 21 |
| 4.6 Perekond metskits ( <i>Capreolus</i> ) .....                 | 22 |
| 4.7 Perekond hirv ( <i>Cervus</i> ) .....                        | 23 |
| 4.8 Perekond põhjapõder ( <i>Rangifer</i> ) .....                | 24 |
| 5. Hübridiseerumine seltsis närilised (Rodentia) .....           | 26 |
| 5.1 Perekond suslik ( <i>Spermophilus</i> ).....                 | 26 |
| 5.2 Perekond lethiir ( <i>Myodes</i> ) .....                     | 26 |
| 5.3 Perekond uruhiir ( <i>Microtus</i> ).....                    | 28 |
| 5.4 Perekond hiir ( <i>Mus</i> ).....                            | 30 |
| 6. Hübridiseerumine seltsis jäneselised (Lagomorpha).....        | 33 |
| 6.1 Perekond jänes ( <i>Lepus</i> ) .....                        | 33 |
| 6.2 Perekond küülik ( <i>Oryctolagus</i> ) .....                 | 34 |
| 7. Hübridiseerumine seltsis putuktoidulised (Eulipotyphla) ..... | 36 |
| 7.1 Perekond siil ( <i>Erinaceus</i> ).....                      | 36 |
| 7.2 Perekond mutt ( <i>Talpa</i> ) .....                         | 36 |
| 7.3 Perekond karihiir ( <i>Sorex</i> ) .....                     | 37 |
| 8. Hübridiseerumine seltsis käsitiivalised (Chiroptera) .....    | 40 |
| 8.1 Perekond lendlane ( <i>Myotis</i> ).....                     | 40 |

|   |    |
|---|----|
| 8.2 Perekond <i>Eptesicus</i> .....   | 41 |
| 8.3 Perekond <i>Pipistrellus</i> .....  | 41 |
| Järeldused .....  | 43 |
| Kokkuvõte .....   | 48 |
| Summary .....   | 49 |
| Tänuavaldus.....  | 50 |
| Kasutatud kirjandus .....   | 51 |
| Lisa 1. Ülevaattetabel Euroopa imetajate hübriidiseerumist käsitlevates uurimustest ..... | 76 |
| Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.....      | 77 |

# 1. Sissejuhatus

Hübriidiseerumine on defineeritud kui kahe erineva geneetilise üksuse ristumine ja järglaste saamine. Juhul kui järglased on viljakad ja risutvad tagasi vanempopulatsioonile on tegemist introgressiivse hübriidisatsiooniga ehk introgressiooniga. Hübriidiseerumine on nüüdisajaks täheldatud kui üsna tavaline nähtus, kus ligikaudu 10% kõikides liikides hübriidiseerub (Mallet 2005), ja seetõttu on tunnustatud oluliseks evolutsiooniliseks faktoriks (Abbott *et al.* 2013). Introgressioon võib anda eelise puhaste isendite ees (Whitlock *et al.* 2000; Keller *and* Taylor 2010), kuid see võib samuti viia kohasuse languseni kohalike kohastumuste kaotamise tõttu (Frankham *et al.* 2011). Ohustatumates populatsioonides võib introgressioon viia isegi liigi geneetilise väljasuremiseni (Rhymer *and* Simberloff 1996).

Tänapäevases maailmas on inimõju kõikjal ja seda on näha ka hübriidiseerumises. Inimesed on soodustanud hübriidiseerumist keskkonna muutustega, elupaikade hävitamisega ja küttimisega (Allendorf *et al.* 2001; McFarlane *and* Pemberton 2019). Samuti on inimesed otseselt viinud hübriidiseerumiseni võõrliikide või võõrastest populatsioonidest loomade sisse toomisega (Rhymer *and* Simberloff 1996; Keller *and* Taylor 2010). Oluline roll on ka inimestel kodustatud või vangistuses olevate loomade lahti pääsemisel, mis võib viia otseselt kahjuliku introgressioonini, mille käigus liigid kaotavad kohalikud kohastumused (Randi 2008; Frankham *et al.* 2011).

Hübriidiseerumist on kaua aega täheldatud taimedes, aga loomade seas on see teema rohkemat tähelepanu võitnud alles hiljuti (Rhymer *and* Simberloff 1996). Hübriidiseerumist on uuritud eri liikide vahel ja eri kohtades, kuid andmete kogus ja kvaliteet varieerub märgatavalt. Sellest tulenevalt on selle töö eesmärk anda põhjalik ülevaade Euroopas hübriidiseerivates imetajatest, nende olukorrast, andmete kogusest ning kvaliteedist. Töö teine eesmärk on kogutud andmete põhjal moodustada ülevaatlik tabel ja teha üldine analüüs, mille käigus on plaanis leida liikide taksonoomia, geograafia ja käitumuslike seoseid hübriidiseerumisega.

## 2. Materjal ja meetodid

Antud töö on suures osas kirjutatud ülevaate artikli formaadis. Töö käigus kogutud andmete analüüs on peatükis Järeldused. Kirjanduse otsingul kasutati põhiliselt andmebaase PubMed ja Google Scholar. Otsingus kasutati kombineeritult märksõnu: „hybrid“, „hybridization“, „introgressioon“, liigi/perekonna nimi inglise ja ladina keeles, geograafilise regiooni nimi. Eelistatult kasutati artikleid avaldatud vahemikus 2000 – 2021. Analüüsi kaasati nii tänapäevaseid kui ka iidseid hübriidiseerumise juhtumeid. Töös uuriti hübriidiseerumist nii metsikute loomade vahel kui ka metsikute ja kodustatud loomade vahel. Hübriidiseerumise nähtust uuriti kogu geograafilise Euroopa piirides, k.a Ukraina ja Venemaa Euroopa osas. Analüüsi ei kaasatud Kaukaasia alasi ega Türgit.

Loetud artiklite ja teiste kirjandusteoste põhjal koostati tabel, milles on välja toodud taksonoomilised seosed, hübriidide osakaal, introgressioon, lühi kokkuvõtte töö hübriidiseerumise teemal kirjutatud osadest ja töös esile toodud hübriidiseerumise tegurid. Tabelisse lisati olulist informatsiooni sisaldavad või autori hinnangul relevantsed artiklid ja teosed.

Tabelis leiti hübriidiseeruvate liikide osakaal perekonnas jagades hübriidiseerivad liigid kõikide Euroopas elavate sama perekonna liikmete arvuga. Hübriidide osakaal leiti tööst või arvutati jagades hübriidide arvu kõikide metsikute isendite arvuga. Introgressiooni osakaal leiti jagades tagasiristunud (F2 ja pärast) isendid kõikide isenditega. Andmete puudumisel või ebaselgusel märgiti „n/a“.

### 3. Hübridiseerumine seltsis kiskjalised (*Carnivora*)

#### 3.1 Perekond koer (*Canis*)

Perekonnas koer (*Canis*) on hübridiseerumise võimelised kõik perekonna liikmed.

Euroopas on levinud hallhunt (*C. lupus*), harilik šaakal (*C. aureus*) ja koer (*C. familiaris*).

Selle perekonna liikmete evolutsioonis on mänginud olulist rolli hübridiseerumine (Gopalakrishnan *et al.* 2018), mistõttu pakub see meile olulise võimaluse uurida hübridiseerumise eri faktoreid tänapäeval ja minevikus.

Euroopas on hundi populatsioonid jagatud 10 nn peapopulatsiooniks (Potts *and* Hecker 2007; Chapron *and* Treves 2016). Eelmise sajandi jooksul kütiti ta aga peaaegu või täielikult välja suremiseni paljudes kohtades (Breitenmoser 1998). Selle tulemusena on paljud riigid alustanud projekte, mille eesmärgiks on taastada kadunud hundi populatsioonid. Nüüdseks on nende populatsioonid enamikes Euroopa riikides taastumas (Randi 2011).

Nende seast kõige rohkem hübridiseerumist esineb populatsioonides, kus on : 1) tugev inimõju – praegu või minevikus (Volokh 2011; Hindrikson *et al.* 2012; Moura *et al.* 2014), 2) kasvav populatsioon, mis vaikselt laiendab oma areaali (Randi *and* Lucchini 2002; Godinho *et al.* 2011), 3) populatsiooni killustatus ning/või tihedus (Randi *and* Lucchini 2002; Kusak *et al.* 2018), 4) hulkuvate koerte arv (Andersone *et al.* 2002; Vilà *et al.* 2003; Kusak *et al.* 2018). Teised faktorid tunduvad pigem liiga väikse mõjuga, kuid oluline on veel hundi-koera hübridiseerumise dünaamika.

Hunt-koer hübridiseerumisel on täheldatud, et ristuvad peaaegu alati isaskoera ja emashunt, kuid isaskoertel puudub vanemhoole instinkt ja seetõttu jääb emashunt poegi üksi kasvatama (Hindrikson *et al.* 2012). Ühe vanema poole hoole puudumine aga oluliselt langetab järglaste ellujäämis võimalust ja sotsialiseerumist, mistõttu on järeldatud, et hübriidid pole introgressiooni võimelised (Vilà *and* Wayne 1999). Bassi *et al.* (2017) aga leidis tõestust vastupidisele. Ta täheldas oma töös, et ühe vanema hoole puudumisest hoolimata on nii hundid kui ka koerad väga sotsiaalsed ja õppimisvõimelised loomad. Seetõttu suudavad hübriidid liituda geneetiliselt puhaste hundi karjadega või moodustada isegi oma karja. Samuti leidis ta, et nad isegi küttisid samu saakloomi ja okupeerisid sama alasi.

Introgressioon koerte ja huntide vahel on protsess, mis on toimunud hundi kodustamisest saati (Pilot *et al.* 2018). Fan *et al.* (2016) leidis oma töös, et Euroopa huntide genoomist oli kuni neljandik koera päritoluga. Ta täheldas, et see nähtus on arvatavasti tingitud koerte ja huntide pidevast geeni voolust, kus iseseisvalt evolutsioneerunud kasulikud muutused kandusid hundilt koerale ja vastupidi. Tänapäevast introgressioon on üldiselt hundi populatsioonides vähe (Leonard *et al.* 2013). Galaverni *et al.* (2017) leidis oma töös üllatavalt palju hübriide, kuid introgresseerunud genoomi osakaal oli ikkagi vähe (8%) ning ta oletas, et umbes 7 generatsiooniga oleks see osakaal <1%.

Samas leidis Salvatori *et al.* (2019) Kesk-Itaalias väga kõrge hübriidide osakaalu, tema arvestustel kuni pooled isendid olid introgresseerunud mingil tasemel. See töö toetab Bassi *et al.* (2017) leide, et hübriididel pole tingimata alati madalam kohasus kui metsikutel isenditel. Salvatori *et al.* (2019) täheldas, et introgressioon võib isegi levida puhtalt hübriidsete isendite ristumisel puhaste isenditega. Seega võib hübriidiseerumine ja ka introgressioon olla palju aktuaalsem oht kui on varem arvatud.

Geograafiliselt saab jaotada Euroopa hundi populatsioonid põhja populatsioonideks, kus hübriidiseerumine on haruldasem ja probleemid on seotud pigem inbriidingu ning geneetilise vaesusega (Ellegren 1999; Jansson *et al.* 2012; Smeds *et al.* 2021), ja lõuna populatsioonid, kus hübriidiseerumine on tüüpilisem, aga populatsioonid on taastumas ja areaalid lainenemas (Randi *and* Lucchini 2002; Fabbri *et al.* 2007; Godinho *et al.* 2011). Eraldi väärib mainimist Venemaa Euroopa osa populatsioonid, mis on 1990-ndatel toimunud üleküttimisest hoolimata geneetiliselt mitmekesine ja madala hübriidiseerumis tasemega (Korablev *et al.* 2021).

Ukraina on näide sellest, kus oli väga tugev inimõju piiramata küttimise näol, mis viis hübriidiseerumise kasvule. Pärast piirangute käibesse minekut populatsioonid aga taastusid ja hübriidisatsiooni juhtumite arv langes (Volokh 2011). Bulgaaria aga näide sellest, kuidas praegune piiranguteta küttimine avaldab tugevat kahjuliku mõju populatsioonide elujõulisusele. Nii inbriiding kui ka hübriidisatsioon on kõrgel tasemele võrreldes teiste euroopa hundi populatsioonidega (Moura *et al.* 2014).

Iberia poolsaare (Godinho *et al.* 2011; Pacheco *et al.* 2017; Torres *et al.* 2017), Itaalia (Randi *and* Lucchini 2002; Verardi *et al.* 2006; Iacolina *et al.* 2010) ja Alpi (Fabbri *et al.* 2007; Dufresnes *et al.* 2019) populatsioonid on sarnased, nad on läbinud pudelikaela ja on hetkel taastumas. Levikuala laieneb ja sellega kaasneb populatsiooni hajumine ja lõpuks ka

hübriidisaatsioon, kuigi Ibeerias on täheldatud hübriidiseerumist ka areaali sisealadel (Pacheco *et al.* 2017). Sellest hoolimata on nende olukord ikkagi märksa parem kui Bulgaarias (Moura *et al.* 2014). Lõuna populatsioon suudab taastuda normaalselt kui inimõju jätkuvalt piiratakse. Samas uued leiud Itaalias viitavad palju laialdasemale hübriidiseerumisele kui algul arvatud (Galaverni *et al.* 2017; Salvatori *et al.* 2019).

Kohati Ida-Euroops (Šebková *et al.* 2008) ja Balkani poolsaare (Potts and Hecker 2007) populatsioonidega on probleem andmete kvaliteedi ja kogusega. Tihti peale on andmed pealiskaudsed või puuduvad täielikult (Milenković *et al.* 2006; Potts and Hecker 2007; Salvatori *et al.* 2016). Kättesaadavad andmed enamalt jaolt väidavad, et hübriidiseerumise valdkonnas pole probleeme (Salvatori *et al.* 2020). Samas on täheldatud hübriidide olemasolu, kuid andmete madal kvaliteet ja vähesus teeb nende sügavama analüüsi võimatuks.

Eestis on hübriidiseerumist täheldatud kahel korral. Nähtuse põhjuseks pakkus Hindrikson *et al.* (2012) küttimisest tulenevat tugevat survet ja hulkivate koerte rohkust.

Introgressiooni uuris edasi Baumer (2018), kes leidis väheldast introgressiooni mõlemas suunas. Lätis on täheldatud hübriidiseerumist sarnaselt põhjustel kui Eestis (Andersone *et al.* 2002), kuid Lätis leiti Euroopas esmakordselt isashundi ja emaskoera paardumisest sündinud isendeid (Hindrikson *et al.* 2012).

Hariliku šaakali hübriidid on võrreldes hundiga vähe tähelepanu võitnud teema. Euroopas on hübriidiseerumist tõestatud metsikus looduses nii koerte (Galov *et al.* 2015) kui ka huntidega (Moura *et al.* 2014), kuigi F2 hübriide on tõestatud otseselt vaid koertega. Teema on uus ja on arvatavasti seotud hiljuti toimunud šaakali areaali kiire laienemisega, mistõttu on ta jõudnud mitmesse uude Euroopa regiooni, sh. Eestisse. (Fabbri *et al.* 2014; Spassov and Acosta-Pankov 2019). Sellele teemale peab rohkem tähelepanu pöörama, et peatada võimalikud konfliktid inimeste ja kohalike loomadega (Stronen *et al.* 2020).

Perekonna koer evolutsioonis on olulist rolli mänginud introgressioon (von Holdt *et al.* 2011; Gopalakrishnan *et al.* 2018). Looduslik hübriidiseerumine on üldiselt ikkagi erandlik ja pole otseselt probleem. Muret tekitab metsikute liikide hübriidiseerumine koertega. Perekonna koer liikmete ja ka inimeste endi turvalisuse ja heaolu jaoks on oluline jätkuvalt loomade jälgimine ning kaitsmine, eriti nüüd kui uued leiud viitavad palju laialdasemale hübriidiseerumisele kui algul arvatud. Kindlustades turvalise ja stabiilse elu meie suur kiskjatele, saame tagada nende loodusliku taastumise ja negatiivse mõju piirdumise.

### 3.2 Perekond kass (*Felis*)

Perekonnas kass (*Felis*) hübriidiseerub euroopa metskass (*F. silvestris silvestris*) kodustatud kassidega (*F. silvestris catus*). Kass on kodustatud väga vähe aega tagasi (Vigne et al. 2004) ja seetõttu toimub ristumine vabalt. Probleeme hübriidiseerimisega on igas populatsioonis, sellega kaasneb oluline introgressiooni olemasolu. Samas ei ole veel väga kindel kui suur negatiivne või positiivne mõju on sellel nende populatsioonidele (Nussberger et al. 2014). Hübriidiseerumisel pole selget geograafilist jaotumist, kuid seda arvatavasti mõjutab populatsioonide terviklikus ja inimõjuta elukohtade olemasolu (Hertwig et al. 2009).

Samuti on oluline probleem hübriidisatsiooni uurimisel olnud nn. puhta metskassi genoomi leidmine (Lecis et al. 2006). Tänapäevaste meetoditega on see probleem lahendatud, kuid see tõstab esile olulise probleemi väga lähedaste (alam)liikide hübriidisatsiooni uuringutel.

Balkanites on Ungari metskassi populatsioonides hübriidisatsioon ja introgressioon ulatuslik (Pierpaoli et al. 2003). Lecis et al. (2006) täheldas, et kuigi praegune populatsiooni struktuuri analüüs ei näita kõiki selle populatsiooni iseärasusi on tähtis tähele panna, et hübriidiseerumine ja introgressioon võib selles populatsioonis olla palju pika ajalisem protsess kui esmalt võib tunduda. Autor pakkus hübriidiseerumise põhjuseks Ungaris populatsioonide killustumist ja hulkuvate kodukasside levikut. Samuti arvas ta, et hübriidiseerumise erinevusi nii Ungaris kui ka mujal Euroopas võis kujundada erinevad ajaloolised faktorid.

Ulatuslik hübriidisatsioon on samuti toimunud Šotimaal, kus populatsioon jäi väga väikeseks ja killustatuks. Beaumont et al. (2001) leidis oma töös, et pidev kontakt kodustatud kassiga viis ka nende kahe alamliigi hübriidiseerumiseni. Introgressioon on nõnda põhjalik, et pärist 'puhast' metskassi populatsiooni arvatavasti Šotimaal enam pole. Kilshaw et al. (2016) täheldas, et hübriidid ohustavad alles jäänud metskasse, moodustades kodukasside ja metskasside vaheala, mille kaudu toimub edasine hübriidiseerumine. Samuti leidis ta, et hübriidid kasutavad kohati samasid ressursse kui metskassid, tekitades konkurentsi ja ohustades metskasside populatsioone.

Kesk-Euroopas toimub hübriidisatsioon samuti küllaltki ulatuslikult. Šveitsis (Nussberger et al. 2014; Quilodrán et al. 2020), Saksamaal (Hertwig et al. 2009) ja Prantsusmaal (O'Brien et al. 2009; Say et al. 2012) on kõigil küllaltki rohkelt hübriide, samas tuleb täheldada introgressiooni erinevust nende riikide vahel. Näiteks Šveitsis on olukord mõnevõrra

parem kui Saksamaal (Nussberger *et al.* 2014). Šveitsis oli metskass üks hetk välja surnud, kuid nüüdisajal on populatsioon taastumas ja oma areaali laiendamas, millest ka tuleneb selle populatsiooni hübriidiseerumine (Nussberger *et al.* 2018). Populatsiooni kasvust tulenev introgressioon on aga tekitanud ka tõsist muret, kus Quilodrán *et al.* (2020) täheldas, et peatamata hübriidiseerumise korral võib introgressiooni tulemusena enamus metskassi genoomist asendada kodukassi omaga.

Saksamaal on populatsioonid jagunenud kaheks, ida ja lääne populatsiooniks. Hertwig *et al.* (2009) leidis, et Ida populatsioon on tervem ja vähemate hübriidisatsioonide juhtumitega. Lääne populatsioon aga on halvemas olukorras, kuigi see ala on ühendatud Prantsusmaa ja Šveitsi populatsioonidega. Selle nähtuse selgituseks pakkus Hertwig *et al.* (2009), et Ida populatsiooni mäed pakkusid metskassidele puutumata elukeskkonda. Pärast inimõju piiramist uute seadustega, taasasustasid mägedest pärit metskassid endise areaali. Autor mainis, et introgressioon võis toimuda juba pikemat aega ja pole vaid tänapäevane nähtus, Sellele hüpoteesile leidis hiljem tõestust Mattucci *et al.* (2019).

Prantsusmaa populatsioon on samuti jagunenud kaheks, Kirde ja Pürenee populatsiooniks (O'Brien *et al.* 2009). Say *et al.* (2012) leidis oma töös, et kuigi hübriidisatsioon oli sage, oli selle populatsiooni geneetiline mitmekesisus küllaltki kõrge. Samuti täheldas ta, et hübriidide kogus oli sarnane mõlemas populatsioonis, kuid Pürenee populatsiooni arvukus oli vähenemas, mistõttu võib tulevikus hübriidiseerumine muutuda tavalisemaks. Samas leidis Beugin *et al.* (2020), et Pürenee populatsioonides on ikkagi hübriidiseerumine haruldane, arvatavasti mäe keskkonnast tingitud karmi kliima ja saaklooma puudulikkuse tõttu.

Piiratud hübriidisatsioon toimub Itaalias (Randi *et al.* 2001) ja Ibeeria poolsaarel (Oliveira *et al.* 2008a, b). Mõlemal alal on populatsioonid suutnud säilitada oma geneetilist iseärasust ja hübriidisatsioonide juhtumid on pigem erandid kui norm. Hübriidiseerumise juhtumid leiti tavaliselt populatsiooni äärealadelt ja inimasutuste lähedusest. Hübriidiseerumine on sel alal piiratud, kuna see ala Euroopast on sobilik metskasside normaalseks eluks, arvatavasti tingitud mäestikest ja puutumata looduse rohkusest (Mendoza and Malo 2012). Ibeerias on pakutud põhjuseks ruumilisi ja ökoloogilisi piiranguid (Gil-Sánchez *et al.* 2015).

Perekonnas kass on hübriidiseerumise ja introgressiooni põhjused on küllaltki sarnased huntidele: laieneva areaaliga populatsioonid, hulkuvate kodustatud loomad ja

populatsioonide killustatus. Samas ei ole teada täpsemalt, mis mõjutab metskassi populatsioone kõige rohkem või miks ühes või teises kohas on rohkem või vähem hübriide. See teema kindlasti vajab rohkem uuringuid, et tagada metskasside kaitstus ja elujõulisus.

### **3.3 Perekond kärp (*Mustela*)**

Perekonnas kärp (*Mustela*) hübriidiseerivad nii metsikud liigid kui ka nende kodustatud vormid. Hübriidiseerumine on üldiselt haruldane, kuid ristumine on tavalisem taastuvates populatsioonides. Muret tekitab hübriidiseerumine just nõrgemates populatsioonides, kus selle negatiivne mõju võib oluliseks muutuda.

Tuhkru (*M. putorius*) ja euroopa naaritsa (*M. lutreola*) hübriidiseerumine on pigem haruldane nähtus. Ristumine toimub vaid puhaste isaste tuhkrute ja puhaste emaste euroopa naaritsatega (Maran *et al.* 2016). F1 hübriididest olid viljakad vaid emasloomad ja neist väga vähesed ristusid taas puhta isase tuhkruga, sellest tingituna on ka introgressioon pigem erand kui trend (Cabria *et al.* 2011).

Samas on need kaks liiki väga sarnased, nende lahknemine eri liikideks toimus üsna hiljuti (Sato *et al.* 2012). Davison *et al.* (2000) leidis, et kuigi on tegemist selgelt kahe eri liigiga, on raske neid geneetilisel tasemel eristada eri liikideks. Introgressioon nende kahe liigi vahel on teinud olukorda veelgi keerulisemaks.

Hübriidiseerimise peamised põhjused on madal populatsiooni tihedus (Tumanov *and* Abramov 2002; Lodé *et al.* 2005; Cabria *et al.* 2011) ja inimõju (Maran 2007; Skorupski 2020). Euroopa naaritsa allakäik on põhjustatud mitme faktori, k.a ameerika naarits (*Nevison vison*) sissetung (Sidorovich 2001; Skorupski 2020), koostöötamisel, kuid tuhkur/naarits hübriidisatsioon pole oluliselt seda mõjutanud (Maran 2007). Samas võib kasvav populatsioon viia ulatuslikuma hübriidisatsioonini nagu seda oli näha näiteks itaalia huntidega (vaata *Canis*).

Laialdast hübriidiseerumist tuhkru ja tema kodustatud variandi (*M. furo*) vahel on leitud vaid Suurbritannias. Sarnaselt teistele Ühendkuningriigi väike kiskjatele on ka tuhkrud läbinud suure pudelikaela ja nende populatsioon oli päris kehvas olukorras (Davison *et al.* 1999). Sellest hoolimata on suutnud tuhkur taastuda ja on hakanud vaikselt oma areaali laiendama (Sainsbury *et al.* 2019). See on aga toonud kaasa hübriidiseerumise suurenemise (Davison *et al.* 1999).

Davison *et al.* (1999) leidis veel, et hübriidiseerumine toimub peamiselt isas *putorius* ja emas *furo* vahel, kelle järglased ristuvad omakorda jälle *putorius*'ega. Autor märkis, et tegemist on ristandiga, kellel on pea võimatu vahet teha morfoloogiliste tunnuste abil ja kohati raske isegi molekulaarsete meetoditega. Kuigi nüüdseks on välja töödeldud täpsemad molekulaarsed meetodid, mis suudavad tuhkru tema kodustatud versioonist eristada (Costa *et al.* 2012).

Costa *et al.* (2013) leidis oma töös, et hübriidiseerumine toimub eri Suurbritannia osades erineva intensiivsusega. Pika ajaline kontakt ja pidev surve inimõjude näol on viinud laialdase hübriidiseerumise ja introgressioonini. Samas ei leidunud autor F1 hübriide, mis viitab aktiivse hübriidiseerumise puudumisele. Sarnaselt teiste hübriididega, on ka tuhkrude hübriidid peamiselt ilmunud just laieneva populatsiooni ääre aladel. Märkatud on ka isendite sisse toomist uutele aladele (Solow *et al.* 2006). Costa *et al.* (2013) täheldas, et hübriidiseerumist soodustab ka praegune inimõju, nagu autoteed ja pestitsiidid, ning sobilike elupaikade olemasolu.

Hübriidiseerumist on märgatud ka tuhkrude ja stepituhkrude (*M. eversmannii*) vahel Tšehhis. Cserkés *et al.* (2021) tõi esile oma töös, et hübriidide nende kahe liigi vahel on tuntud juba pikemat aega. Hübriidide on täheldatud ka tänapäeval, kuid pole tõestust ulatuslikust hübriidiseerumisest või hübriidide tsoonist. Isegi tänapäevased hübriidid olid tõestatud morfoloogiliselt, mistõttu on võimalik, et hübriidide on rohkem kui hetkel märgatud.

Stepituhkru liik on jagunenud kaheks alamliigiks. Aasia poolsem alamliik on eristunud märksa rohkem kui Euroopa poolsem alamliik, kes sarnaneb üsna palju tuhkruga (Šálek *et al.* 2013). See viitab iidsele introgressioonile või geenivoolule. Cserkés *et al.* (2021) arvast, et hübriidiseerumine võis aidata liigistumise protsessile kaasa. Samas ta nentis, et uuringuid teemal on üle üldiselt vähe ja seega on raske kindlale järeldusele jõuda.

Perekonnas kärp toimub hübriidiseerumine laialdaselt levinud tuhkrude ja teise vähema arvulise liigi vahel. Üldiselt on hübriidiseerumine pigem haruldane nähtus, kuid väikeste populatsioonide jaoks võib see muutuda ohuks. Samas on uuringuid sellel teemal vähe ja seetõttu on raske hinnata hübriidiseerumise ohu olulisust. Tulevikus on tähtis hübriidiseerumise põhjalik uurimine ohustatud populatsioonides, et kindlustada nende elujõulisus ja heaolu.

### 3.4 Perekond nugis (*Martes*)

Perekonnas nugis (*Martes*) on hübriidiseerumist uuritud kõige rohkem hiljuti lahknunud (Law et al. 2018) metsnugise (*M. martes*) ja soobli (*M. zibellina*) vahel. Palju vähem uuritud on hübriidid metsnugise ja ameerika nugise (*M. Americana*) vahel. Mõlemad hübriidid on head näited hübriidiseerumise mõjust eri olukordades.

Metsnugis ja soobel hübriidid on pikka aega tuntud *kidas*'e nime all. Hübriidide ala on Venemaal Uuralite läheduses, kus nende kahe liigi areaalid ka kattuvad (Modorov et al. 2020). Hübriidiseerumine toimub sümmeetriliselt (Rozhnov et al. 2010) ning järgi selle toimumisest on leitud nii iidseid (Davison et al. 2001) kui tänapäevaseid (Zhigileva et al. 2014b, 2020). Sellest tulenevalt on introgresseerunud geenid suutnud kontakti alast palju kaugemale levida (Zhigileva et al. 2014a). Seetõttu on täheldatud suuremat geneetilist mitmekesisust kontakti ala populatsioonides kui mõjal (Zhigileva et al. 2014b).

Hübriidiseerumise põhjuseks on pakutud raskused liigikaaslase leidmisega (Kassal and Sidorov 2013; Zhigileva et al. 2020). Hübriide on aga saadud labori tingimustes vaid isas soobli ja emas metsnugise vahel, hübriidsete järglaste viljakus on tugevalt piiratud (Monakhov and Uspenskaya 2013; Kassal and Sidorov 2013). Sellest hoolimata on leitud, et hübriidid liituvad vanempopulatsiooniga, kus nad efektiivselt sulanduvad tagasi ühe või teise liigi genofondi (Rozhnov et al. 2010). Introgressioon on piiratud, kuna on täheldatud, et pidevast hübriidiseerumisest hoolimata on mõlemad liigid üksteisest selgelt eristatavad (Rozhnov et al. 2010; Monakhov and Uspenskaya 2013).

Tänapäevaseid metsnugise ja ameerika nugise hübriide on leitud vaid Suurbritannias. Kyle et al. (2003) leidis oma töös geneetilist tõestust on vähemalt hübriidide, kui mitte täitsa puhaste ameerika nugiste, olemasolust Ühendkuningriigis. Autor täheldab, et leitud ameerika nugised on arvatavasti karusloomafarmidest põgenenud ja kohalike nugistega hübriidiseerunud. Inglismaa proovides oli rohkem isendeid, kes olid selgelt hübriidid. Samas šotimaa isendid jäid küll geneetiliselt veel omadega sekka, aga ka seal oli isendeid, kes olid piiri peal. Tänapäeval pole selget arusaama isendite kogusest ja seega võib hübriidisatsioon veel toimuda praegugi.

Perekonnas nugis on hübriidiseerumist täheldatud nii looduslike kui ka inimese sisse toodud liikide vahel. Sooli ja metsnugise hübriidid on saanud küllalt tähelepanu ja seetõttu ka teame, et hübriidiseerumine oluliselt neid ei ohusta. Pigem on see näide sellest kuidas hübriidiseerumine ei ohusta terviklike ja elujõulisi populatsioone ja võib isegi

genofondi rikastada. Vastand sellele on metsnugis ja ameerika nugis, mis on saanud väga vähe tähelepanu, kuigi populatsioon Suurbritannias on juba ohustatud. Tulevikus vajab see populatsioon pidevat jälgimist ja rohkem uuringuid, et kindlustada populatsiooni tagasitulek ja elujõulisus.

### **3.5 Perekond rebane (*Vulpes*)**

Perekonnas rebane (*Vulpes*) on Euroopas täheldatud punarebase (*V. vulpes*) ja polaarrebase (*V. lagopus*) hübriidiseerumist vaid vangistuses. Hübriide on saadud karusloomafarmides aga sellest sünnivad osaliselt või täielikult viljatud järglased (Angerbjörn *et al.* 2004). Samas on kliima muutuse tõttu nende areaalid ainu rohkem kokku puutumas ja seega võib seal veel tekkida suhteid, mida pole varem nähtud (Yannic *et al.* 2017).

### **3.6 Perekond karu (*Ursus*)**

Perekonnas karu (*Ursus*) on Euroopas kaks liiki: pruunkaru (*U. arctos*) ja jääkaru (*U. maritimus*). Kaks liiki on võimelised hübriidiseerima (Pongracz *et al.* 2017), kuigi Euroopas pole seda nähtust täheldatud. Samuti on Euroopa pruun karudes täheldatud introgressiooni nüüdseks väljasurnud koopa karuga (Barlow *et al.* 2018).

Tänapäevase jääkaru eelkäijaks peetakse iidset pruunkaru liini (Edwards *et al.* 2011). Seetõttu vaieldakse nende liikide olemasolu ja klassifikatsiooni kohta ka tänapäeval (Marris 2007), kuigi enamik ikkagi tunnistab kahe selgelt erineva liigi olemasolu (Cronin *and* MacNeil 2012). Liikide võime hübriidiseerida mingil määral innustab vaidluste jätku ja tekitab probleeme looduskaitse tegevuse jaoks (Macdonald *and* Wester 2019).

Kahe liigi võimet hübriidiseerida on märgatud rohkem viimase sajandi jooksul (Pongracz *et al.* 2017). Kliima soojenemise tõttu on nende areaalid hakanud kattuma ja kontakt on suurenenud (Kelly *et al.* 2010). Sellest hoolimata pole veel hübriidiseerimist veel märgatud skaalal, kus ta oleks probleem, kuigi tulevikus see võib veel muutuda (Pongracz *et al.* 2017).

### **3.7 Sugukond hülglased (*Phocidae*)**

Euroopas pole tänapäeval hülglaste seas täheldatud hübriidiseerumist, kuid on tõestust introgressiooni toimumisest minevikus. Savriama *et al.* (2018) tõstis esile oma töös, et Saimaa viigerhülged (*Pusa hispida*) on olnud eraldatud Läänemere peaaegu 10 000 aastat ja seetõttu on tegemist hea populatsiooniga teiste selle mere populatsioonidega võrdlemiseks. Molekulaarsete meetoditega leidis autor, et Läänemere viigerhüljestel on oluliselt rohkem

jagatud DNA'd hallhüljestega (*Halichoerus grypus*) kui on Saimaa viigerhüljestel. Sellest tulenevalt saame eeldada, et nende kahe liigi vahel on esinenud vähemalt mingi geenivool. Samuti on leitud hübriidiseerumist või vähemalt kopulatsiooni Euroopast väljaspool grööni hülge (*Pagophilus groenlandicus*) ja põishülge (*Cystophora cristata*) vahel (Kovacs *et al.* 1997) ning randalhülge (*Phoca vitulina*) ja hallhülge (*Halichoerus grypus*) vahel (Boness *et al.* 1993).

## 4. Hübridiseerumine seltsis sõralised (*Artiodactyla*)

### 4.1 Perekond metssiga (*Sus*)

Perekonnas metssiga (*Sus*) toimub hübridiseerumine metssea (*S. scrofa*) ja kodusea (*S. scrofa domestica*) vahel. See on vähesel kuni kõrgel määral toimunud pidevalt sea kodustamisest saati (Scandura et al. 2008; Groenen 2016). Metssea arvukuses toimus suur langus 19. sajandist teise maailma sõjani intensiivse küttimise tõttu, mis kohati isegi viis liigi välja suremiseni (Scandura et al. 2011a). Samuti muutus põllumajanduse skaala ja selle intensiivsus, millega kaasnes metsseaga ja kodusea geneetiline eristumine vähese kokku puute tõttu (Frantz et al. 2013). Pärast teist maailmasõda paranesid metssea tingimused (Bieber and Ruf 2005) ning populatsioonid vohasid ja kiiresti taastasid oma endise areaali (Sáaez-Royuela and Tellería 1986).

Hübridiseerumise põhjused võib jagada kolmeks: võõraste isendite sissetoomine, vangistuses kasvatatud metssigade lahti laskmine/põgenemine, vabakarjatamine.

Võõraste isendite sissetoomine algas 19. ja 20. sajandil pärast metssea arvukuse langust. Metssea arvukuse tõstmiseks kasutati võõraste alade isendeid populatsioonide turgutamiseks, hoolimata nende geneetilisest taustast (Vernesi et al. 2003; Randi 2005). Populatsioonide arvukuse turgutamiseks hakati ka kasvatatama metssigu vangistus, kus tihti peale neid ristatati koduseaga (Canu et al. 2014). Vangistuses kasvatatud hübriidseid loomi lasti lahti loodusesse, kus nad asustasid oma populatsioonid või liitusid olemas olevatega (Goedbloed et al. 2013b). Metssigu kasvatatakse liha jaoks vangistuses tänapäevani, kust vahel põgeneb isendeid (Frantz et al. 2012; Goedbloed et al. 2013a).

Vabakarjatamine esineb üldiselt Euroopa ida (Šprem et al. 2014; Manunza et al. 2016; Nikolov et al. 2017) ja lõuna (Scandura et al. 2011b; Herrero-Medrano et al. 2013; Canu et al. 2014; Laliotis and Avdi 2018) poolel, kus on see traditsiooniks. Vabakarjatamisel sattuvad kodusead kontakti metssigadega, mis tekitab võimaluse hübridiseerida. Hübridiseerumine ei toimu vaid seakasvatajate teadmatuse tõttu, kuid ka tahtlikult töu aretuse protsessis (Nikolov et al. 2017).

Sellest kõigest hoolimata hübridiseerumine ja introgressioon pole oluliselt mõjutanud metssea genoomi (Iacolina et al. 2018). Oluline mõju on olnud pigem saarte populatsioonidel (Scandura et al. 2011b; Iacolina et al. 2016), kus aga mujal on metssea populatsiooni kadumine ja sellele järgnev kasv ei ole sõltunud hübridisatsioonist. Samas

võib introgressioon põhjustada veel ettearvamatut kahju . Samuti on muret tekitav juba rohke arvulise metssea ristumine koduseaga, kuna tegemist on laialdase kahjuriga. Seega peaks metssea hübriidiseerumist piirama nii metssea enda geneetilise tervise jaoks kui ka tema kahjurliku mõju piiramiseks.

#### **4.2 Perekond piison (*Bison*)**

Perekonnas piison (*Bison*) elab Euroopas vaid euroopa piison (*B. bonasus*). Liik suri looduses välja 1920. aastatel, aga õnnestus päästa loomaaedades olevate isendite paaritamisel (Gralak *et al.* 2004). Praegune populatsioon sai aga alguse vaid 12 isendist ja sellest tulenevalt jäi alles vaid üks alamliik – Madalmaade piison (*B. b. bonasus*). Kuigi veel on olemas ka Kaukaasia (*B. b. caucasus*) alamliik, on see tänapäeval alles vaid Madalmaade-Kaukaasia hübriidide näol (Tokarska *et al.* 2011). Madalmaade liin on eraldatud Kaukaasia hübriidide omast, et säilitada geneetiline eristus mõlema populatsiooni jaoks. Nüüdseks on populatsioonid küll taastunud, kuid asutaja efekti tõttu on nad siiski geneetiliselt vaesed (Luenser *et al.* 2005). Hübriidiseerumine ohustaks mõlemat geneetilist liini.

Euroopa piisoni suurim populatsioon asub Białowiezani metsas (Pucek *et al.* 2004), mis asub Poola ja Valgevene piiril. Kahe riigi piirile on ehitatud suur okastraadist aed, mis on jaganud sealse piisoni populatsiooni kaheks (Kowalczyk *et al.* 2012). Mõlemad populatsioonid peaksid olema Madalmaade liinist ja seetõttu on soovitatud lasta neil kahel taas seguneda, et parandada nende geneetilist olukorda (Daleszczyk and Bunevich 2009). Tokarska *et al.* 2015 leidsid Valgevene populatsioonis Kaukaasia alamliigist introgresseerunud geneetilist materjali, kuid Poolas see puudus. Seega on Poolas asuv populatsioon kõige suurem Madalmaade liini populatsioon ja Valgevene oma pole enam puhas Madalmaade populatsioon. Seetõttu on oluline piiri säilitada, kuni leitakse introgressiooni ulatus Valgevenes (Tokarska *et al.* 2015).

#### **4.3 Perekond kits *Capra***

Perekonnas *Capra* on hulk teaduslikult tõestamata hübriide. Ibeeria poolsaarel on kontaktis *C. pyrenaica* ja *C. hircus*, muret on tuntud hübriidide esinemise pärast. Samas on siiani hübriide saadud vaid vangistuses (Herrero Cortés *et al.* 2013). Slovakkias on väidetavalt nähtud *C. nubiana* ja *C. aegagrus* hübriidide ning Türgis on väidetavalt nähtud *C. aegagrus aegagrus* ja *C. hircus* hübriide, kuid mõlemal juhul puudub põhjalik teaduslik tõestus

(Iacolina *et al.* 2019). Ainus põhjalikult tõestatud hübriid selles perekonnas on Alpi kaljukitse (*C. Ibex*) ja kodukitse (*C. Hircus*) hübriid (Grossen *et al.* 2014).

Alpi kaljukits on liik, mida kütiti 18. sajandil peaaegu välja suremiseni (Toigo *et al.* 2020). Põhja-Itaalias ainsana alles jäänud populatsiooni tõttu suudeti aga kaljukitse populatsioonid taastada. See projekt oli edukas ja Alpi kaljukits suutis taasasustada oma ajaloolise areaali (Grossen *et al.* 2014). Samas mõjutas algseid populatsioone asutaja efekt ja seega on need populatsioonid geneetiliselt vaesed (Biebach *and* Keller 2009). Populatsiooni geneetiline olukord on seetõttu kehv ja seega on hübriidiseerumise mõjud ettearvamatud.

Šveitsi mägedes leidsid Grossen *et al.* (2014) tõestust hübriidiseerumise kohta Alpi kaljukitse ja kodukitse vahel. Autorite analüüsi põhjal toimus esmane introgressioon, sest inimesed ristasisid tahtlikult kaljukitse ja kodukitse algse Põhja-Itaalia populatsioonis. Seejärel esines introgressiooni veel mingil määral ka metsikuslooduses. Samas on autorid välja toonud, et nad ei leidnud uuringu ajal looduses hübriide. Seetõttu võib eeldada, et looduslik hübriidiseerumine on Alpi kaljukitsede seas haruldane. Kuigi hübriidiseerumine pole hetkel oht, peab ikkagi Alpi kaljukitse populatsiooni geneetilise olukorra tõttu neid jälgima ning piirama kontakti kodustatud kitsega.

#### **4.4 Perekond mägikits (*Rupicapra*)**

Perekonnas mägikits (*Rupicapra*) on teada hübriidiseerumist hariliku mägikitse (*R. rupicapra*) alamliikide vahel ja tema lähedase sugulase pürenee mägikitse vahel (*Rupicapra pyrenaica*). Perekonna liikmete taksonoomia on siiani kohati vaidlustatud teema (Rodríguez *et al.* 2009, 2010; Crestanello *et al.* 2009; Corlatti *et al.* 2011). Hübriidiseerumist hariliku mägikitse alamliikide vahel on leida nii tõestatud kui tõestamata juhtumeid (Iacolina *et al.* 2019).

Balkani mägedes on balkani mägikits (*R. r. balcanica*) mitmel korral peaaegu välja suremiseni kütitud, seetõttu on sinna toodud koguaeg uusi loomi. Loomad suudavad tavaliselt kiiresti uues kohas hakkama saada, aga piiramata kütmine viib populatsioonide killustumiseni ja genofondi vaesusemini. Inimtegevuse tõttu on tekkinud Horvaatia mägedes Alpi ja Balkani alamliigi vaheline kontakt ala ja sellest tulenev hübriidide ala (Šprem *and* Buzan 2016).

Šprem ja Buzan leidsid, et hetkel introgressioon ei ohusta balkani mägikitse, kuid populatsioonid on ikkagi kehvast olukorras genofondi vaesuse tõttu. Olukorra parandamiseks oleks mõistlik eri killustunud populatsioonide vahel isendeid vahetada, et tagada mingi geeni vool (Markov *et al.* 2016). Ümberpaigutamise protsessis on aga oluline kindlustada isendite geneetiline taust, et peatada võõra DNA introgressioon. Samuti on oluline pidevalt jälgida alpi ja balkani mägikitse hübriidide ala, et kindlustada mõlema alamliigi elujõulisus seal alal.

Tatra mägikits (*Rupicapra r. tatra*) on alamliik, mis elab vaid Tatra mäestik. Sarnaselt teistele mägikitse alamliikidele on nad küttime ja inimõhu tõttu ohustatud. Alamliik on 20. sajandi jooksul alla käinud, eriti pärast maailmasõda ja pärast 1964 aastat (Jurđíková 2000, viidatud Zemanová *et al.* (2015) kaudu). Samas ei teata siamaani, miks just siis hakkasid populatsioonid alla käima. Taastuma hakkasid nad alles 2001. aastal kui alustati uue range looduskaitse plaaniga (Koreň *et al.* 2001, viidatud Zemanová *et al.* (2015) kaudu).

Zemanová *et al.* (2015) leidis hübriidiseerumise tatra ja alpi mägikitse vahel Madal-Tatrates. Autor leidis, et siin on enamus loomadest hübriidse taustaga. Samas ei leitud võõrast mtDNA-d, mistõttu järeldas ta, et hübriidiseerumise suund on isasloomade suunas. Sarnaselt eelnevatele mägikitse alamliikidele, pakkus autor hübriidiseerumise põhjuseks sisse toodud teise liigi loomad. Jahimehed tahtsid populatsioone turgutada ja tõid 1960 aastatel sisse Alpi mägikitse isendeid, mis moodustasid tänapäevased populatsioonid (Martínková *et al.* 2012).

Kuigi hübriidiseerumine on muret tekitav nähtus eriti väikesete populatsioonidega (alam)liikides, leidis Zemanová *et al.* (2015), et pole siin kohal hübriidiseerimisel veel otsest kahju näha. Autor märgib, et see võib isegi kasu tuua, kuna Tatra mägikitse populatsioonid on geneetiliselt väga vaesed.

Pürenee mägikitse (*R. pyrenaica*) ja alpi mägikitse vahel on kohati leitud Alpides (Rodríguez *et al.* 2009; Crestanello *et al.* 2009). Hübriidiseerumist pole kusagil mujal leitud ja seetõttu on selle allika üle olnud vaidlusi. Rodríguez *et al.* (2009) leidis oma töös, et pürenee mägikitse geenid alpi kitses on jäljed iidsest hübriidiseerumisest. Tema hüpoteesi kohaselt puutusid eri populatsioonid kokku pärast viimase jääajal lõpul aset leidnud areaalide laienemisel ja liikide rändel. Crestanello *et al.* (2009) vaidles sellele vastu ja pakkus välja teise hüpoteesi. Tema hüpoteesi kohaselt on introgressioon jälg

ebaseaduslikust ümberpaigutamisest, mida toetab tema töös leitud ülekaaluline heterogeensus hübriididega populatsioonides.

Perekonna mägikits liikmed on üle Euroopa levinud isendid, kes tavaliselt asustavad mägiseid alasid. Neid on oluliselt ohustanud küttimine, millega kaasnes loomade ümberpaigutamine. See tekitas uue ohu juba ebastabiilsete populatsioonide jaoks. Hübridiseerumine on tingitud võõraste loomade sisse toimimisest ning seega saab probleemi oluliselt piirata isendite geneetilise tausta uurimisega (Markov *et al.* 2016). Samas võivad uued loomad aidata väga vaese genoomiga populatsioone, kuigi see on üsna riskantne (Zemanová *et al.* 2015). Uute populatsioonide sisse toomine peaks ikkagi olema viimane variant. Mägikitsed on enamasti nüüdisajal kaitse all, kuid (alam)liikide elujõulisuse tagamiseks on oluline teostada rohkem uuringuid eri populatsioonides.

#### **4.5 Perekond lammas (*Ovis*)**

Euroopas on lamba (*Ovis*) perekonnas ainus metsik esindaja muflon (*O. aries musimon*). Umbes 6000 - 10 000 aastat tagasi töid varased asutajad poolkodustatud muflonid Vahemere saartele Korsikale, Sardiiniale ja Küprosele, kus loomad taasmetsistusid ja panid alguse tänapäevastele populatsioonidele (Vigne 1992). Muflon suri 18. sajandil ulatusliku küttimise tõttu peaaegu välja, kuid nüüdisajal on mufloni populatsioonid taastunud ja neid on jahilukitena sisse toodud ka teistesse Euroopa riikidesse (Somenzi *et al.* 2020).

Hübridiseerumine toimub muflonite ja kodustatud alamliigi kodulamba (*O. aries aries*) vahel. Hübriide on tekkinud mittetahtlikult vabakarjatamisest kui ka tahtlikult töu aretamisel (Schröder *et al.* 2016). Barbato *et al.* (2017) leidis oma artiklis, et Euroopas on üldiselt introgressioon muflonil haruldane ja kui see toimub, siis pigem kodulambal kui muflonil. Erand oli üks tarandikus elav populatsioon Sardiinial, kus suure tõenäosusega tõstis hiljutine hübridiseerumise juhtum introgressiooni taset. Maismaa Euroopas on hübriide vähem, sest populatsioone jälgitakse ja hallatakse pidevalt ning üldiselt lammaste vabakarjatamist maismaal ei toimu (Iacolina *et al.* 2019).

Seega, hetkel enamasti ei tekita hübridiseerumine olulist kahju mufloni populatsioonidele. Samas on need populatsioonid läbinud mitu pudelikaela ja nad on selle tulemusena geneetiliselt vaesed (Barbato *et al.* 2017). Kuigi hübridiseerumine võiks genoomi rikastada, võib introgressioon viia ka kohasuse langemiseni (Burke and Arnold 2001). Seetõttu on oluline jälgida populatsioone ja võimaluse korral piirata hübridiseerumise juhtumeid.

#### 4.6 Perekond metskits (*Capreolus*)

Perekonna metskits (*Capreolus*) ainsad liikmed on metskits (*C. capreolus*) ja siberi metskits (*C. pygargus*). Liigid on selgelt eristatavad kuid ikkagi lähedased sugulased. Nende erinevad areaalid ja bioloogilised reproduktiivsed barjäärid on neid hoidnud isolatsioonis ja seetõttu üldiselt pole hübriidiseerumine olnud laialdane nähtus (Hewison and Danilikin 2001). Hübriidiseerumist leidub ka veel metskitse alamliikide vahel, tavaliselt inimõju tõttu.

Euroopa metskitse Kirde-Euroopa populatsioonides on leitud tõestust iidsest introgressioonist Poolas, Leedus ja Venemaal. Poolas leiti ligikaudu 16% uuritud euroopa metskitseidelt siberi metskitse mtDNA-d (Matosiuk *et al.* 2014), kuid Kirde-Poola ürgmetsades ja Leedus leiti üle pooltelt loomadelt Siberi mtDNA-d (Lorenzini *et al.* 2014; Olano-Marin *et al.* 2014). Arvatakse, et hübriidiseerumine toimus umbes 10 000 aastat tagasi siberi metskitse areaali laienemisega (Lorenzini *et al.* 2014).

Hetkel ei ole kindel, kas suur hübriidide osakaal on tingitud inimõjust või looduslikest nähtustest. Muret on tekitanud jahimehed, kes on toonud Siberi metskitse sisse jahiulukite trofeede väärtuse tõstmiseks (Olano-Marin *et al.* 2014). Hewison and Danilikin (2001) toovad välja oma töös, et Euroopa ja Siberi metskitse vahel on väga efektiivsed reproduktiivsed barjäärid. Nende analüüsis tuleb välja, et tihti ei suuda Euroopa metskitse emasloomad sünnitada hübriidseid järglasi ning juhul kui nad sünnivad on F1 hübriidid enamasti vähenenud viljakusega või täiesti viljatud. Seetõttu on ikkagi ebatõenäoline, et tegemist on inimõjuga.

Itaalia metskits (*C. c. italicus*) on metskitse alamliik, mis on endem Itaalia aladel. Ajalooliselt on alamliik olnud seal üsna arvukas, aga umbes alates 15. sajandist on nende arvukus olnud pidevas languses (Battisti *et al.* 2015). Suurim langus ja populatsioonide eluvõimetuks muutumine toimus 19. ja 20. sajandil, kus küttimine ja elupaikade hävimine tugevnes oluliselt (Vernesi *et al.* 2002). Populatsioonide arvukuse languse tõttu toodi sel ajal lõpuks sisse väljast Euroopa metskitse, mille tulemusena hakkas toimuma hübriidiseerumine ja introgressioon (Biosa *et al.* 2015).

Hübriidide osakaal tõuseb lõunast põhja liikudes (Gentile *et al.* 2009). Biosa *et al.* (2015) leidis, et populatsioonid on struktureeritud ajaloolistest loomade ümber paigutamistest ja sisse toomistest tingituna. Samuti täheldas ta, et kahe liigi kontaktaladel on hübriidiseerumine kõige arvukam. Samas vahealadel, kus kontakt teiste populatsioonidega

on minimaalne, on siiani populatsioonid üllatavalt geneetiliselt iseloomulikud. See nähtus võib olla tingitud looduslikest barjääridest (Vernesi *et al.* 2002; Biosa *et al.* 2015). Sellest hoolimata on Itaalia metkise oluliselt ohustatud euroopa metkise laieneva areaali, hübriidiseerumise ja elupaikade killustumise poolt (Mucci *et al.* 2012). Alamliik on eriti keerulises olukorras, kuna on avastatud tõestust võimalikust introgressioonist varem puhtaks peatud populatsioonides (Gentile *et al.* 2009).

Perekonnas metkits on leida nii tänapäevast hübriidiseerumist kui ka iidset introgressiooni. Euroopa metkitse genoomi on introgresseerunud Siberi metkitse DNA-d, kuid tänapäevast hübriidiseerumine on tugevalt piiratud ja seega on see enamasti ohutu. Itaalia metkits ja Euroopa metkits aga ristuvad aktiivselt, vähema arvulise Itaalia metkitse see aga otseselt ohustab. Endeemi kaitseks on pakutud ruumilist eraldamist, kuid introgressioon on laialdaselt levinud ja puhast isendite leidmine on raskendatud. See alamliik vajab pidevat tähelepanu, et päästa neid juba keerulisest olukorrast.

#### **4.7 Perekond hirm (*Cervus*)**

Perekonna hirm (*Cervus*) ainus looduslik esindaja Euroopas on punahirm (*C. elaphus*), tähnihirm (*C. nippon*) on aga Ida-Aasiast sisse toodud võõrliik. Sisse on toodud ka vapiti (*C. canadensis*), kuid isendid ei ole suutnud korralikult hakkama saada ja seega pole nende roll hübriidiseerumises oluline (Smith *et al.* 2014). Tähnihirve on sisse toodud paljudesse euroopa riikidesse, kuid sellest hoolimata on hübriidiseerumine tegelik probleem enamasti vaid Ühendkuningriigis ja Iirimaa (Zachos and Hartl 2011).

Hübriidiseerumine toimub enamasti just punahirve ja hübriidide vahel, mistõttu isegi haruldane hübriidiseerumine puhaste isendite vahel võib viia ulatusliku hübriidiseerumiseni (Senn and Pemberton 2009; Senn *et al.* 2010a). Seetõttu on ka hübriidseid isendeid leitud rohkem punahirve populatsioonides kui tähnihirvede populatsioonides (Diaz *et al.* 2006; McDevitt *et al.* 2009). Algne hübriidiseerumine toimub enamasti punahirve emaslooma ja tähnihirve isaslooma vahel, millele viitab punahirve mtDNA ülekaal hübriidides (Senn *et al.* 2010a; Smith *et al.* 2014, 2018). Introgressioon on aga kahesuunaline, kuigi enamasti on see laialdasem jällegi punahirve populatsioonides (Diaz *et al.* 2006). Hübriidiseerumist on soodustanud uute loomade sisse toomine, vangistusest vabaks pääsenud loomad ja populatsioonide madal tihedus (Smith *et al.* 2014, 2018).

Tihti peale on hübriidsatsiooni raske ära tunda loomade pideva tagasi-ristumise tõttu ja sellest tulenevalt on raske alati kindlat hinnangut anda (McDevitt et al. 2009; Senn et al. 2010b). Populatsioonid suudavad siiski enamasti oma struktuuri ja iseärasusi säilitada. Smith *et al.* (2018) leidis oma töös, et Šotimaal on hübriidide alal punahirve populatsioonides pea pooled isendid hübriidid, aga samas vaid paar protsenti punahirve enda aladel. Sarnase tulemuse sai Diaz *et al.* (2006) uurides Inglismaa tähnikhirvi, vähese punahirve kontaktiga alades oli introgressiooni madalam kui mujal. Seega on hübriidiseerumine just intensiivne kahe liigi kontaktaladel, kust kaugemale jõuab see vaid väheses koguses. Sellest tulenevalt on pakutud probleemi lahenduseks populatsioonide vaheliste isendite ja hübriidse välimusega isendite selektiivne küttime (Diaz *et al.* 2006; Smith *et al.* 2018).

Perekonnas hirv toimub hübriidiseerumine kohalike ja võõrliikide vahel. Vahel sissetoodud liigid ei saa hakkama ja on väga piiratud nagu näha vapiti korral. Kuid tihedamini hakkab võõrliik kiiresti levima ja kohalike liikidega hübriidiseerima nagu on näha tähnikhirve korral. Suurbritannias ja Iirimaal on näha kui põhjalik hübriidiseerumine ja introgressioon võib olla kui puudub selle piiramine. Seetõttu on oluline pidevalt jälgida selle perekonna isendite hübriide, et piirata ja võimalusel isegi parandada võõrliikide tehtud kahju.

#### **4.8 Perekond põhjapõder (*Rangifer*)**

Perekonnas põhjapõder (*Rangifer*) on vaid üks liik: Põhjapõder (*R. tarandus*). Põhjapõdra alamliigid jaotuvad kolme ökotüübi vahel (Flagstad and Røed 2003). Hübriidiseerumist on täheldatud poolkodustatud põhjapõtrade ja metsikute isendite vahel. Samuti on seda täheldatud alamliikide seas, kuid alamliigid pole väga selgelt defineeritud ja seetõttu on nende süstemaatika üle palju vaidlusi (Flagstad and Røed 2003).

Põhjapõder on huvitav liik, kuna tegemist nn poolkodustatud loomadega (Reimers and Colman 2006). Neid karjatatakse vabalt ja kodustatud ning metsikud loomad käivad üksteisega vabalt läbi (Baskin 2005). Sellest tulenevalt leidis Røed *et al.* (2008) oma töös, et kodustatud karjad on ka geneetiliselt väga rikkad. Ta täheldas, et sellest segunemisest hoolimata on ikkagi populatsioonid selgelt eristatavad, seda toetas metsikutest populatsioonides leitud haplotüübid, mis pole kodustatud karjades. Samuti täheldab ta, et see viitab sellele, et kodustatud karjad on pärit enam vähem samas kohast. Seda toetab Skandinaavia ja Venemaa kodustatud populatsioonide erinevus.

Muret tekitanud kodustatud ja metsikute isendite hübriidiseerumine ning erinevate alamliikide hübriidiseerumine. Samas on nüüdseks geneetiliste analüüside abil kindlaks tehtud, et kodustatud ja metsikute põhjapõtrade vahel toimub introgressiivset hübriidiseerumist harva (Røed *et al.* 2008). Røed *et al.* (2011) täheldas oma töös, 19. sajandil toimunud ulatusliku geneetilist muutust mõnedes Põhja-Fennoskandia populatsioonides, mis viitab introgressiivsele hübriidisatsioonile. Røed *et al.* (2014) leidis, et introgressioon kodustatud isenditelt metsikutele oli tõesti toimunud, kuid vaid vähesel määral.

Perekonnas põhjapõder on muret tekitanud tema alamliikide ning kodustatud vormi vaheline hübriidiseerumine. Erinevate põhjapõtrade (alam)liikide hübriidide seaduslik staatus veel õhus ning see raskendab hübriidiseerumise mõju uurimist nende seas. Liik kindlasti vajab rohkem uuringuid, et kinnitada selle geneetiline staatus ja tagada sellele vajalik kaitse.

## 5. Hübridiseerumine seltsis närilised (Rodentia)

### 5.1 Perekond suslik (*Spermophilus*)

Perekonnas suslik (*Spermophilus*) on hübridiseerumist täheldatud mitme liigi vahel. Kõige laialdasemalt on seda täheldatud Volga jõe kaldail, Volgogradi oblastis. Mitme liigi areaalid kattuvad seal kohal, mis on ka peamine tegur hübridiseerumise esinemises (Zagorodniuk 2019). Hübriide annab *S. majori* liikidega *S. pygmaeusi*, *S. fulvus* ja tähnikuslik (*S. suslicus*), saades viljakaid järglasi igal paardumisel (Ermakov *et al.* 2002). Sellest hoolimata on nii hübriidide kui ka introgressiooni osakaal väga madal, ainus erand on *S. majori*.

Hübridiseerumist on täheldatud ka teiste liikide vahel, kuid *S. majori* on ainus liik, milles on toimunud introgressiivne hübridiseerumine laialdaselt (Ermakov *et al.* 2002). Ermakov *et al.* (2015) leidis iidset introgressiooni, kus tema hüpoteesi kohaselt asendus *S. majori* mtDNA täielikult *S. brevicauda* omaga. Tänapäevased erinevused on tingitud nende eristumist pärast introgressiooni nähtust. Volga jõe ääres leidis Ermakov *et al.* (2002), et *S. majori* populatsioonist moodustavad üle poole võõra mtDNA-ga isendid. Samas leidis Ermakov *et al.* (2006), et introgressioon on väga madal Y-kromosoomis. Autori pakutud selgitus sellele nähtusele on asutaja efekti mõju populatsiooni genofondile ja iidne introgressioon. Seda hüpoteesi toetab geneetiline taust ja ajaloolised allikad (Ermakov *et al.* 2002).

Perekonnas suslik on hästi tuntud hübridiseerumine. Sellest hoolimata on hübridiseerumine üldiselt üsna haruldane ja introgressioonist tulenev genoomi muutus on piiratud isegi kui see on laialt levinud. Introgressioonil on täheldatud vähene mõju isendite fenotüübile ja kohasusele (Ermakov *et al.* 2002). Seega on selle perekonna hübridiseerumise nähtus ei ohusta hübridiseerivaid liike, kuid see pakub olulise uurimisobjekti hübridiseerumise ja introgressiooni mõistmiseks ja seetõttu väärib rohkem uuringuid teemal.

### 5.2 Perekond leethiir (*Myodes*)

Perekonnas leethiir (*Myodes*) on hästi tuntud hübridiseerumise suhe harilikule leethiire (*M. glareolus*) ja puna-leethiire (*M. rutilus*) vahel. Nende kahe liigi suhe on olnud oluline mudel hübridiseerumise põhjuste ja mõjude uurimises. Hübriididel on kaks peamist iseärasust, introgressioon on ülekaaluliselt mtDNA põhiline ja mtDNA kandub ühesuunaliselt puna-leethiirelt harilikule leethiirele. (Boratyński *et al.* 2011; Melnikova *et al.* 2012)

Boratyński *et al.* (2011) täheldab oma töös, et Euroopa aladel introgressiooni osakaal tõuseb populatsioonides lõunast põhja liikudes. Ta leidis, et Euroopa kõige põhja poolsemates osades on introgressioon enamuses ja haruldane on leida algset mtDNA-d. Põhja pool leitud laialdase introgressiooni selgituseks on pakutud introgresseerunud mtDNA kohasuse tõusu kui ka hariliku leethiire areaali laienemist põhja poole, millega kaasnes punahiire väljatõrjumine ja hübriidiseerumine (Boratyński *et al.* 2011, 2014).

Boratyński *et al.* (2011) keskendus pigem hariliku leethiire populatsioonides leitud puna-leethiire mtDNA introgressiooni kohasuse tõusule. Tema esmane analüüsist tulenev järeldus oli, et mtDNA introgressioon Soomes võis olla seotud metabolismiga. Tema hüpoteesi kohaselt lubas külmaga paremini kohastunud puna-leethiire mtDNA introgressioon harilikul leethiirel paremini külmas hakkama saada ja seetõttu areaali põhja poole laiendada. Boratyński *et al.* (2014) leidis hiljem, et mtDNA-le oli tõesti mõjunud looduslik valik, kuigi otsest kohasuse tõusu jaoks selget tõestust ta ei leidnud.

Introgressiooni mõju täpsustamiseks viis Boratyński *et al.* (2016) läbi laborikatseid hübriidsete leethiirtega. Ta jõudis järeldusele, et mtDNA ei omanud otsest mõju mitte emasloomadele, vaid hoopis hübriidsete isasloomade poegadele. See nähtus on seotud mtDNA heteroplasmiaga (Malyarchuk 2012; Boratyński *et al.* 2016). Seega mtDNA, kohasuse tõusu ja loodusliku valiku dünaamika on märksa keerulisem kui algul arvati.

Uurali mäestikis suureneb hübriidide osakaal liikudest idast lääne, nähtus, mis on tingitud liigi fülogeograafiast (Zhigileva *and* Gorbacheva 2017). Samas F1 hübriide on peaaegu võimatu leida, hübriidiseerumine tänapäeval on väga haruldane nähtus (Melnikova *et al.* 2012). Introgressioon toimus suure tõenäosusega juba pikka aega tagasi. Seda hüpoteesi toetab erisused introgresseerunud ja puna-leethiire mtDNA vahel, mööda on läinud küllalt aega erisuste tekkeks (Abramson *et al.* 2009a).

Tänapäevase introgressiooni mustri selgituseks tõstis Melnikova *et al.* (2012) esile kaks hüpoteesi. Esimene oletab, et viimase jääaja lõpul hakkas hariliku leethiire areaal laienema lõunast põhja, mille käigus hübriidiseerisid leethiired ja introgresseerunud mtDNA kinnistus madala populatsiooni tiheduse tõttu. Teine oletab, et hübriidiseerumine toimus Lõuna-Uuralites jääaja pagulas. Pärast jääaja lõppu hakkas hariliku leethiire areaal jällegi laienema, mille käigus nii hübriidsed kui ka puhtad isendid valgusid ühtlaselt laiali. Teine hüpotees on tõenäolisem, kuna seda toetab introgressiooni ühtlane ja sarnane jaotus

(Abramson *et al.* 2009b; Melnikova *et al.* 2012) ja madalam geneetiline mitmekesisus võrreldes puhaste liigikaaslastega (Zhigileva *and* Gorbacheva 2017).

Perekonnas leethiir on introgressioon üldiselt iidset päritolu. Tänapäevane hübriidiseerumine on haruldane ja seega ei ohusta populatsioone. Samas on need populatsioonid pakkunud olulise võimalus uurida mtDNA introgressiooni mõju ning kuidas looduslik valik võib mõjutada mtDNAd. Peamised mõju uurimisalad on seotud energieetika (Boratyński *et al.* 2016) ja mtDNA/DNA suhete uurimisega (Boratyński *et al.* 2011).

### **5.3 Perekond uruhiir (*Microtus*)**

Perekonnas uruhiir (*Microtus*) on rohkelt liike, perekonnas on liigi tekke ja eristumine toimund väga kiirelt (Fink *et al.* 2010). Kiire lahkumise tõttu vaieldakse selle perekonna taksonoomia kohta tänapäevani. Hübriidiseerumine toimub tihti peale väga lähedaste liikide või isegi sama liigi liinide vahel. Perekonnas on ka tõestamata hübriide, näiteks alpi uruhiire (*M. multiplex*) ja *M. Liechtensteini* vahel (Haring *et al.* 2000).

Niidu-uruhiir (*M. agrestis*) on liik, mis on lahkenenud kolmeks selgelt eristunud liiniks – põhja, lõuna ja Portugali liin (Paupério *et al.* 2012). Liik on teadlastele suurt huvi pakkunud pikemat aega, sest tegemist on eri liikideks eristumise esmaste etappidega (Jaarola *and* Searle 2002). Liinid pole morfoloogiliselt eristatavad, kuid on seda geneetiliselt (Jaarola *and* Searle 2004; Paupério *et al.* 2012). Eristumine on jõudnud staadiumini, kus on tekkinud eri liinide vahele reproduktiivsed barjäärid (Beysard *et al.* 2012). Hübriidiseerumine toimub siin liigi siseselt, põhja ja lõuna liini kontakt alal, mis liigub Alpidest Prantsumaale kuni riigi loode rannikuni (Paupério *et al.* 2012).

Beysard *et al.* (2012) uuris kontakt ala lähedamalt ja leidis, et hübriidiseerumine on ühesuunaline, põhja liinilt lõuna liinile, ja introgressioon on peamiselt mtDNA põhine. Autor ei leidnud introgressiooni Y-kromosoomis, mistõttu ta eeldas, et F1 hübriididest on viljakad vaid emasloomad. Autor leidis väga vähe hübriide, kellest pooled oli tagasiristunud. Introgressiooni muster tuleneb ala esmase okupeerimisest põhja liini poolt, kes hiljem tõrjuti välja lõuna liini poolt (Beysard *et al.* 2012; Paupério *et al.* 2012).

Põld-uruhiir (*M. arvalis*) on liik, mis on sarnaselt niidu-uruhiirele jagunenud eri liinideks. Samas on põld-uruhiir ka liik, mille taksonoomia üle vaieldakse tänapäevani (Tougaard *et al.* 2013). Eristatakse kaks eri kromosoomide arvuga tüüpi- põld-uruhiir ja kuhja-uruhiir (*M.*

*levis*). Põld-uruhiir ise jagatakse veel põld-uruhiireks ja Altai uruhiireks (*M. obscurus*) kromosoomide pikkuse ja kuju järgi (Sibiryakov *et al.* 2018). Analüüsi selguse jaoks käsitleti kolme eristatud vormi eraldi liikidena. Hübridiseerumine toimub nii eri liikide vahel kui ka liigi siseselt eri liinide vahel.

Põld-uruhiir on sarnaselt Niidu-uruhiirele lahkenenud geneetiliselt eristatavataks liinideks – Ida, Kesk, Lääne ja Itaalia liin (Haynes *et al.* 2003). Liinid on erinvaltel aegadel lahkenud ja sellest tulenevalt on nende vaheline dünaamika natuke erinev, kesk ja lääne populatsioonid lahkesid varem ja seetõttu on nad ka selgemini eristunud (Heckel *et al.* 2005). Neil on nii geograafilised kui ka reproduktiivsed barjäärid, mis kindlustab nende erisuse (Sutter *et al.* 2013). Kesk ja Ida liinid on hiljem lahkenud ja seetõttu puudub neil reproduktiivsed barjäärid, neid hoiab eraldi geograafilised barjäärid (Heckel *et al.* 2005). Sellest tulenevalt on hübridiseerumine tavaline nähtus kogu kontaktalal, kuid hübriidide osakaal väheneb sujuvalt kontakt alalt eemale liikudes (Beysard *and* Heckel 2014).

Beysard ja Heckel (2014) uurisid Alpides hübriidide kontakt ala, kus toimub kesk liini sisse tungimine läände. Autorite hüpoteesi kohaselt algas sissetung rohkem kui sada aastat tagasi pärast kohalike soode kuivendamist, kuna veekogud ja märgalad piiravad liigi levikut. Kesk liin tõrjus välja lääne liini isendid pärast sissetungi, millest on alles jäänud lääne liini mtDNA introgressioon kesk liinis. Autorid samuti leidsid tugevat kohasuse langust isashübriidides, millele viitas Y-kromosoomi interressiooni peaaegu puudumine. Sarnaseid tulemusi sai Sutter *et al.* (2013) nii lääne kui ka Itaalia ja kesk liini aladel.

Introgressiooni mustrite ebasümmeetrilisuse selgituseks pakkusid Beysard ja Heckel (2014), et kohasuse langus oli suur isasloomades ning just lääne liini isasloomade ja kesk liini emasloomade vahel. Autorid täheldasid, et paarilise valik võis samuti introgressiooni mustrit mõjutada. Sellele leidis tõestust hiljem Beysard *et al.* (2015) oma töös, milles ta tõestas lääne liini emasloomade eelistust lääne liini isasloomade jaoks.

Eespool mainitud liike põld-uruhiir ja altai uruhiir on morfoloogiliselt pea võimatu eristada, kuid võimalik on see tsütogeneetika abil (Tougaard *et al.* 2013). Sellest hoolimata on nende liikide vahel nii geograafilised kui ka reproduktiivsed barjäärid, mis hoiab need liigi erinevatena (Sibiryakov *et al.* 2018). Venemaa Euroopa osas leidis Lavrenchenko *et al.* (2009) väikseid hübriidide alasid. Ta täheldas, et hübriidide ala siseselt olid pea kõik isendid segu kõigi olemasolevate liikide geneetilisest materjalist. Ainus selgem muster oli enamasti ühesuunaline põld-uruhiire mtDNA üle kandumine hübriididele ja altai uruhiirele.

Hübriidide olemasolu on enamasti piiratud vaid hübriidide alale ning laialdasemat introgressiooni ei toimu (Lavrenchenko *et al.* 2009; Tougard *et al.* 2013).

Malygin *et al.* (2020) leidis, et neid liike on mõjutanud inimõju, mis algas juba esmase põllumajanduse tekkega. Ta täheldas, et põldude loomine, maade kuivatamine ja metsade maha raiumine on andis võimaluse antud liikidel levida üle euroopa ja aasia suunas. Tänapäeval soodustab levikut põllumajandus ja ülemaailmne transport (Malygin *et al.* 2020).

Provansi uruhiir (*M. duodecimcostatus*) ja lusitaania uruhiir (*M. lusitanicus*) on kaks hiljuti lahknunud liiki, kes sattuvad kontakti Iberia poolsaarel. Bastos-Silveira *et al.* (2012) leidis ulatusliku mtDNA introgressiooni provansi uruhiirelt lusitaania uruhiirele. Leitud introgressioon oli iidne ja piirdus mtDNA-ga. Tänapäevaseid hübriide leidis Bastos-Silveira *et al.* (2012) vähe, kuid ta nentis, et tema andmestik pole efektiivne hübriidide tegeliku osakaalu määramiseks. Hetkel pole veel täpseid andmeid hübriidide osakaalu kohata, kuid kahe liigi vahel on leitud tugevad reproduktiivsed barjäärid samuti viitavad piiratud hübriidiseerumisele (Cerveira *et al.* 2019).

Perekonnas uruhiir on liigid lahknunud väga kiiresti ja sellest tulenevalt on palju vaidlusi üle liikide taksonoomilise staatuse üle. Hübriidiseerumine toimub väga sarnaste liikide vahel ja seetõttu pole selle mõju ohtlik. Erandlik on põld-uruhiir, kus toimub ühe liini sissetung teise. Perekonnas leidub palju erinevaid hübriidiseerumise nähtuseid, mis pakkuvad olulise võimaluse hübriidiseerumise eri faktorite uurimiseks.

#### **5.4 Perekond hiir (*Mus*)**

Perekonnas hiir (*Mus*) on täheldatud hübriidiseerumist koduhiire (*M. musculus*) alamliikide vahel ning koduhiire ja alžeeria hiire (*M. spretus*) vahel. Koduhiire alamliigid moodustavad pikka hübriidide tsooni, mida on põhjalikult uuritud. Seevastu koduhiire ja alžeeria hiire hübriidiseerumine on hiljuti tähelepanu saanud. Sellest hoolimata on mõlemad paardumised olnud olulised uurimisobjektid.

Euroopas on kaks alamliiki koduhiirt – *M. m. musculus* ja *M. m. domesticus*. Lääne- ja Lõuna-Euroopa alasi okupeerib peamiselt *musculus* ning Ida- ja Põhja-Euroopa alasi *domesticus* (Baird and Macholán 2012). Need kaks alamliiki puutuvad kokku üle pika ala Euroopas. See moodustab kitsa hübriidide ala, mis algab Norrast ja liigub läbi Taani Saksamaale, Tšehhi, Šveitsi ja lõpuks Balkani poolsaarele (Baird and Macholán 2012).

Hübriidide ala on uuritud Taanis (Smadja *and* Ganem 2002; Smadja *et al.* 2004; Raufaste *et al.* 2005), Norras (Jones *et al.* 2010), Bulgaarias (Vanlerberghe *et al.* 1986, 1988) ning Austrias, Saksamaal ja Tšehhis (Kesk-Euroopa)(Payseur *et al.* 2004; Božíková *et al.* 2005; Staubach *et al.* 2012; Ďureje *et al.* 2012; Jones *and* Searle 2015).

Hübriidide ala on väga pikk, kuid suhteliselt stabiilne. See on selgitatud pinge tsooni mudeliga. Mudeli kohaselt on hübriidide tsooni stabiilsus tagatud tänu dünaamilisele tasakaalule vanempopulatsioonide geenikombinatsioonide sissevoolu ja hübriidide/rekombinantide vastase valiku vahel (Barton *and* Hewitt 1985). Seda valikut näeme me kõige selgemalt sugukromosoomide introgressioonis, kus sugukromosoomide vahelise konflikti tõttu on tavaline nähtus viljatud (Payseur *and* Nachman 2005; Macholán *et al.* 2011; Janoušek *et al.* 2012). Isasloomedel on see valik Halldane'i reegli kohaselt tugevama mõjuga (Janoušek *et al.* 2012; Jones *and* Searle 2015).

Hübriidide ala on jaotunud pikale alale ja sellest tulenevalt on näha iseärasusi eri alade populatsioonides. Geograafilised barjäärid ja sobilikute elupaikade olemasolu on otseselt mõjutanud hübriidide ala kuju, kus jõed tunduvat olevat üks olulisemaid barjääre (Baird *and* Macholán 2012). Kuju mõjutab ka hübriidsete sugukromosoomide vastastikune mõju (Janoušek *et al.* 2012; Latour *et al.* 2014). Sugukromosoomide konflikt on üks peamised kohasuse languse allikaid, kuid on ka erandeid. Nii Norras (Jones *et al.* 2010) kui ka Tšehhis ja Slovakkias (Jones *and* Searle 2015; Martincová *et al.* 2019) on leitud ulatusliku Y-kromosoomi introgressiooni ja sissetungi. Nendel aladel on näha, et *musculus* Y-kromosoom *domesticus* genoomis hoopis tõstab kohasust. Sarnaseid anomaaliaid on leitud ka mtDNA-ga, mida on selgitatud mtDNA geneetilise neutraalsusega (Božíková *et al.* 2005).

Alžeeria hiire (*Mus spretus*) ja koduhiire (*Mus musculus domesticus*) vahel on alles hiljuti avastatud ulatuslik introgressioon (Song *et al.* 2011; Liu *et al.* 2015; Elshahat 2019). Need kaks hiire liiki puutuvad kokku Edela-Euroopas. Ulatusliku introgressioonist hoolimata on liikide vahel tugevad reproduktiivsed barjäärid, mis hoiavad neid üksteisest lahku (Dejager *et al.* 2009). Sellest tulenevalt on introgressioon veelgi huviäratavam.

Hübriidiseerumine on arvatavasti toimunud kolmel erineval juhtumil, üks iidsem ja teised kaks lähiajaloo (Liu *et al.* 2015). Elshahat (2019) leidis oma uuringutes, et introgressioon on kahesuunaline, kuid enamasti suunatud *M. spretus* liigilt *M. m. domesticus* alamliigile. Samuti leidis ta, et *M. spretus* geneetiline materjal on enamasti pärit Euroopas elavatelt

isenditelt. Hiirete genoomi uurides leidis Elshahat (2019), et introgressiooni leidub *domesticus* isendite kõikides kromosoomides, kuid suurem osa introgressioonist on kogunenud mõnele autosoomile. *M. spretus* isendites leidis ta, et introgressioon on aga vähesem, kuid samuti kogunenud mõnele autosoomile. Samuti täheldas autor, et X-kromosoom on mõlemal liigil kõige vähem mõjutatud.

Introgressiooni on mõjutanud looduslikud mõjud kui ka inimene. Looduslik mõju on näiteks populatsioonide suuruste erinevus, statistiliselt on F1 hübriidil suurem võimalus paarududa *M. m. domesticus* isendiga kui *M. spretus* isendiga (Elshahat 2019). Inimmõju esineb kõige selgemalt isendite rännetes ja mürgitamisest. Tuntuim introgresseerunud geen on *Vkorc1*, mis tekitab immuunsust antikoagulantsete rotimürkide vastu *domesticus* isendites (Song *et al.* 2011). Selle geeni kiire levik ja kinnistumine on tingitud inimeste rotimürgi laialdasest kasutamisest (Song *et al.* 2011).

Koduhiire hübriidide ala on väga oluline ala hübriidiseerumise ja liigistumise uurimiseks. Alžeeria hiire ja koduhiire hübriidiseerumine ja introgressioon on aga hea näide hübriidiseerumise tähtsusest evolutsiooni protsessides. Kumbki paardumine ei ohusta seotud liike, kuid mõlemad on olulised uurimisobjektid, mida tuleb ka tulevikus jätkuvalt uurida hübriidiseerumise ja introgressiooni mõju ning mehhanismide mõistmiseks.

## 6. Hübridiseerumine seltsis jäneselised (*Lagomorpha*)

### 6.1 Perekond jänes (*Lepus*)

Perekonnas jänes (*Lepus*) on introgressioon üsna tuntud nähtus. Hübridiseerumine on toimunud üldiselt samadel põhjustel, kuid eri aegadel eri Euroopa osades. Iseloomulik hübridiseerimisele on Valgejänese (*L. timidus*) mtDNA ühesuunaline introgressioon teistesse jänese liikidesse. Valgejänese mtDNA introgressiooni on kõige paremini dokumenteeritud Ibeeria poolsaarel ja Rootsis.

Valgejänese on Ibeeria poolsaarel väljasurnud, kuid sellest hoolimata on leitud tema mtDNA-d kõigis kolmes kohalikus liigis: halljänese (*L. europaeus*), kantaabria jänese (*L. castroviejoi*) ja iberia jänese (*L. granatensis*) (Alves *et al.* 2003; Melo-Ferreira *et al.* 2005). Introgressiooni rohkus kasvab lõunast põhja poole liikudes (Alves *et al.* 2008). Sellele ebatavalisele nähtusele on selgituseks pakutud viimase jääaja järgset kliima muutust (Seixas *et al.* 2018). Kliima muutusega hakkasid paremini kohastunud jänesealiigi valgejänest välja tõrjuma. Välja tõrjumise tulemusena tekkis kasvav populatsiooni nüüdsetele Ibeeria poolsaare liikidele ja vähenev populatsioon valgejänesele. Need mõlemad faktorid soodustasid hübridiseerumist ja selle järgset introgressiooni. Samuti ei saa välistada võimalust, et valgejänese mtDNA-l on selektiivne eelis (Alves *et al.* 2008; Seixas *et al.* 2018).

Ibeeria saarel on samuti leitud hübridiseerumist Ibeeria jänese ja halljänese vahel (Freitas 2006; Melo-Ferreira *et al.* 2009). Neil on moodustunud hübriidide ala, kuid tegelik introgressioon on äärmiselt piiratud (Melo-Ferreira *et al.* 2014). Samas on teemale vähe uuringuid pühendatud. Lõplike järelduste tegemiseks on vaja rohkem informatsiooni Ibeeria poolsaare jäneste hübridiseerumise kohta.

Rootsis on hübridiseerumine toimumas tänapäeval (Thulin *et al.* 2006b). Sinna on sissetoodud halljänese, kelle areaal on viimase sajandi jooksul hakanud kiiresti laienema. Halljänese laienemisega kaasneb valgejänese väljatõrjumine. Seetõttu näeme väga sarnast protsessi toimumas nagu on arvatud, et juhtus Ibeerias pärast viimast jääaega (Jansson *et al.* 2007). Sarnaselt Ibeeria poolsaare dünaamikale on ka siin hübridiseerumine ühesuunaline – valgejänese mtDNA halljänesele. Sarnaselt on kulgenud olukord ka mujal Skandinaavias (Levänen *et al.* 2018).

Sarnaselt on leitud ka mtDNA introgressiooni Taanis, kus valgejänese ei ela. Fredsted *et al.* (2006) pakkus, et võõras mtDNA võis tulla üle Läänemere pärast mere jäätumist. Teine võimalus, mida ta pakkus oli, et jänesekasvatusest on põgenema saanud hübriid, kelle tõttu on võõras mtDNA on hakanud levima edasi.

Ka Venemaal on leitud hübriide valge- ja halljänese vahel. Thulin *et al.* (2006a) täheldast, et sealne olukord on aga eriline, kuna on leiti kahesuunalist hübriidiseerumist. Autor pakus põhjuseks populatsiooni tiheduste erinevused. Venemaa olukorra kohta, aga rohkem inglise keelseid allikaid ei ole.

Hübriidiseerumist on täheldatud ka korsika jänesel (*L. corsicanus*), kelle areaal on piiratud Korsika saarele ja Itaalia kesk ning lõuna osadesse (Randi and Riga 2018). Muret on tekitanud hübriidiseerumine teiste jäneste liikidega, kuid sellest tõestust on leitud enamasti vaid Korsika saarel (Pietri *et al.* 2011). Seal on sisse toodud võõraid liike maismaalt, mis on segunenud kohalike populatsioonidega. Itaalia maismaal on hübriidseid olendeid leitud, kuid väga vähesel määral ja vaid korsika jänesele halljänesele (Mengoni *et al.* 2015).

Jäneste vahel toimub hübriidiseerumine tavaliselt kohtades, kus kattuvad mitme liigi areaalid. Erandlik on valgejänese, kelle mtDNA on pea kõikjal levinud. Hübriidiseerumise käigus kandub edasi enamasti just mtDNA, kus nukleaarne introgressioon on piiratud või puudub täielikult. Hübriidiseerumine ei tundu tegevat otsust kahju, kohati isegi tõstes kohasust. Samas on uuringud teemal kohati vähe ja seetõttu on raske kindlaid järeldusi teha, seetõttu on vajalik ka edaspidine tähelepanu sellele perekonnale. Samuti on jänesele olukord väga huvitav ja oluline võimalus uurida, kuidas ajaloolised populatsioonid muutused võivad mõjutada liigistumist ja evolutsiooni.

## **6.2 Perekond küülik (*Oryctolagus*)**

Perekonnas küülik (*Oryctolagus*) on vaid üks liik: küülik (*O. cuniculus*). Liigi algne areaal piirdus Ibeeria poolsaarele ja Prantsusmaale, kuid läbi inimestes transpordi on nad nüüd levinud üle kogu Kesk- ja Lõuna-Euroopa. Hübriidiseerumine toimub küüliku kahe alamliigi, *O. c. cuniculus* ja *O. c. algirus*, vahel. Nad moodustavad hübriidide tsooni nende areaalide kontakti alal Ibeeria poolsaarel. Tsoon liigub loodest kagusse, kus *O. c. cuniculus* jääb põhja poolsemale ning *O. c. algirus* jääb lõuna poolsemale alale (Gerald *et al.* 2008).

Sarnaselt koduhiirele (vaata *Mus*) on küüliku hübriidide ala stabiilne ja allub pingele tsooni mudelile (Carneiro *et al.* 2013). Hübriidide tsooni kujundab hübriidide selge kohasuse

langus ning ökoloogilistel ja geograafilistel faktoritel mõju puudub või on sekundaarne (Carneiro *et al.* 2014; Alda *and* Doadrio 2014). Mõlemal alamliigil on endale omased geneetilised liinid, mis on selgelt eristunud üksteisest (Geraldés *et al.* 2006; Campos *et al.* 2008). Samuti on leitud, et eri piirkondade populatsioonid on samuti eristunud ja on leitud neile omaseid geene (Queney *et al.* 2001). Sellest hoolimata on alamliigid geneetiliselt väga sarnased. Küülikute geneetilist olukorda on selgitatud korduva kokku puute ja isolatsiooniga (Carneiro *et al.* 2009, 2013).

Introgressiooni mustrid on küülikul väga erinevad. On täheldatud, et igale geenile mõjub valik eraldi (Campos *et al.* 2008; Carneiro *et al.* 2014; Rafati *et al.* 2018). Seetõttu on leida introgresseerunud geene palju kaugemale hübriidide tsoonist kui oodatud (Carneiro *et al.* 2013, 2014). Vähem introgressiooni on märgatud kromosoomide tsentromeerides ning sugukromosoomides (Geraldés *et al.* 2006, 2008; Carneiro *et al.* 2010). Kohati on leitud rohkemat introgressiooni Y-kromosoomis, kuid seda on selgitatud uute loomade sissetoomisega inimeste poolt (Geraldés *et al.* 2008).

Reproduktiivse barjääri moodustamise põhjuseks on pakutud kromosoomide kokkusobimatus, millele viitab piiratud või puuduv introgressiooni tsentromeerides (Geraldés *et al.* 2008; Carneiro *et al.* 2009). Samuti on täheldatud sugukromosoomide olulist rolli reproduktiivsete barjääride moodustamisel (Geraldés *et al.* 2006, 2008; Carneiro *et al.* 2010, 2013). Seda on leitud ka teistel liikidel (Presgraves 2018). Samas on täheldatud, et reproduktiivset barjääri aitab moodustada mitmed geenid üle kogu genoomi (Carneiro *et al.* 2013, 2014). Rafati *et al.* (2018) täheldas oma töös, et reproduktiivset barjääri moodustavad geenid olid üle kogu genoomi ning sugukromosoomidel polnud ülekaalulist rolli. Ta leidis hübriidsete isaste testistes ülekaaluliselt vigast geenide ekspressiooni, mis on tema hüpoteesi kohaselt tingitud regulaator järjestuste vigadest.

Küüliku hübriidide ala on tekkinud ja kadunud mitmel korral looduslikult. Tänapäeval on see stabiilne ja ei ohusta kumbagi alamliiki. Tegemist olulise alaga liigistumise ja evolutsiooni uurimiseks, kuna ala erineb oluliselt hetkel kõige rohkem uuritud hiirte hübriidide tsoonist. Seega on oluline jätkuvalt uurida küülikute hübriidide tsoonis leiduvad protsesse.

## 7. Hübridiseerumine seltsis putuktoidulised (*Eulipotyphla*)

### 7.1 Perekond siil (*Erinaceus*)

Perekonnas siil (*Erinaceus*) toimub hübridiseerumine kahe hiljuti lahknenu (Bannikova et al. 2014) hariliku siili (*E. europaeus*) ja lõunasiili (*E. roumanicus*) vahel. Liikide areaalid kattuvad Kesk- ja Ida-Euroopas, aga aktiivset hübridiseerumist on leitud vaid Ida-Euroopa kontaktalal (Bogdanov et al. 2009; Zolotareva et al. 2021). Hübridiseerumine toimub nii DNA kui ka mtDNA tasemel.

Kesk-Euroopas tekkis hübriidide tsoon minevikus kahe liigi areaalide kokku puutel. Aja möödudes moodustusid liikide vahel reproduktiivsed barjäärid, mis lõpuks piiras hübridiseerumise olematuks (Bolfiková and Hulva 2012). Tänapäeval näeme me jälgi selle juhtumist introgressiooni näol, metsikus looduses on hübriidide väga vähe või üldse mitte (Černa Bolfiková et al. 2017; Curto et al. 2019).

Ida-Euroopas on täheldatud üsna sarnast dünaamikat kui Kesk-Euroopas. Kaks liiki satuvad kontakti siin hiljem ja seetõttu pole veel reproduktiivsed barjäärid efektiivselt moodustunud (Bolfiková and Hulva 2012). Zolotareva et al. (2021) leidis nii hübriidseid isendeid kui ka puhtaid isendeid võõra mtDNA-ga. Introgressioon oli ebasümmeetriline, hübriididel oli ülekaalus hariliku siili mtDNA ning lõunasiili isenditel oli rohkem hariliku siili mtDNA-d kui vastupidi. Samuti leidis autor veel, et hübriididel oli suurem osakaal lõunasiili DNA-d, mis viitab hübriidide eelistusele liituda tagasi lõunasiili populatsioonidesse. Zolotareva et al. (2021) pakkus selle nähtuse põhjenduseks populatsioonide tiheduse erinevuse. Tema hüpoteesi toetab hariliku siili hiljutine areaali laienemine ja selle järgne kontakt lõunasiiliga.

Siilide seas on hübriidide tsoonide moodustumine loomulik osa nende areaalide laienemisel. Kesk-Euroopas on see juba korra juhtunud ning ajapikku on seal moodustunud reproduktiivsed barjäärid. Selle tagajärjena on hübriidide ala kadunud. Ida-Euroopas on see protsess hetkel toimumas, kuid Kesk-Euroopa näitel näeme, et see ei ohusta siilide populatsioone. Samas on uuringuid sellel teemal vähe, seetõttu peaks sellele teemale siiski rohkem tähelepanu pühendama.

### 7.2 Perekond mutt (*Talpa*)

Perekonnas mutt (*Talpa*) pole leitud hübridiseerumist Euroopas elavate liikide vahel (Filippucci et al. 1987). Ainus erand sellele on Kesk-Itaalias esinev hübriidide tsoon, kus

puutub kokku euroopa mutt (*T. europaea*) ja apenniini mutt (*T. romana*) (Loy *et al.* 2001). Hübriide on leitud vaid sellel kitsal alal.

Loy *et al.* (2001) leidis Kesk-Itaalias euroopa muti ja apenniini muti kontakt alalt ainsa tuntud hübriidide esinemise koha Euroopas. Autor leidis oma töös, et introgressioon oli piirdunud kitsasse hübriidide alasse. Samuti leidis autor, et puudusid F1 hübriidid või tagasi ristunud isendid. Seetõttu järeltas ta, et hübriidiseerumine toimus nende kahe liigi esmasel kontaktil ning nüüdseks on see peatunud.

Perekonna mutt hübriidiseerumise nähtus on piiratud euroopa muti ja apenniini muti esmase kontakti alale Kesk-Itaalias. Nüüdseks on hübriidiseerumine peatunud ja hübriidid on jäänud sealsele alale. Seega pole hübriidiseerumine muti populatsioonidele oht. Samas pole muti hübriidide kohta tehtud uuringuid 20 aastat, hübriidide ala ohutuse kindlustamiseks on vaja teha nüüdisaegsemaid uuringuid.

### **7.3 Perekond karihiir (*Sorex*)**

Perekonnas karihiir (*Sorex*) on rohkelt liike, kuid hübriidiseerumine toimub vaid *S. araneus* liigirühmas. Liigirühma liikmeid iseloomustab  $XY_1Y_2$  sugukromosoomide kompleks (Sharman 1956). Mets-karihiire (*S. araneus sensu stricto*) liigis on toimunud väga kiire lahknemine kromosoomi tasemel läbi Robertsoni translokatsioonide (Wójcik *et al.* 2002). Erinevate kromosoomidega isendid moodustavad kromosoomi rassid, kelle vahel toimub ka enamus hübriidiseerumisest. Ülejäänud hübriidiseerumine toimub *Sorex araneus* liigirühma eri liikide vahel.

Mets-karihiir on väga laialdaselt levinud ja seetõttu on täheldatud üle 70 kromosoomi rassi (Shchipanov and Pavlova 2017). Kahe kromosoomi rassi kokkupuutel moodustuvad hübriidide tsoonid. Euroopa aladel on kirjeldatud rohkelt hübriidide tsoone, neid on leitud Suurbritannias (Hatfield *et al.* 1992; Jones and Searle 2003), Prantsusmaal (Brünnner and Hausser 1996; Lugon-Moulin *et al.* 1999), Rootsis (Narain and Fredga 1996; Fredga and Narain 2000), Poolas (Moska 2003; Jadwyszczak and Banaszek 2006; Moska *et al.* 2011), Valgevenes (Borisov *et al.* 2010) ja Venemaal (Pavlova and Shchipanov 2014; Shchipanov *et al.* 2019).

Hübriidide tsoonis on leitud erinevat edukusega geenivoolu, tavaliselt oleneb see rasside kromosoomide erinevuste astmest (Yannic *et al.* 2008a). Hübriididel tekib probleeme meiosis, kus tekkivad liialt pikad kromosoomi joondused, mis viib kromosoomide

ebaühtlase jagunemiseni (Basset *et al.* 2006b). Samas on täheldatud, et liigisisest kromosoomide erinevused tihti peale ei mõjuta hübriide väga negatiivselt (Pavlova *et al.* 2008). Seega on eri kromosoomi rasside vahele tekkinud mittetäiuslikud reproduktiivsed barjäärid (Pavlova *et al.* 2007; Polly *et al.* 2013) ning kõige lähedasematel rassidel puuduvad need barjäärid pea täielikult (Basset *et al.* 2006b; Moska *et al.* 2011). Kromosoomide erinevuste nõrga mõju tõttu on geneetilise struktuuri peamiseks faktoriks pakutud hoopis ajaloolisi protsesse (Basset *et al.* 2006b; Borisov *et al.* 2010; Horn *et al.* 2012).

Hübriidide tsooni kuju põhjuseks on algul pakutud hübriidide kohasuse ja viljakuse langust (Bulatova *et al.* 2011; Pavlova and Shchipanov 2014), kuid samuti on arvatud, et seda mõjutavad teised faktorid (Shchipanov and Pavlova 2007; Shchipanov *et al.* 2008). Sarnaselt on ka geograafiliste barjääride mõju alas tekkinud lahkenenud arvamusi, on leitud mõju (Moska 2003; Bulatova *et al.* 2011; Pavlova and Shchipanov 2014) ja on leitud ka selle puudumist (Shchipanov and Pavlova 2007; Shchipanov *et al.* 2008, 2019; Shchipanov and Vlova 2013). Samas ka on leitud, et jõed võivad kaasa aidata hübriidiseerumisele, olles ühine tee mille kaldail erinevad rassid liiguvad ja kokkupuutuvad (Shchipanov and Vlova 2013; Shchipanov *et al.* 2019). Hübriidide tsooni kuju mõjutajaks on pakutud ka teiste populatsioonide olemasolu, mis piirab hübriidide levikut läbi konkurentsi ja sisserände (Shchipanov *et al.* 2008, 2019).

Hübriidide tsoon on veel leitud mets-karihiire (*Sorex araneus*) ja valais karihiir *S. antinorii* vahel. Hübriidide tsoon on stabiilne ja asub Alpides, kus puutub kokku valais karihiir mets-karihiire kolme erineva kromosoomi rassiga (Yannic *et al.* 2009). Seal leidis Yannic *et al.* (2008a), et rohkem eristunud kromosoomi rassidega on geenivool tugevalt piiratud, kus vähem eristunud rassiga on geenivool vähem piiratud. Samuti leiti, et vähem eristunud rassil oli märgatavalt rohkem hübriide kui teisel kahel. Sarnaselt teistele imetajatele on sugukromosoomidel roll reproduktiivsete barjääride moodustamisel (Basset *et al.* 2006a; Yannic *et al.* 2008a). Yannic *et al.* (2008a) leidis veel, et meessugurakkud on tugevemalt mõjutatud ning seekaudu on isasloomade viljakus kõige rohkem mõjutatud.

Introgressiooni on täheldatud ka teistes *Sorex araneus* liigigrupi liikmetes. Yannic *et al.* (2008b) leidis oma töös, et atlandi karihiire (*S. coronatus*) Y-kromosoomi on introgresseerunud geneetilist materjali pürenee karihiirelt (*S. granarius*). Yannic *et al.* (2010) leidis veel, et pürenee karihiirel on introgresseerunud mtDNA-d mets-karihiirelt.

Autori hüpoteesi kohaselt kinnistus võõras mtDNA, sest see aitas pürenees karihiirtel külmas keskkonnas paremini hakkama saada, sarnaselt valgejänese mtDNA levikule (vaata *Lepus*). Tänapäevast hübriidiseerumist aga pole täheldatud nende liikide vahel (Yannic *et al.* 2008b, 2010).

Perekonnas karihiir on toimunud üsna kiire ja laialdane evolutsioon. Eriti on seda näha *Sorex araneus* liigigrupi liikmete seas. Selles liigigrupis on toimunud väga kiire kromosoomi põhine lahknemine, mistõttu leitakse uusi kromosoomi rasse tänapäevani. Ükski nendest liikidest ja rassidest pole otseselt ohustatud ning toimuvad protsessid on looduslikud. Seega tegemist on ohutu, kuid olulise uurimisobjektiga, mis aitab süvendada meie arusaama kromosoomide evolutsioonist ja selle mõjust isenditele.

## 8. Hübridiseerumine seltsis käsitiivalised (Chiroptera)

### 8.1 Perekond lendlane (*Myotis*)

Perekonnas lendlane (*Myotis*) on üle 100 liigi (Simmons 2005), kuid paljud neist on vähe uuritud nahkhiirte varjatud eluviisi tõttu. Hübridiseerumist on täheldatud mitme liigi vahel Euroopa eri osades (Afonso et al. 2017). Introgressiooni on leitud ka vähem tuntud lendlaste liikides ja liinides (Çoraman et al. 2019). Euroopa käsitiivaliste seast on lendlased kõige uuritum perekond, kuid ka siin on uuringuid vähe.

Kõige uuritum hübridiseeruvate liikide paar lendlaste seas on suurlendlane (*M. myotis*) ja lõunalendlane (*M. blythii*). Need kaks liiki on väga sarnased ja nende taksonoomilise staatuse üle on vaieldud pikemat aega (Bogdanowicz et al. 2009; Furman et al. 2014). Lõunalendlasel on täheldatud sama mtDNA, kui suurlendlasel (Berthier et al. 2006). Seetõttu arvati algul, et lõunalendlane ja suurlendlane võivad olla sama liik (Bogdanowicz et al. 2009). Hiljem tuli välja nüüd laialdaselt vastuvõetud selgitus, et lõunalendlaste mtDNA asendus suurlendlaste mtDNA-ga, kuna lõunalendlaste areaal laienes kiiresti Aasiast Euroopasse (Berthier et al. 2006; Furman et al. 2014). Areaali ääre aladel oli vähem lõunalendlasteid, mistõttu hakkasid nad hübridiseerima kohaliku suurlendlastega.

Lõunalendlaste ja suurlendlaste seas on täheldatud ka nukleaarset introgressiooni. Introgressioon toimub tavaliselt ebasümmeetrilisel lõunalendlaste suunas (Berthier et al. 2006; Afonso et al. 2017), kuid on leitud ka eraneid (Bogdanowicz et al. 2009). Üsna laialdasest introgressioonist hoolimata on suutnud mõlemad nahkhiired säilitada oma genoomide iseärasused, mis viitab efektiivsetele geenivoolu barjääridele (Berthier et al. 2006). Võimalik on, et hübridiseerumisest saadud geenid aitavad tõsta vanemliikide geneetilist mitmekesisust (Afonso et al. 2017). Hübridiseerumise põhjused pole veel selgelt välja töödeldud. Välja on pakutud mitmeid faktoreid, näiteks kahe liigi sotsialiseerumine segakolooniates (Afonso et al. 2017) või hübriidide kohasuse tõus (Berthier et al. 2006).

Lendlaste seas on aktiivset hübridiseerumist leitud veel habelendlaste (*M. mystacinus*), tõmmulendlaste (*M. brandtii*) ja ojalendlaste (*M. alcathoe*) vahel. Bogdanowicz et al. (2012) leidis oma töös, et hübridiseerumine toimus pea pooltes parvlemiskohtades.

Hübridiseerumine oli laialdane nähtus, aga ei leitud F1 hübriide. Hübriidide osakaal oli habelendlaste ja tõmmulendlaste seas oli sama, kuid ojalendlastes seas oli osakaal palju suurem. Selle nähtuse selgituseks pakkus Bogdanowicz et al (2012) ojalendlaste vähest

arvu koloonias. Autori hüpoteesi kohaselt on hübriidiseerumise peamine faktor nahkhiirte kogunemine parvlemiskohtadesse, kus mitmed liigid paarituvad samal ajal. Seal soodustab hübriidiseerumist isasloomade ülekaal ja liikidele omane polügüünia.

Perekonnas lendlane on leitud üllatavalt palju hübriide. Samas perekond on väga suur ja paljud liigid on vähe uuritud. Kuigi on mõningad uuringud, mis proovivad selgitada hübriidiseerumise nähtust lendlaste seas, pole veel see perekond saanud küllalt tähelepanu. Oluline on tulevikus uurida põhjalikumalt hübriidiseerumist ja selle erinevaid faktoreid, et mõista paremini selle mõju nahkhiirte liikidele.

## **8.2 Perekond *Eptesicus***

Perekonnas *Eptesicus* on täheldatud hübriidiseerumist hilis-nahkhiire (*E. serotinus*) ja ibeeria nahkhiire (*E. isabellinus*) vahel. Hübriide leidub vaid kahe liigi areaalide kontakti ala Ibeeria poolsaare keskel. Nahkhiiri on tihti raske uurida nende varjatud eluviisi tõttu. Sellest tulenevalt on ka neid vähe uuritud. *Eptesicus* nahkhiirte tänapäevastest hübriididest Euroopas on leida vaid üks ingliskeelne teadustöö Centeno-Cuadros *et al.* (2019) poolt. Samas on leida uurimusi iidsete hübriidiseerumise nähtuste kohta (Juste *et al.* 2013; Artyushin *et al.* 2018).

Centeno-Cuadros *et al.* (2019) leidis oma töös tõestust hilis-nahkhiire ja ibeeria nahkhiire hübriidiseerimisele. Hübriide leiti vaid kitsal kontakti alal, mis viitab populatsioonide hiljutisele kokkupuutele. Introgressiooni leiti nukleaarses DNA-s, kuid see puudus mtDNA-s. Introgressioon toimus ebasümmeetriliselt isasloomade kaudu, kus hilis-nahkhiirte seas leiti palju rohkem hübriide kui ibeeria nahkhiirte seas. Autor ei saanud hübriidiseerumise põhjuseid ja faktoreid on kindlaks teha andmete nappuse tõttu.

Perekonna *Eptesicus* hübriidiseerumise juhtumid tänapäeval on vähe uuritud. Hetkel on leida vaid üks teadustöö teemal ning autor nendib ise oma töös, et järeltuste tegemiseks pole küllalt andmeid. Seega on oluline tulevikus rohkem uurida *Eptesicus* nahkhiiri, et selgeks teha, miks hübriidiseerumine toimub ja mis on selle tagajärjed.

## **8.3 Perekond *Pipistrellus***

Perekonnas *Pipistrellus* on täheldatud hübriidiseerumist käabus-nahkhiire (*P. pipistrellus*) ja pügmee-nahkhiire (*P. pygmaeus*) vahel. Hübriide on leitud liikide areaali ida piiril Poolas ja Küprose saarel. Sarnaselt teistele nahkhiirte liikidele on neid vähe uuritud.

Sztencel-Jabłonka ja Bogdanowicz (2012) Leidsid oma töös kääbus-nahkhiire ja pügmeenahkhiire hüübride Poolas. Hübridiseerumine toimus mõlemas suunas ja oli üsna laialdane nähtus. Samas ei leitud F1 hübriide. Samuti on täheldatud, et hübridiseerumise esinemisest hoolimata on mõlemad liigid suutnud säilitada neile iseloomulikud genoomid. Hübriidid ise leiti liikide areaalide ääre aladel, kus nähtuse selgituseks on väike populatsiooni tihedus ja selle järgne kahe erineva liigi isendi paardumine.

Hulva *et al.* (2010) leidis tõestust hübridiseerimisele Küprose saarel. Saare endeem *Pipistrellus pygmaeus cypris* hübridiseerus kääbus-nahkhiirega. Selle tulemusena on endeemi genoom segu kohalikust ja võõrast. Nähtust on selgitatud kääbus-nahkhiire emasisendite sisserändega, lennuvõime tõttu ei peata meri uusi loomi saarele immigratsioonist. Autor pakub välja, et tegemist võib isegi olla liigistumise protsessiga läbi hübridiseerumise. Samas võib see tekitada probleemi endeemi looduskaitsega tema kui selge taksonoomilise üksuse kadumise tõttu.

Perekonna *Pipistrellus* hübridiseerumist on üsna vähe uuritud. Hübridiseerumine tundub olevat üsna tavaline, kuid väheste andemete tõttu on raske teha selgeid järeldusi. Tulevikus on vaja teemat uurida rohkem, et kindlaks teha hübridiseerumise erinevad faktorid.

## Järeldused

Hübriidiseerumist on täheldatud 10% kõikide liikide seas, kuid osakaal võib olla suurem kui arvame (Mallet 2005). Näiteks on hübriidiseerumist tihti raske eristada jagatud eelaselt päritud polümorfismist (Allendorf *et al.* 2001). Introgressioon esineb hübriidide tagasirustumisel vanempopulatsiooni ning üldiselt on see nähtus piiratud. Samas on selgelt näha ulatusliku introgressiooni paljudes eespool käsitletud populatsioonides, kuid see piirdub kitsale alale genoomis, kõige tavalisemalt esineb see mtDNA introgressioonina.

Table 1. Kokkuvõtte ülevaate tabelis (Lisa 1.) jäädvustatud numbrilistest andmetest.

| Taxa         | Hübriidiseeruvate liikide osakaal | Hübriidide osakaal | Introgressioon |
|--------------|-----------------------------------|--------------------|----------------|
| CANIS        | 100%                              | 14,9%              | 14,8%          |
| FELIS        | 100%                              | 21,1%              | 21%            |
| MARTES       | 66,6%                             | 26,1%              | 26,1%          |
| MUSTELA      | 66%                               | 8,3%               | 7,5%           |
| SUS          | 100%                              | 29%                | 29%            |
| BISON        | 100%                              | n/a                | n/a            |
| CAPRA        | 66%                               | 10%                | 10%            |
| OVIS         | 100%                              | 5%                 | 5%             |
| RUPICAPRA    | 100%                              | 37%                | 36,8%          |
| CAPREOLUS    | 100%                              | 44%                | 44%            |
| CERVUS       | 100%                              | 20%                | 20%            |
| RANGIFER     | 100%                              | 7%                 | 7%             |
| SPERMOPHILUS | 75%                               | 32,5%              | 32,2%          |
| MYODES       | 66%                               | 19,7%              | 19,7%          |
| MICROTUS     | 9%                                | 26,9%              | 25,4%          |
| MUS          | 40%                               | n/a                | n/a            |
| LEPUS        | 83%                               | 22,7%              | 22,6%          |
| ORYCTOLAGUS  | 100%                              | n/a                | n/a            |
| TALPA        | 33%                               | 45,9%              | 45,9%          |
| ERINACEUS    | 66%                               | 6,9%               | 6,9%           |
| SOREX        | 33%                               | 17%                | 10%            |
| PIPISTRELLUS | 29%                               | 13,3%              | 13,3%          |
| EPTESCIUS    | 40%                               | 16,5%              | 16,5%          |
| MYOTIS       | 31%                               | 10,8%              | 10,8%          |
|              | 71%                               | 20,7%              | 20,2%          |

Täiendav selgitus: Osakaalud puuduvad (n/a) *Mus* ja *Oryctolagus* perekondades, kuna uurimused keskendusid hübriidide ala isenditele, mistõttu hübriidide osakaal puudus või oli ebaselge.

Perekonnas *Bison* puudus täpsemad andmed hübriidide osakaalu kohta.

Analüüsitud perekondade liikidest 44,8% (52/116) hübriidiseerusid või olid mingil määral introgressseerunud. See moodustab 20% (52/260) kõikidest Euroopa imetajatest.

Analüüsitud perekondades keskmiselt 71% (Tabel 1.) perekonna liikmetest hübriidiseerusid. Hübriidiseeruvate liikide osakaal oli kõige suurem seltsis sõralised (*Artiodactyla*), perekonna tasemel analüüs ei toimi piiratud perekonna esindajate tõttu. Hübriidiseerumine oli tüüpilisem hiljuti lahknunud liikides, kuid leidus ka erandeid nagu perekond jännes (*Lepus*) ja perekond *Pipistrellus*.

Hübriidide osakaal populatsioonides jäi enamasti 10-30% vahemiku, suurema osakaalu korral oli tihti hübriidide osakaal ülehinnatud piiratud valimi tõttu. Introgressiooni osakaal (20,2%) erines hübriidide osakaalust (20,7%) vähe. Selle nähtuse selgituseks on iidse või vähese introgressiooni laialdane levik, tüüpiline oli introgressioon väga piiratud kuni olematu tänapäevase hübriidiseerimisega. Samuti on osakaale mõjutanud valimisuurus nii analüüsitud töodes kui ka antud töös. Hübriidiseerumist ilma introgressioonita oli leida vaid perekonnas karihiir (*Sorex*), kuid isegi selles perekonnas on introgressiooni puudumine arvatavasti tingitud autorite valikust uurida F1 hübriidide.

Keskmiised hübriidiseerumise ja introgressiooni osakaalud on petilikud eespool mainitud põhjusel, mistõttu on vaja täpsustada hübriidiseerumise nähtust. Liigid, milles leidus iidset introgressiooni ning leidus vaid piiratud tänapäevast hübriidiseerumist, moodustasid 50% (26/52) uuritud liikidest. Nendes liikides ostus olema oluline osa hübriidide osakaalust jäljed iidsest introgressioonist. Seetõttu on tegelikkuses peapooled hübriidiseerumise nähtused leitud selle töö käigus hoopis piiratud koguses, kuid laialt levinud, introgressioon. Samas introgressioon võib kiiresti levida isegi piiratud hübriidiseerumisel, mistõttu on eespool mainitud liikides ikkagi oluline täheldada ja jälgida tänapäevast hübriidiseerumist. Iidset introgressioon ilma tänapäevase hübriidiseerumiseta aga leidub vaid 11,5% (6/52) liikides.

Introgressioon ise oli tavaliselt ebasümmeetriline ja kõige tavalisem oli mtDNA introgressioon. Selle nähtuse selgituseks on pakutud mtDNA neutraalsust, näiteks koduhiirte seas (Božíková *et al.* 2005), või mtDNA positiivset mõju, näiteks leethiirtes (Boratyński *et al.* 2014, 2016) ja jänestel (Melo-Ferreira *et al.* 2005, 2009). Võõra mtDNA kinnistumisel on kõige tavalisem introgressiooni muster ühe liigi välja tõrjumine teise poolt (Alves *et al.* 2008; Lavrenchenko *et al.* 2009). Nukleaarne introgressioon on haruldasem ning tihti leidub autosoomides. Sugukromosoomide introgressioon on

haruldasem, mis tuleneb sugukromosoomide rollist reproduktiivsete barjääride moodustamisel (Gerald *et al.* 2008; Macholán *et al.* 2011).

Hübriidiseerumist ennast indutseeris tavaliselt madal populatsiooni tihedus ja sellega kaasnev raskus leida paaritumiseks liigikaaslast. Seda nähtus tõi esile mitme faktorid. Inimesest tulenevad faktorid olid peamiselt üleküütimine, elupaikade killustamine ja häving, loomade ümberpaigutamine ning kodustatud ja vangistuses elavate isendite pääsemine loodusesse. Looduslikud faktorid olid enamasti areaalide laienemine/populatsioonide kasv, ühe liigi välja tõrjumine teise poolt ja käitumuslikud iseärasused. Eraldi väärib mainimist introgressioonist tulenevat kohasuse tõus, mille tulemusena võib isegi piiratud hübriidiseerumisel võõras geneetiline materjal väga kaugele levida.

Hübriidiseerumise ja introgressiooniga kaasnevad looduskaitseprobleemid, mis avalduvad mitmel viisil. Introgressiooni otsene mõju on kohalike kohastumiste kadumine ja selle järgne kohasuse langus (Frankham *et al.* 2011). Samuti võib introgressiooni käigus kaduma minna väiksema arvulise populatsiooni genoom, põhjustades geneetilise väljasuremise (Rhymer and Simberloff 1996). Selles on rolli täheldatud ka hübriididel endel, kes okupeerivad kahe liigi vaheala ja seetõttu muutuvad nn geneetiliselt „sillaks“ kahe liigi vahel. Seda protsessi on näha näiteks euroopa metskass-kodukass (Germain *et al.* 2008) ja punahirv-tähnikhirv (Senn *et al.* 2010a) hübriidiseerumisel.

Looduskaitseprobleemiks on kujunenud ka hübriidide konkureerimine vanempopulatsiooni isenditega. Näiteks täheldanud Bassi *et al.* (2017), et koer-hunt hübriidid toituvad samadest saakloomadest ja elavad samadel aladel kui geneetiliselt puhtad hundid. Sarnaselt leidis Kilshaw *et al.* (2016), et hübriidid moodustasid vaheala metskasside ja kodukassidele, mistõttu toimus edasine hübriidiseerumine ja konkurents.

Samuti raskendab hübriidiseerumine looduskaitse tegevusi. Hübriidide olemasolu tähendab, et looduskaitse tegevuse läbiviimiseks on vaja kindlaks teha geneetiliselt puhas populatsioon ja seda säilitada. See on oluline näiteks euroopa piisoni (Tokarska *et al.* 2011, 2015) ja itaalia metskitse (Gentile *et al.* 2009) looduskaitseks. Samuti esineb probleeme looduskaitse seadusega, kus hübriidid või hübriidiseerumise võime tekitab küsimusi konkreetse taksoni olemasolu ja kaitseväärtuses (Iacolina *et al.* 2019). Oluliseks probleemiks võib kujuneda ka avalikuse arvamus, mille tagajärjena võib nurjuda looduskaitse projektide läbiviimine või võib toimuda kindla liigi ülemäärane

hävitamine, nagu näiteks on täheldatud hunt-koer hübriidide korral (Leonard *et al.* 2013; Dufresnes *et al.* 2019).

Hübriidiseerumise probleemi lahenduseks on pakutud hübriidsete ning hübriidiseeruvate isendite selektiivset küttemist, seda on soovitatud näiteks punahirve ja tähnikhirve hübriidiseerumise piiramiseks (Diaz *et al.* 2006). Sarnases olukorras oleval itaalia metskitse kaitseks on aga pakutud loomade ruumilist eraldamist, selleks on soovitatud loomade ümber paigutamist isoleeritud aladele, kus kontakt euroopa metskitsega puudub (Mucci *et al.* 2012). Samuti on oluline keskkonna taastamine ja inimõju piiramine, mis on eriti efektiivne populatsioonides, kus hübriidiseerumine esineb just häirituste tõttu. Selle efektiivsust on näha näiteks Ukraina huntides, kus pärast küttemise piiramist hundi populatsioonid kiiresti taastusid ja hübriidiseerumine muutus haruldaseks.

Hübriidiseerumine on siiski keeruline looduskaitseprobleem ja seega selle lahendus ei seisne vaid ühes meetodis. Hübriidiseerumist piiravad meetodid on kõige efektiivsemad kui nad on osa suuremast looduskaitseprogrammist, mille käigus toimub looduskaitse tegevus nii enne kui ka pärast hübriididega tegelemist (Bohling 2016).

Hübriidiseerumine ja sellega kaasnev introgressioon on nüüdisajal kujunenud oluliseks teemaks nii evolutsioonis (Abbott *et al.* 2013) kui ka looduskaitse (Allendorf *et al.* 2001). Sellest hoolimata on hübriidiseerumise tähtsust loomades täheldatud alles hiljuti (Rhymer and Simberloff 1996). Tähelepanu on enamasti võitnud vaid mõned esinduslikud (alam)liigid nagu koduhiir, hall hunt ja metssiga. Samas on kohati isegi nende liikide andmestikus auke, viidates jällegi teema uudsusele. Geograafilise jaotuse põhiseiselt esineb puudulik andmestik enamasti Ida-Euroopas ja Balkani poolsaarel, kus hübriidiseerumist tihti alahinnatakse.

Hübriidiseerumise alahindamist põhjustab enamasti andmete nappus ja endiste arusaamade kinnistumine. Näiteks on kogu Euroopas levinud hall hundi hübriidiseerumist alahinnatud, sest on kinnistunud arvamus, et koera ja hundi hübriidid oma vähesema sotsialiseerumise tõttu ei ole enamasti võimelised hundi vanempopulatsioon tagasi ristuma (Vilà and Wayne 1999). Bassi *et al.* (2017) aga tõestas, et hundi ja koera hübriidid on võimelised liituma geneetiliselt puhta hundi karjadega ja isegi moodustama oma karju. Ta täheldas oma töös, et nad küttsid isegi samu saakloomi ja okupeerisid hundile sobilike alasi. See leid tõstab esile, kui vähe hübriidiseerumise faktoritest on tegelikult teada isegi palju uuritud liigis.

Andmete nappus esineb samuti vähem tuntud liikide ja varjulise eluviisiga liikides nagu on näha näiteks käsitiivaliste ja mõnede kiskjalistega. Eraldi väärib mainimist alles hiljuti ilmunud kuldne šaakal, kes pea 60 aastat tagasi läbis plahvatusliku populatsiooni kasvu ja selle järgselt migreerus paljudesse Euroopa riikidesse, kaasa arvatud Eestisse (Spasov *and* Acosta-Pankov 2019). Stronen *et al.* (2020) esitas oma töös efektiivse viisi kuidas jälgida ja uurida seda uustulnukat, mis tagaks pideva andmevoolu liigi areaali laienemise ja hübriidiseerumise kohta.

Olemas olevates hübriidiseerumise andmetes on üldiselt puudlik hübriidiseerumise põhjused ning tegelik mõju indiviidile või/ja populatsioonile. Seda puudujääki on leida nii palju uuritud kui ka vähe uuritud liikides. Näiteks on palju uuritud kodukassi (genoomi introgressiooni euroopa metskassi genoomi, kuid siiani pole selget arusaama selle mõjust kassidele (Nussberger *et al.* 2014). Sarnaselt on täheldatud Y-kromosoomi laialdast introgressiooni koduhiire alamliikide vahel vaid kahes kohas, Kesk-Euroopas ja Norras (Đureje *et al.* 2012). Kesk-Euroopas leiti, introgresseerunud Y-kromosoom tõesti tõstis kohasust (Albrechtová *et al.* 2012) kuid Norras ei ole see ikkagi veel kindel (Jones *and* Searle 2015).

Samuti on kujunenud oluliseks probleemiks hübriidide konkreetse definitsiooni puudumine (Nussberger *et al.* 2014). Hübriide on lihtne eristada vanempopulatsiooni isenditest kui tegemist on F1 või F2 isenditega, kuid järgnevates generatsioonides muutub hübriidid eristamine puhtast isendist pidevalt keerulisemaks (Quilodrán *et al.* 2020). Samade andmetega võib saada täiesti erinevaid tulemusi kasutades erinevaid piiritlusi hübriidide jaoks (Nussberger *et al.* 2014).

Sellest tulenevalt on tulevikus oluline moodustada üldine standard, mida järgida hübriidide tuvastamisel. Sarnaselt on oluline tulevikus innustada hübriidisatsiooni uurimist vähem uuritud liikides ja vähem uuritud geograafilistel aladel, et tagada põhjalik ja robustne andmestik hübriidiseerumise jälgimiseks ja vajaduse korral piiramiseks. Oluline on veel tulevikus looduskaitse tegevuse efektiivsuse uurimine ja meetodite leidmine ja aretamine. Hetkel palju hübriidiseerumisega seotud looduskaitse tegevusest pole tagatud teadusetöö poolt, vaid baseerub lihtsalt spetsialistide kogemusel (Donfrancesco *et al.* 2019).

## Kokkuvõte

Hübridiseerumine ja sellega kaasnev introgressioon on nüüdisajal tunnistatud oluliseks evolutsiooni faktoriks. Sellest hoolimata on hübridiseerumine loomades tähelepanu võitnud alles hiljuti. Euroopa imetajate hübridiseerumisest on tehtud vaid üks ülevaatlik töö Iacolina *et al.* (2019) poolt, kuid ka see on keskendunud vaid sõralistele. Selle töö käigus koguti andmeid eesmärgiga anda ülevaade Euroopas hübridiseeruvatest imetajatest ning analüüsida hübridiseerumist.

Hübridiseerumine on Euroopa imetajate seas tavalisem kui arvatud, hübridiseerumist või introgressiooni leidis 20% liikides. Hübridiseerumisele järgis pea alati introgressioon. Tihti oli introgressioon laialdasem kui aktiivne hübridiseerumine, kuna isegi väga piiratud hübridiseerumisel võisid introgresseerunud geenid laialdaselt levida muidu geneetiliselt puhastes populatsioonides. Seetõttu leidis üle pooltel analüüsitud liikidel piiratud hübridiseerumist, kuid laialdast iidset introgressiooni. Hübridiseerumises osutusid olema olulisteks nii inimõju kui ka looduslikud faktorid. Inimesed on oluliselt mõjutanud hübridiseerumist nähtust Euroopa imetajate seas, tihti keskkonna või populatsioonide hävingu kaudu. Looduslikud faktorid olid aga enamasti seotud areaalide laienemise ja populatsioonide kasvuga, kuid oluliseks kujunes ka kohasust tõstev introgressioon.

Hübridiseerumisest tekkinud looduskaitseprobleemid ohustavad populatsioone nii otseselt kui ka kaudselt. Laialdase introgressiooni korral võib kohasus langeda kohastumuste kadumisega ning halvimas olukorras, geneetiline väljasuremine. Hübriidid võivad kahjustada vanempopulatsioone jätkuvalt hübridiseerumise hõlbustamisega või otseselt nendega konkureerides. Samuti võib hübriidide olemasolu raskendada looduskaitseprogrammide läbimist, kuna geneetiliselt puhaste populatsioonide leidmine ning säilitamine on kulukas ja aega nõudev protsess. Töö protsessi käigus selgus, et oluliseks probleemiks on kujunenud hübriidide konkreetse definitsiooni puudumine ning puudulik andmestik. Samuti vajab rohkem tähelepanu hübriidisatsioonile suunatud looduskaitsemeetodite teadustöö, et aretada robustsemaid ja efektiivsemaid meetodeid.

## **Summary**

### **Hybridization in European mammals**

In recent years, hybridization and the introgression that comes along with it has been acknowledged as an important factor in evolution. Despite this, hybridization has been researched relatively little in animals. Hybridization of European mammals has only been reviewed by Iacolina et al. (2019) but even this work is focused on just ungulates. Information was gathered in the process of this thesis to review hybridization in European mammals and to analyze hybridization.

Hybridization in European mammals is more common than thought, hybridization and introgression was found in 20% of mammal species. Hybridization was almost always followed by introgression. Often introgression itself was more widespread than active hybridization, since even in the case of very limited hybridization, introgressed genes could spread widely in otherwise pure populations. Due to this, over half of analyzed species had limited hybridization but extensive ancient introgression. Important factors in hybridization were both anthropogenic and natural. Humans had impacted hybridization within European mammals greatly, usually in the form of habitat or population destruction. Natural factors mostly manifested in the form of population growth and range expansion, though fitness increasing introgression also played a major role.

Conservation issues born from hybridization endanger populations both directly and indirectly. In the case of widespread introgression, there may be a loss of fitness due to the loss of adaptations or a genetic extinction may take place. Hybrids can negatively impact parent populations by facilitating more hybridization or by directly competing with them. The existence of hybrids may also negatively impact conservative efforts because of the difficulty involved in finding and conserving genetically pure populations. In the process of this thesis, it was found that the lack of a concrete definition for hybrids and lacking data have become key problems. Conservation strategies aimed at hybridization also requires more research, so robust and effective methods can be developed.

## **Tänuavaldus**

Töö autor soovib tänada töö valmimisel abiks olnud inimesi, eriti juhendajaid Urmas Saarma ja Egle Tammeleht. Autor samuti tänab peret ja sõpru, kes aitasid stressi rohke töö protsessiga toime tulla.

## Kasutatud kirjandus

Käesoleva töö kirjanduse loend ja viitamine järgib ajakirja „Mammal Research“ nõudeid.

- Abbott R, Albach D, Ansell S, et al (2013) Hybridization and speciation. *J Evol Biol* 26:229–246. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Abramson NI, Rodchenkova EN, Fokin MV, et al (2009a) Recent and ancient introgression of mitochondrial DNA between the red (*Clethrionomys rutilus*) and bank (*Clethrionomys glareolus*) voles (Rodentia, Cricetidae). *Dokl Biol Sci* 425:147–150. <https://doi.org/10.1134/S0012496609020185>
- Abramson NI, Rodchenkova EN, Kostygov AY (2009b) Genetic variation and phylogeography of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) in Russia with special reference to the introgression of the mtDNA of a closely related species, red-backed vole (*Cl. rutilus*). *Russ J Genet* 45:533. <https://doi.org/10.1134/S1022795409050044>
- Afonso E, Goyadin A-C, Giraudoux P, Farny G (2017) Investigating Hybridization between the Two Sibling Bat Species *Myotis myotis* and *M. blythii* from Guano in a Natural Mixed Maternity Colony. *PLOS ONE* 12:e0170534. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170534>
- Albrechtová J, Albrecht T, Baird SJE, et al (2012) Sperm-related phenotypes implicated in both maintenance and breakdown of a natural species barrier in the house mouse. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:4803–4810. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1802>
- Alda F, Doadrio I (2014) Spatial genetic structure across a hybrid zone between European rabbit subspecies. *PeerJ* 2:e582. <https://doi.org/10.7717/peerj.582>
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol Evol* 16:613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)
- Alves PC, Ferrand N, Suchentrunk F, Harris DJ (2003) Ancient introgression of *Lepus timidus* mtDNA into *L. granatensis* and *L. europaeus* in the Iberian Peninsula. *Mol Phylogenet Evol* 27:70–80. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00417-7](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00417-7)
- Alves PC, Melo-Ferreira J, Freitas H, Boursot P (2008) The ubiquitous mountain hare mitochondria: multiple introgressive hybridization in hares, genus *Lepus*. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363:2831–2839. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0053>
- Andersone Ž, Lucchini V, Ozoliņš J (2002) Hybridization between wolves and dogs in Latvia as documented using mitochondrial and microsatellite DNA markers. *Mamm Biol* 67:79–90. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00012>
- Angerbjörn A, Hersteinsson P, Tannerfeldt M (2004) Arctic fox. *Canids Foxes Wolves Jackals Dogs Status Surv Conserv Action Plan* 45:117–123
- Artyushin IV, Kruskop SV, Lebedev VS, Bannikova AA (2018) Molecular Phylogeny of Serotines (Mammalia, Chiroptera, Eptesicus): Evolutionary and Taxonomical

Aspects of the *E. serotinus* Species Group. *Biol Bull* 45:469–477.  
<https://doi.org/10.1134/S1062359018050035>

- Baird SJE, Macholán M (2012) What can the *Mus musculus musculus*/*M. m. domesticus* hybrid zone tell us about speciation? In: *Cambridge studies in morphology and molecules: new paradigms in evolutionary biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 334–372
- Bannikova AA, Lebedev VS, Abramov AV, Rozhnov VV (2014) Contrasting evolutionary history of hedgehogs and gymnures (Mammalia: Erinaceomorpha) as inferred from a multigene study. *Biol J Linn Soc* 112:499–519. <https://doi.org/10.1111/bij.12299>
- Barbato M, Hailer F, Orozco-terWengel P, et al (2017) Genomic signatures of adaptive introgression from European mouflon into domestic sheep. *Sci Rep* 7:7623.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-07382-7>
- Barlow A, Cahill JA, Hartmann S, et al (2018) Partial genomic survival of cave bears in living brown bears. *Nat Ecol Evol* 2:1563–1570. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0654-8>
- Barton NH, Hewitt GM (1985) Analysis of Hybrid Zones. *Annu Rev Ecol Syst* 16:113–148. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.000553>
- Baskin LM (2005) Number of wild and domestic reindeer in Russia in the late 20th century. *Rangifer* 25:51–57. <https://doi.org/10.7557/2.25.1.337>
- Basset P, Yannic G, Brüner H, Hausser J (2006a) Restricted Gene Flow at Specific Parts of the Shrew Genome in Chromosomal Hybrid Zones. *Evolution* 60:1718–1730.  
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb00515.x>
- Basset P, Yannic G, Hausser J (2006b) Genetic and karyotypic structure in the shrews of the *Sorex araneus* group: are they independent? *Mol Ecol* 15:1577–1587.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02891.x>
- Bassi E, Canu A, Firmo I, et al (2017) Trophic overlap between wolves and free-ranging wolf × dog hybrids in the Apennine Mountains, Italy. *Glob Ecol Conserv* 9:39–49.  
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.11.002>
- Bastos-Silveira C, Santos SM, Monarca R, et al (2012) Deep mitochondrial introgression and hybridization among ecologically divergent vole species. *Mol Ecol* 21:5309–5323. <https://doi.org/10.1111/mec.12018>
- Battisti C, Di Gennaro A, Gippoliti S (2015) Schematizing a historical demographic collapse on a large time span using local, secondary and grey data: The case of Italian roe deer *Capreolus capreolus italicus* in Central Italy. *J Nat Conserv* 24:63–67. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.02.003>
- Baumer R (2018) Huntide (*Canis lupus*) ja koerte (*Canis familiaris*) hübridiseerumine Euroopa põhjaosas. Thesis, Tartu Ülikool

- Beaumont M, Barratt EM, Gottelli D, et al (2001) Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Mol Ecol* 10:319–336. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01196.x>
- Berthier P, Excoffier L, Ruedi M (2006) Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Proc R Soc B Biol Sci* 273:3101–3123. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3680>
- Beugin M-P, Salvador O, Leblanc G, et al (2020) Hybridization between *Felis silvestris silvestris* and *Felis silvestris catus* in two contrasted environments in France. *Ecol Evol* 10:263–276. <https://doi.org/10.1002/ece3.5892>
- Beysard M, Heckel G (2014) Structure and dynamics of hybrid zones at different stages of speciation in the common vole (*Microtus arvalis*). *Mol Ecol* 23:673–687. <https://doi.org/10.1111/mec.12613>
- Beysard M, Krebs-Wheaton R, Heckel G (2015) Tracing reinforcement through asymmetrical partner preference in the European common vole *Microtus arvalis*. *BMC Evol Biol* 15:. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0455-5>
- Beysard M, Perrin N, Jaarola M, et al (2012) Asymmetric and differential gene introgression at a contact zone between two highly divergent lineages of field voles (*Microtus agrestis*). *J Evol Biol* 25:400–408. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02432.x>
- Biebach I, Keller LF (2009) A strong genetic footprint of the re-introduction history of Alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Mol Ecol* 18:5046–5058. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04420.x>
- Bieber C, Ruf T (2005) Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *J Appl Ecol* 42:1203–1213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01094.x>
- Biosa D, Scandura M, Tagliavini J, et al (2015) Patterns of genetic admixture between roe deer of different origin in central Italy. *J Mammal* 96:827–838. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv098>
- Bogdanov AS, Bannikova AA, Pirusskii YuM, Formozov NA (2009) The first genetic evidence of hybridization between West European and Northern white-breasted hedgehogs (*Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus*) in Moscow region. *Biol Bull* 36:647. <https://doi.org/10.1134/S106235900906017X>
- Bogdanowicz W, Bussche RAVD, Gajewska M, et al (2009) Ancient and Contemporary DNA Sheds Light on the History of Mouse-Eared Bats in Europe and the Caucasus. *Acta Chiropterologica* 11:289–305. <https://doi.org/10.3161/150811009X485530>
- Bogdanowicz W, Piksa K, Tereba A (2012) Hybridization Hotspots at Bat Swarming Sites. *PLOS ONE* 7:e53334. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053334>
- Bohling JH (2016) Strategies to address the conservation threats posed by hybridization and genetic introgression. *Biol Conserv* 203:321–327. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.011>

- Bolfíková B, Hulva P (2012) Microevolution of sympatry: landscape genetics of hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus* in Central Europe. *Heredity* 108:248–255. <https://doi.org/10.1038/hdy.2011.67>
- Boness DJ, Bowen WD, Francis JM (1993) Implications of DNA fingerprinting for understanding mating systems and reproductive strategies of pinnepeds
- Boratyński Z, Alves PC, Berto S, et al (2011) Introgression of mitochondrial DNA among *Myodes voles*: consequences for energetics? *BMC Evol Biol* 11:355. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-355>
- Boratyński Z, Ketola T, Koskela E, Mappes T (2016) The Sex Specific Genetic Variation of Energetics in Bank Voles, Consequences of Introgression? *Evol Biol* 43:37–47. <https://doi.org/10.1007/s11692-015-9347-2>
- Boratyński Z, Melo-Ferreira J, Alves PC, et al (2014) Molecular and ecological signs of mitochondrial adaptation: consequences for introgression? *Heredity* 113:277–286. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.28>
- Borisov Y, Cherepanova E, Orlov V (2010) A wide hybrid zone of chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia), between the Dnieper and Berezina Rivers (Belarus). *Comp Cytogenet* 4(2):195–201. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v4i2.43>
- Božíková E, Munclinger P, Teeter KC, et al (2005) Mitochondrial DNA in the hybrid zone between *Mus musculus musculus* and *Mus musculus domesticus*: a comparison of two transects. *Biol J Linn Soc* 84:363–378. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00440.x>
- Branco M, Monnerot M, Ferrand N, Templeton AR (2002) Postglacial Dispersal of the European Rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*) on the Iberian Peninsula Reconstructed from Nested Clade and Mismatch Analyses of Mitochondrial Dna Genetic Variation. *Evolution* 56:792–803. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01390.x>
- Breitenmoser U (1998) Large predators in the Alps: The fall and rise of man's competitors. *Biol Conserv* 83:279–289. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00084-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00084-0)
- Brünnner H, Hausser J (1996) Genetic and Karyotypic Structure of a Hybrid Zone Between the Chromosomal Races Cordon and Valais in the Common Shrew, *Sorex Araneus*. *Hereditas* 125:147–158. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1996.00147.x>
- Bulatova N, Jones RM, White TA, et al (2011) Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in European Russia. *J Evol Biol* 24:573–586. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02191.x>
- Burke JM, Arnold ML (2001) Genetics and the Fitness of Hybrids. *Annu Rev Genet* 35:31–52. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.085719>

- Cabria MT, Michaux JR, Gómez-Moliner BJ, et al (2011) Bayesian analysis of hybridization and introgression between the endangered European mink (*Mustela lutreola*) and the polecat (*Mustela putorius*). *Mol Ecol* 20:1176–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04988.x>
- Campos R, Storz JF, Ferrand N (2008) Evidence for contrasting modes of selection at interacting globin genes in the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Heredity* 100:602–609. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.26>
- Canu A, Costa S, Iacolina L, et al (2014) Are captive wild boar more introgressed than free-ranging wild boar? Two case studies in Italy. *Eur J Wildl Res* 60:459–467. <https://doi.org/10.1007/s10344-014-0804-5>
- Carneiro M, Albert FW, Afonso S, et al (2014) The Genomic Architecture of Population Divergence between Subspecies of the European Rabbit. *PLOS Genet* 10:e1003519. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003519>
- Carneiro M, Baird SJE, Afonso S, et al (2013) Steep clines within a highly permeable genome across a hybrid zone between two subspecies of the European rabbit. *Mol Ecol* 22:2511–2525. <https://doi.org/10.1111/mec.12272>
- Carneiro M, Blanco-Aguilar JA, Villafuerte R, et al (2010) Speciation in the European Rabbit (*Oryctolagus Cuniculus*): Islands of Differentiation on the X Chromosome and Autosomes. *Evolution* 64:3443–3460. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01092.x>
- Carneiro M, Ferrand N, Nachman MW (2009) Recombination and Speciation: Loci Near Centromeres Are More Differentiated Than Loci Near Telomeres Between Subspecies of the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Genetics* 181:593–606. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.096826>
- Centeno-Cuadros A, Razgour O, García-Mudarra JL, et al (2019) Comparative phylogeography and asymmetric hybridization between cryptic bat species. *J Zool Syst Evol Res* 57:1004–1018. <https://doi.org/10.1111/jzs.12318>
- Černa Bolfíková B, Eliášová K, Loudová M, et al (2017) Glacial allopatry vs. postglacial parapatry and peripatry: the case of hedgehogs. *PeerJ* 5:e3163. <https://doi.org/10.7717/peerj.3163>
- Corveira AM, Soares JA, Bastos-Silveira C, Mathias M da L (2019) Reproductive isolation between sister species of Iberian pine voles, *Microtus duodecimcostatus* and *M. lusitanicus*. *Ethol Ecol Evol* 31:121–139. <https://doi.org/10.1080/03949370.2018.1508075>
- Chapron G, Treves A (2016) Blood does not buy goodwill: allowing culling increases poaching of a large carnivore. *Proc R Soc B Biol Sci* 283:20152939. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2939>
- Çoraman E, Dietz C, Hempel E, et al (2019) Reticulate evolutionary history of a Western Palearctic Bat Complex explained by multiple mtDNA introgressions in secondary contacts. *J Biogeogr* 46:343–354. <https://doi.org/10.1111/jbi.13509>

- Corlatti L, Lorenzini R, Lovari S (2011) The conservation of the chamois *Rupicapra* spp. *Mammal Rev* 41:163–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00187.x>
- Costa M, Fernandes C, Birks JDS, et al (2013) The genetic legacy of the 19th-century decline of the British polecat: evidence for extensive introgression from feral ferrets. *Mol Ecol* 22:5130–5147. <https://doi.org/10.1111/mec.12456>
- Costa M, Fernandes C, Rodrigues M, et al (2012) A panel of microsatellite markers for genetic studies of European polecats (*Mustela putorius*) and ferrets (*Mustela furo*). *Eur J Wildl Res* 58:629–633. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0627-1>
- Crestanello B, Pecchioli E, Vernesi C, et al (2009) The genetic impact of translocations and habitat fragmentation in chamois (*Rupicapra*) spp. *J Hered* 100:691–708. <https://doi.org/10.1093/jhered/esp053>
- Cronin MA, MacNeil MD (2012) Genetic Relationships of Extant Brown Bears (*Ursus arctos*) and Polar Bears (*Ursus maritimus*). *J Hered* 103:873–881. <https://doi.org/10.1093/jhered/ess090>
- Cserkés Z, Kiss C, Barkaszi Z, et al (2021) Intra- and interspecific morphological variation in sympatric and allopatric populations of *Mustela putorius* and *M. eversmannii* (Carnivora: Mustelidae) and detection of potential hybrids. *Mammal Res* 66:103–114. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00543-6>
- Curto M, Winter S, Seiter A, et al (2019) Application of a SSR-GBS marker system on investigation of European Hedgehog species and their hybrid zone dynamics. *Ecol Evol* 9:2814–2832. <https://doi.org/10.1002/ece3.4960>
- Daleszczyk K, Bunevich AN (2009) Population viability analysis of European bison populations in Polish and Belarusian parts of Białowieża Forest with and without gene exchange. *Biol Conserv* 142:3068–3075. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.08.006>
- Đan M, Šnjegota D, Veličković N, et al (2016) Genetic variability and population structure of grey wolf (*Canis lupus*) in Serbia. *Russ J Genet* 52:821–827. <https://doi.org/10.1134/S1022795416080044>
- Davison A, Birks JDS, Brookes RC, et al (2001) Mitochondrial phylogeography and population history of pine martens *Martes martes* compared with polecats *Mustela putorius*. *Mol Ecol* 10:2479–2488. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01381.x>
- Davison A, Birks JDS, Griffiths HI, et al (1999) Hybridization and the phylogenetic relationship between polecats and domestic ferrets in Britain. *Biol Conserv* 87:155–161. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00067-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00067-6)
- Davison A, Griffiths HI, Brookes RC, et al (2000) Mitochondrial DNA and palaeontological evidence for the origins of endangered European mink, *Mustela lutreola*. *Anim Conserv* 3:345–355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2000.tb00119.x>

- Dejager L, Libert C, Montagutelli X (2009) Thirty years of *Mus spretus*: a promising future. *Trends Genet* 25:234–241. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2009.03.007>
- Diaz A, Hughes S, Putman R, et al (2006) A genetic study of sika (*Cervus nippon*) in the New Forest and in the Purbeck region, southern England: is there evidence of recent or past hybridization with red deer (*Cervus elaphus*)? *J Zool* 270:227–235. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00130.x>
- Donfrancesco V, Ciucci P, Salvatori V, et al (2019) Unravelling the Scientific Debate on How to Address Wolf-Dog Hybridization in Europe. *Front Ecol Evol* 7:. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00175>
- Dufresnes C, Remollino N, Stoffel C, et al (2019) Two decades of non-invasive genetic monitoring of the grey wolves recolonizing the Alps support very limited dog introgression. *Sci Rep* 9:148. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37331-x>
- Đureje L, Macholán M, Baird SJE, Piálek J (2012) The mouse hybrid zone in Central Europe: from morphology to molecules. *J Vertebr Biol* 61:308–318. <https://doi.org/10.25225/fozo.v61.i3.a13.2012>
- Edwards CJ, Suchard MA, Lemey P, et al (2011) Ancient Hybridization and an Irish Origin for the Modern Polar Bear Matriline. *Curr Biol* 21:1251–1258. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.05.058>
- Ellegren H (1999) Inbreeding and Relatedness in Scandinavian Grey Wolves *Canis Lupus*. *Hereditas* 130:239–244. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00239.x>
- Elshahat E (2019) Functional divergence and natural selection underlying genome wide introgressive hybridization of protein coding genes between the Algerian mouse (*Mus spretus*) and the house mouse (*Mus musculus domesticus*). Thesis
- Ermakov OA, Simonov E, Surin VL, et al (2015) Implications of Hybridization, NUMTs, and Overlooked Diversity for DNA Barcoding of Eurasian Ground Squirrels. *PLOS ONE* 10:e0117201. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117201>
- Ermakov OA, Surin VL, Titov SV, et al (2002) A Molecular Genetic Study of Hybridization in Four Species of Ground Squirrels (*Spermophilus*: Rodentia, *Sciuridae*). *Russ J Genet* 38:796–809. <https://doi.org/10.1023/A:1016395722664>
- Ermakov OA, Surin VL, Titov SV, et al (2006) A search for Y-chromosomal species-specific markers and their use for hybridization analysis in ground squirrels (*Spermophilus*: Rodentia, *sciuridae*). *Russ J Genet* 42:429–438. <https://doi.org/10.1134/S1022795406040107>
- Fabbri E, Caniglia R, Galov A, et al (2014) Genetic structure and expansion of golden jackals (*Canis aureus*) in the north-western distribution range (Croatia and eastern Italian Alps). *Conserv Genet* 15:187–199. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0530-7>
- Fabbri E, Miquel C, Lucchini V, et al (2007) From the Apennines to the Alps: colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Mol Ecol* 16:1661–1671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03262.x>

- Fan Z, Silva P, Gronau I, et al (2016) Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves. *Genome Res* 26:163–173. <https://doi.org/10.1101/gr.197517.115>
- Filippucci MG, Nascetti G, Capanna E, Bullini L (1987) Allozyme Variation and Systematics of European Moles of the Genus *Talpa* (Mammalia, Insectivora). *J Mammal* 68:487–499. <https://doi.org/10.2307/1381585>
- Fink S, Fischer MC, Excoffier L, Heckel G (2010) Genomic Scans Support Repetitive Continental Colonization Events during the Rapid Radiation of Voles (Rodentia: *Microtus*): the Utility of AFLPs versus Mitochondrial and Nuclear Sequence Markers. *Syst Biol* 59:548–572. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq042>
- Flagstad Øy, Røed KH (2003) Refugial Origins of Reindeer (*rangifer Tarandus L.*) Inferred from Mitochondrial Dna Sequences. *Evolution* 57:658–670. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb01557.x>
- Frankham R, Ballou JD, Eldridge MDB, et al (2011) Predicting the Probability of Outbreeding Depression. *Conserv Biol* 25:465–475. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01662.x>
- Frantz AC, Massei G, Burke T (2012) Genetic evidence for past hybridisation between domestic pigs and English wild boars. *Conserv Genet* 13:1355–1364. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0379-1>
- Frantz AC, Zachos FE, Kirschning J, et al (2013) Genetic evidence for introgression between domestic pigs and wild boars (*Sus scrofa*) in Belgium and Luxembourg: a comparative approach with multiple marker systems. *Biol J Linn Soc* 110:104–115. <https://doi.org/10.1111/bij.12111>
- Fredga K, Narain Y (2000) The complex hybrid zone between the Abisko and Sidensjö chromosome races of *Sorex araneus* in Sweden. *Biol J Linn Soc* 70:285–307. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00211.x>
- Fredsted T, Wincentz T, Villesen P (2006) Introgression of mountain hare (*Lepus timidus*) mitochondrial DNA into wild brown hares (*Lepus europaeus*) in Denmark. *BMC Ecol* 6:17. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-17>
- Freitas HM de (2006) Natural hybridization between the Iberian hare (*Lepus granatensis*) and the brown hare (*L. europaeus*) in northern Iberian Peninsula. *Porto* : [s.n.]
- Furman A, Çoraman E, Çelik YE, et al (2014) Cytonuclear discordance and the species status of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera). *Zool Scr* 43:549–561. <https://doi.org/10.1111/zsc.12076>
- Galaverni M, Caniglia R, Pagani L, et al (2017) Disentangling Timing of Admixture, Patterns of Introgression, and Phenotypic Indicators in a Hybridizing Wolf Population. *Mol Biol Evol* 34:2324–2339. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx169>
- Galov A, Fabbri E, Caniglia R, et al (2015) First evidence of hybridization between golden jackal (*Canis aureus*) and domestic dog (*Canis familiaris*) as revealed by genetic markers. *R Soc Open Sci* 2:150450. <https://doi.org/10.1098/rsos.150450>

- Gentile G, Vernesi C, Vicario S, et al (2009) Mitochondrial DNA variation in roe deer (*Capreolus capreolus*) from Italy: Evidence of admixture in one of the last *C. c. italicus* pure populations from central-southern Italy. *Ital J Zool* 76:16–27. <https://doi.org/10.1080/11250000802018725>
- Geraldes A, Carneiro M, Delibes-Mateos M, et al (2008) Reduced introgression of the Y chromosome between subspecies of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the Iberian Peninsula. *Mol Ecol* 17:4489–4499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03943.x>
- Geraldes A, Ferrand N, Nachman MW (2006) Contrasting Patterns of Introgression at X-Linked Loci Across the Hybrid Zone Between Subspecies of the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Genetics* 173:919–933. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.054106>
- Germain E, Benhamou S, Poulle M-L (2008) Spatio-temporal sharing between the European wildcat, the domestic cat and their hybrids. *J Zool* 276:195–203. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00479.x>
- Gil-Sánchez JM, Jaramillo J, Barea-Azcón JM (2015) Strong spatial segregation between wildcats and domestic cats may explain low hybridization rates on the Iberian Peninsula. *Zoology* 118:377–385. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2015.08.001>
- Godinho R, Llaneza L, Blanco JC, et al (2011) Genetic evidence for multiple events of hybridization between wolves and domestic dogs in the Iberian Peninsula. *Mol Ecol* 20:5154–5166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05345.x>
- Goedbloed DJ, Megens HJ, Van HOOFT P, et al (2013a) Genome-wide single nucleotide polymorphism analysis reveals recent genetic introgression from domestic pigs into Northwest European wild boar populations: INTROGRESSION IN WILD BOAR. *Mol Ecol* 22:856–866. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05670.x>
- Goedbloed DJ, van Hooft P, Megens H-J, et al (2013b) Reintroductions and genetic introgression from domestic pigs have shaped the genetic population structure of Northwest European wild boar. *BMC Genet* 14:43. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-43>
- Gopalakrishnan S, Sinding M-HS, Ramos-Madrugal J, et al (2018) Interspecific Gene Flow Shaped the Evolution of the Genus *Canis*. *Curr Biol* 28:3441–3449.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.08.041>
- Gralak B, Krasíńska M, Niemczewski C, et al (2004) Polymorphism of bovine microsatellite DNA sequences in the lowland European bison. *Acta Theriol (Warsz)* 49:449–456. <https://doi.org/10.1007/BF03192589>
- Groenen MAM (2016) A decade of pig genome sequencing: a window on pig domestication and evolution. *Genet Sel Evol* 48:23. <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0204-2>
- Grossen C, Keller LF, Biebach I, et al (2014) Introgression from Domestic Goat Generated Variation at the Major Histocompatibility Complex of Alpine Ibex. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004438>

- Haring E, Herzig-Straschil B, Spitzenberger F (2000) Phylogenetic analysis of Alpine voles of the *Microtus multiplex* complex using the mitochondrial control region. *J Zool Syst Evol Res* 38:231–238. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0469.2000.384139.x>
- Hatfield T, Barton N, Searle JB (1992) A Model of a Hybrid Zone Between Two Chromosomal Races of the Common Shrew (*Sorex Araneus*). *Evolution* 46:1129–1145. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb00624.x>
- Haynes S, Jaarola M, Searle JB (2003) Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. *Mol Ecol* 12:951–956. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01795.x>
- Heckel G, Burri R, Fink S, et al (2005) Genetic Structure and Colonization Processes in European Populations of the Common Vole, *Microtus Arvalis*. *Evolution* 59:2231–2242. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00931.x>
- Herrero Cortés J, Fernández-Arberas O, Prada C, et al (2013) An escaped herd of Iberian wild goat (*Capra pyrenaica*, Schinz 1838, Bovidae) begins the re-colonization of the Pyrenees. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2012-0014>
- Herrero-Medrano JM, Megens H-J, Groenen MA, et al (2013) Conservation genomic analysis of domestic and wild pig populations from the Iberian Peninsula. *BMC Genet* 14:106. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-14-106>
- Hertwig ST, Schweizer M, Stepanow S, et al (2009) Regionally high rates of hybridization and introgression in German wildcat populations (*Felis silvestris*, Carnivora, Felidae). *J Zool Syst Evol Res* 47:283–297. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2009.00536.x>
- Hewison AJM, Danilikin A (2001) Evidence for separate specific Status of European (*Capreolus capreolus*) and Siberian (*C. pygargus*) roe deer
- Hindrikson M, Männil P, Ozolins J, et al (2012) Bucking the trend in wolf-dog hybridization: first evidence from Europe of hybridization between female dogs and male wolves. *PloS One* 7:e46465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046465>
- Horn A, Basset P, Yannic G, et al (2012) Chromosomal Rearrangements Do Not Seem to Affect the Gene Flow in Hybrid Zones Between Karyotypic Races of the Common Shrew (*Sorex Araneus*). *Evolution* 66:882–889. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01478.x>
- Hulva P, Fornůsková A, Chudárková A, et al (2010) Mechanisms of radiation in a bat group from the genus *Pipistrellus* inferred by phylogeography, demography and population genetics. *Mol Ecol* 19:5417–5431. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04899.x>
- Iacolina L, Corlatti L, Buzan E, et al (2019) Hybridisation in European ungulates: an overview of the current status, causes, and consequences. *Mammal Rev* 49:45–59. <https://doi.org/10.1111/mam.12140>

- Iacolina L, Pertoldi C, Amills M, et al (2018) Hotspots of recent hybridization between pigs and wild boars in Europe. *Sci Rep* 8:17372. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35865-8>
- Iacolina L, Scandura M, Gazzola A, et al (2010) Y-chromosome microsatellite variation in Italian wolves: A contribution to the study of wolf-dog hybridization patterns. *Mamm Biol* 75:341–347. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.02.004>
- Iacolina L, Scandura M, Goedbloed DJ, et al (2016) Genomic diversity and differentiation of a managed island wild boar population. *Heredity* 116:60–67. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.70>
- Jaarola M, Searle JB (2004) A highly divergent mitochondrial DNA lineage of *Microtus agrestis* in southern Europe. *Heredity* 92:228–234. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800400>
- Jaarola M, Searle JB (2002) Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol Ecol* 11:2613–2621. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01639.x>
- Jadwiszczak KA, Banaszek A (2006) Fertility in the male common shrews, *Sorex araneus*, from the extremely narrow hybrid zone between chromosome races. *Mamm Biol* 71:257–267. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.02.004>
- Janoušek V, Wang L, Luzynski K, et al (2012) Genome-wide architecture of reproductive isolation in a naturally occurring hybrid zone between *Mus musculus musculus* and *M. m. domesticus*. *Mol Ecol* 21:3032–3047. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05583.x>
- Jansson E, Ruokonen M, Kojola I, Aspi J (2012) Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline. *Mol Ecol* 21:5178–5193. <https://doi.org/10.1111/mec.12010>
- Jansson G, Thulin C-G, Pehrson Å (2007) Factors related to the occurrence of hybrids between brown hares *Lepus europaeus* and mountain hares *L. timidus* in Sweden. *Ecography* 30:709–715. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05162.x>
- Jones EP, Kooij JVD, Solheim R, Searle JB (2010) Norwegian house mice (*Mus musculus musculus/domesticus*): distributions, routes of colonization and patterns of hybridization. *Mol Ecol* 19:5252–5264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04874.x>
- Jones EP, Searle JB (2015) Differing Y chromosome versus mitochondrial DNA ancestry, phylogeography, and introgression in the house mouse. *Biol J Linn Soc* 115:348–361. <https://doi.org/10.1111/bij.12522>
- Jones RM, Searle JB (2003) Mapping the course of the Oxford-Hermitage chromosomal hybrid zone in the common shrew *Sorex araneus* – a GIS approach. *Mamm Biol* 67:193–200. <https://doi.org/10.1515/mamm.2003.67.2.193>

- Juste J, Benda P, Garcia-Mudarra JL, Ibáñez C (2013) Phylogeny and systematics of Old World serotine bats (genus *Eptesicus*, Vespertilionidae, Chiroptera): an integrative approach. *Zool Scr* 42:441–457. <https://doi.org/10.1111/zsc.12020>
- Kassal BYu, Sidorov GN (2013) Distribution of the sable (*Martes zibellina*) and the pine marten (*Martes martes*) in Omsk oblast and biogeographic effects of their hybridization. *Russ J Biol Invasions* 4:105–115. <https://doi.org/10.1134/S2075111713020070>
- Keller SR, Taylor DR (2010) Genomic admixture increases fitness during a biological invasion. *J Evol Biol* 23:1720–1731. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02037.x>
- Kelly BP, Whiteley A, Tallmon D (2010) The Arctic melting pot. *Nature* 468:891–891. <https://doi.org/10.1038/468891a>
- Kilshaw K, Montgomery RA, Campbell RD, et al (2016) Mapping the spatial configuration of hybridization risk for an endangered population of the European wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in Scotland. *Mammal Res* 61:1–11. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0253-x>
- Korablev MP, Korablev NP, Korablev PN (2021) Genetic diversity and population structure of the grey wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) and evidence of wolf × dog hybridisation in the centre of European Russia. *Mamm Biol* 101:91–104. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00074-2>
- Kovacs KM, Lydersen C, Hammill MO, et al (1997) A Harp Seal × Hooded Seal Hybrid. *Mar Mammal Sci* 13:460–468. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1997.tb00652.x>
- Kowalczyk R, Schmidt K, Jędrzejewski W (2012) Do Fences or Humans Inhibit the Movements of Large Mammals in Białowieża Primeval Forest? In: Somers MJ, Hayward M (eds) *Fencing for Conservation: Restriction of Evolutionary Potential or a Riposte to Threatening Processes?* Springer New York, New York, NY, pp 235–243
- Kusak J, Fabbri E, Galov A, et al (2018) Wolf-dog hybridization in Croatia. *Vet Arh* 88:375–395. <https://doi.org/10.24099/vet.arhiv.170314>
- Kyle CJ, Davison A, Strobeck C (2003) Genetic structure of European pine martens (*Martes martes*), and evidence for introgression with *M. americana* in England. *Conserv Genet* 4:179–188. <https://doi.org/10.1023/A:1023334521996>
- Laliotis G, Avdi M (2018) Evidence of genetic hybridization of the wild boar and the indigenous black pig in northern Greece. *Biotechnol Anim Husb* 34:149–158. <https://doi.org/10.2298/BAH1802149L>
- Latour Y, Perriat-Sanguinet M, Caminade P, et al (2014) Sexual selection against natural hybrids may contribute to reinforcement in a house mouse hybrid zone. *Proc R Soc B Biol Sci* 281:20132733. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2733>
- Lavrenchenko LA, Potapov SG, Bulatova NSh, Golenishchev FN (2009) A genetic study of natural hybridization between two forms of the common vole (*Microtus arvalis*)

- with the use of molecular and cytogenetic methods. *Dokl Biol Sci* 426:222–224. <https://doi.org/10.1134/S0012496609030090>
- Law CJ, Slater GJ, Mehta RS (2018) Lineage Diversity and Size Disparity in Musteloidea: Testing Patterns of Adaptive Radiation Using Molecular and Fossil-Based Methods. *Syst Biol* 67:127–144. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syx047>
- Lecis R, Pierpaoli M, Birò ZS, et al (2006) Bayesian analyses of admixture in wild and domestic cats (*Felis silvestris*) using linked microsatellite loci. *Mol Ecol* 15:119–131. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02812.x>
- Leonard JA, Echegaray J, Rand E, Vilà C (2013) Impact of hybridization with domestic dogs on the conservation of wild canids. In: *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*. Oxford University Press, Oxford, pp 170–184
- Levänen R, Thulin C-G, Spong G, Pohjoismäki JLO (2018) Widespread introgression of mountain hare genes into Fennoscandian brown hare populations. *PLOS ONE* 13:e0191790. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191790>
- Liu KJ, Steinberg E, Yozzo A, et al (2015) Interspecific introgressive origin of genomic diversity in the house mouse. *Proc Natl Acad Sci* 112:196–201. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406298111>
- Lodé T, Guiral G, Peltier D (2005) European Mink–Polecat Hybridization Events: Hazards From Natural Process? *J Hered* 96:89–96. <https://doi.org/10.1093/jhered/esi021>
- Lorenzini R, Garofalo L, Qin X, et al (2014) Global phylogeography of the genus *Capreolus* (Artiodactyla: Cervidae), a Palaeartic meso-mammal. *Zool J Linn Soc* 170:209–221. <https://doi.org/10.1111/zoj12091>
- Loy A, Capula M, Palombi A, Capanna E (2001) Genetic and morphometric evidence of introgression between two species of moles (Insectivora: *Talpa europaea* and *Talpa romana*) in central Italy. *J Zool* 254:229–238. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000747>
- Luenser K, Fickel J, Lehnen A, et al (2005) Low level of genetic variability in European bison (*Bison bonasus*) from the Bialowieza National Park in Poland. *Eur J Wildl Res* 51:84–87. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0081-4>
- Lugon-Moulin N, Brünner H, Wytenbach A, et al (1999) Hierarchical analyses of genetic differentiation in a hybrid zone of *Sorex araneus* (Insectivora: Soricidae). *Mol Ecol* 8:419–431. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00595.x>
- Macdonald C, Wester J (2019) Public perceptions of the hybridization of polar (*Ursus maritimus*) and grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*). *Hum Dimens Wildl* 24:199–216. <https://doi.org/10.1080/10871209.2019.1581859>
- Macholán M, Baird SJE, Dufková P, et al (2011) Assessing Multilocus Introgression Patterns: A Case Study on the Mouse X Chromosome in Central Europe. *Evolution* 65:1428–1446. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01228.x>

- Mallet J (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol Evol* 20:229–37. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.010>
- Malyarchuk BA (2012) Gene conversion in the mitochondrial genome on interspecific hybridization in voles of the *Clethrionomys* genus. *Biochem Mosc* 77:518–523. <https://doi.org/10.1134/S0006297912050124>
- Malygin VM, Baskevich MI, Khlyap LA (2020) Invasions of the Common Vole Sibling Species. *Russ J Biol Invasions* 11:47–65. <https://doi.org/10.1134/S2075111720010087>
- Manunza A, Amills M, Noce A, et al (2016) Romanian wild boars and Mangalitza pigs have a European ancestry and harbour genetic signatures compatible with past population bottlenecks. *Sci Rep* 6:29913. <https://doi.org/10.1038/srep29913>
- Maran T (2007) Conservation Biology of the European Mink, *Mustela Lutreola* (Linnaeus 1761): Decline and Causes of Extinction
- Maran T, Skumatov D, Gómez A, et al (2016) *Mustela lutreola*. IUCN Red List Threat Species 2016 Assess. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T14018A45199861.en>
- Markov G, Zhelev P, Ben Slimen H, Suchentrunk F (2016) Population genetic data pertinent to the conservation of Bulgarian chamois (*Rupicapra rupicapra balcanica*). *Conserv Genet* 17:155–164. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0768-3>
- Marris E (2007) The species and the specious. *Nature* 446:250–253. <https://doi.org/10.1038/446250a>
- Martincová I, Ďureje Ľ, Kreisinger J, et al (2019) Phenotypic effects of the Y chromosome are variable and structured in hybrids among house mouse recombinant lines. *Ecol Evol* 9:6124–6137. <https://doi.org/10.1002/ece3.5196>
- Martínková N, Zemanová B, Kranz A, et al (2012) Chamois introductions to Central Europe and New Zealand. *Folia Zool* 61:239–245. <https://doi.org/10.25225/fozo.v61.i3.a8.2012>
- Matosiuk M, Borkowska A, Świsłocka M, et al (2014) Unexpected population genetic structure of European roe deer in Poland: an invasion of the mtDNA genome from Siberian roe deer. *Mol Ecol* 23:2559–2572. <https://doi.org/10.1111/mec.12745>
- Mattucci F, Galaverni M, Lyons LA, et al (2019) Genomic approaches to identify hybrids and estimate admixture times in European wildcat populations. *Sci Rep* 9:11612. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48002-w>
- McDevitt AD, Edwards CJ, O’Toole P, et al (2009) Genetic structure of, and hybridisation between, red (*Cervus elaphus*) and sika (*Cervus nippon*) deer in Ireland. *Mamm Biol* 74:263–273. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.03.015>
- McFarlane SE, Pemberton JM (2019) Detecting the True Extent of Introgression during Anthropogenic Hybridization. *Trends Ecol Evol* 34:315–326. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.013>

- Melnikova EN, Kshnyasev IA, Bodrov SYu, et al (2012) Sympatric area of *Myodes glareolus* and *M. rutilus* (Rodentia, Cricetidae): historic and recent hybridization. *Proc Zool Inst RAS* 316:307–323
- Melo-Ferreira J, Alves PC, Freitas H, et al (2009) The genomic legacy from the extinct *Lepus timidus* to the three hare species of Iberia: contrast between mtDNA, sex chromosomes and autosomes. *Mol Ecol* 18:2643–2658. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04221.x>
- Melo-Ferreira J, Boursot P, Suchentrunk F, et al (2005) Invasion from the cold past: extensive introgression of mountain hare (*Lepus timidus*) mitochondrial DNA into three other hare species in northern Iberia. *Mol Ecol* 14:2459–2464. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02599.x>
- Melo-Ferreira J, Farello L, Freitas H, et al (2014) Home-loving boreal hare mitochondria survived several invasions in Iberia: the relative roles of recurrent hybridisation and allele surfing. *Heredity* 112:265–273. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.102>
- Mendoza JL, Malo AF (2012) Conservation of the European wildcat (*Felis silvestris*) in mediterranean environments: A reassessment of current threats. *Mediterr Ecosyst Dyn Manag Conserv* 1–31
- Mengoni C, Mucci N, Randi E (2015) Genetic diversity and no evidences of recent hybridization in the endemic Italian hare (*Lepus corsicanus*). *Conserv Genet* 16:477–489. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0674-0>
- Milenković M, Habijan-Mikeš V, Matić R (2006) Cases of spontaneous interbreeding of wolf and domestic dog in the region of Southeast Banat. *Arch Biol Sci* 58:225–231
- Modorov M, Monakhov V, Mikryukov V, et al (2020) Microsatellite multiplex assay for sable (*Martes zibellina*) and pine marten (*Martes martes*). *Mammal Res* 65:855–862. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00529-4>
- Monakhov VG, Uspenskaya OD (2013) On the morphological distinctness of the hybrid between the sable and pine marten. *Dokl Biol Sci Proc Acad Sci USSR Biol Sci Sect* 448:52–56. <https://doi.org/10.1134/S0012496613010171>
- Moska M (2003) A hybrid zone between the chromosomal races Łęgucki Młyn and Popielno of the common shrew in north-eastern Poland: preliminary results. *Acta Theriol (Warsz)* 48:441–455. <https://doi.org/10.1007/BF03192491>
- Moska M, Wierzbicki H, Macierzyńska A, et al (2011) A microsatellite study in the Łęgucki Młyn/Popielno hybrid zone reveals no genetic differentiation between two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*). *Acta Theriol (Warsz)* 56:117–122. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0029-x>
- Moura AE, Tsingarska E, Dąbrowski MJ, et al (2014) Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conserv Genet* 15:405–417. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0547-y>

- Mucci N, Mattucci F, Randi E (2012) Conservation of threatened local gene pools: landscape genetics of the Italian roe deer (*Capreolus c. italicus*) populations. *Evol Ecol Res* 14:897–920
- Narain Y, Fredga K (1996) A Hybrid Zone Between the Hällefors and Uppsala Chromosome Races of *Sorex Araneus* in Central Sweden. *Hereditas* 125:137–145. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1996.00137.x>
- Nikolov IS, Stoeckle BC, Markov G, Kuehn R (2017) Substantial hybridisation between wild boars (*Sus scrofa scrofa*) and East Balkan pigs (*Sus scrofa f. domestica*) in natural environment as a result of semi-wild rearing in Bulgaria. *Czech J Anim Sci* 62:1–8. <https://doi.org/10.17221/49/2015-CJAS>
- Nussberger B, Currat M, Quilodran CS, et al (2018) Range expansion as an explanation for introgression in European wildcats. *Biol Conserv* 218:49–56. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.009>
- Nussberger B, Wandeler P, Weber D, Keller LF (2014) Monitoring introgression in European wildcats in the Swiss Jura. *Conserv Genet* 15:1219–1230. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0613-0>
- O'Brien J, Devillard S, Say L, et al (2009) Preserving genetic integrity in a hybridising world: are European Wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in eastern France distinct from sympatric feral domestic cats? *Biodivers Conserv* 18:2351–2360. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9592-8>
- Olano-Marin J, Plis K, Sönnichsen L, et al (2014) Weak Population Structure in European Roe Deer (*Capreolus capreolus*) and Evidence of Introgressive Hybridization with Siberian Roe Deer (*C. pygargus*) in Northeastern Poland. *PLOS ONE* 9:e109147. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109147>
- Oliveira R, Godinho R, Randi E, et al (2008a) Molecular analysis of hybridisation between wild and domestic cats (*Felis silvestris*) in Portugal: implications for conservation. *Conserv Genet* 9:1–11. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9297-z>
- Oliveira R, Godinho R, Randi E, Alves PC (2008b) Hybridization versus conservation: are domestic cats threatening the genetic integrity of wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in Iberian Peninsula? *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363:2953–2961. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0052>
- Pacheco C, López-Bao JV, García EJ, et al (2017) Spatial assessment of wolf-dog hybridization in a single breeding period. *Sci Rep* 7:42475. <https://doi.org/10.1038/srep42475>
- Paupério J, Herman JS, Melo-Ferreira J, et al (2012) Cryptic speciation in the field vole: a multilocus approach confirms three highly divergent lineages in Eurasia. *Mol Ecol* 21:6015–6032. <https://doi.org/10.1111/mec.12024>
- Pavlova SV, Bulatova NSh, Shchipanov NA (2007) Cytogenetic control of a hybrid zone between two *Sorex araneus* chromosome races before breeding season. *Russ J Genet* 43:1357–1363. <https://doi.org/10.1134/S1022795407120046>

- Pavlova SV, Kolomiets OL, Bulatova NSh, Searle JB (2008) Demonstration of a WART in a hybrid zone of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758). *Comp Cytogenet* 2:115–120
- Pavlova SV, Shchipanov NA (2014) A hybrid zone between the Kirillov and Petchora chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in northeastern European Russia: a preliminary description. *Acta Theriol (Warsz)* 59:415–426. <https://doi.org/10.1007/s13364-014-0183-z>
- Payseur BA, Krenz JG, Nachman MW (2004) Differential Patterns of Introgression Across the X Chromosome in a Hybrid Zone Between Two Species of House Mice. *Evolution* 58:2064–2078. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00490.x>
- Payseur BA, Nachman MW (2005) The genomics of speciation: investigating the molecular correlates of X chromosome introgression across the hybrid zone between *Mus domesticus* and *Mus musculus*. *Biol J Linn Soc* 84:523–534. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00453.x>
- Pierpaoli M, Birò ZS, Herrmann M, et al (2003) Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Mol Ecol* 12:2585–2598. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01939.x>
- Pietri C, Alves PC, Melo-Ferreira J (2011) Hares in Corsica: high prevalence of *Lepus corsicanus* and hybridization with introduced *L. europaeus* and *L. granatensis*. *Eur J Wildl Res* 57:313–321. <https://doi.org/10.1007/s10344-010-0430-9>
- Pilot M, Greco C, vonHoldt BM, et al (2018) Widespread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids. *Evol Appl* 11:662–680. <https://doi.org/10.1111/eva.12595>
- Polly PD, Polyakov AV, Ilyashenko VB, et al (2013) Phenotypic Variation across Chromosomal Hybrid Zones of the Common Shrew (*Sorex araneus*) Indicates Reduced Gene Flow. *PLOS ONE* 8:e67455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067455>
- Pongracz JD, Paetkau D, Branigan M, Richardson E (2017) Recent Hybridization between a Polar Bear and Grizzly Bears in the Canadian Arctic. *Arctic* 70:151–160
- Potts RG, Hecker K (2007) Proceedings of the International Symposium “Coexistence of Large Carnivores and Humans: Threat or Benefit?” Belgrade
- Presgraves DC (2018) Evaluating genomic signatures of “the large X-effect” during complex speciation. *Mol Ecol* 27:3822–3830. <https://doi.org/10.1111/mec.14777>
- Pucek Z, Belousova IP, Group IBS, et al (2004) European Bison: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN
- Queney G, Ferrand N, Weiss S, et al (2001) Stationary Distributions of Microsatellite Loci Between Divergent Population Groups of the European Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mol Biol Evol* 18:2169–2178. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003763>

- Quilodrán CS, Nussberger B, Macdonald DW, et al (2020) Projecting introgression from domestic cats into European wildcats in the Swiss Jura. *Evol Appl* 13:2101–2112. <https://doi.org/10.1111/eva.12968>
- Rafati N, Blanco-Aguiar JA, Rubin CJ, et al (2018) A genomic map of clinal variation across the European rabbit hybrid zone. *Mol Ecol* 27:1457–1478. <https://doi.org/10.1111/mec.14494>
- Randi E (2005) Management of Wild Ungulate Populations in Italy: Captive-Breeding, Hybridisation and Genetic Consequences of Translocations. *Vet Res Commun* 29:71–75. <https://doi.org/10.1007/s11259-005-0025-1>
- Randi E (2008) Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Mol Ecol* 17:285–293. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03417.x>
- Randi E (2011) Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mammal Rev* 41:99–111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00176.x>
- Randi E, Lucchini V (2002) Detecting rare introgression of domestic dog genes into wild wolf (*Canis lupus*) populations by Bayesian admixture analyses of microsatellite variation. *Conserv Genet* 3:29–43. <https://doi.org/10.1023/A:1014229610646>
- Randi E, Pierpaoli M, Beaumont M, et al (2001) Genetic Identification of Wild and Domestic Cats (*Felis silvestris*) and Their Hybrids Using Bayesian Clustering Methods. *Mol Biol Evol* 18:1679–1693. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003956>
- Randi E, Riga F (2018) IUCN Red List of Threatened Species: *Lepus corsicanus*. IUCN Red List Threat Species
- Raufaste N, Orth A, Belkhir K, et al (2005) Inferences of selection and migration in the Danish house mouse hybrid zone. *Biol J Linn Soc* 84:593–616. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00457.x>
- Reimers E, Colman JE (2006) Reindeer and caribou (*Rangifer tarandus*) response towards human activities. *Rangifer* 26:55–71. <https://doi.org/10.7557/2.26.2.188>
- Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by Hybridization and Introgression. *Annu Rev Ecol Syst* 27:83–109
- Rodríguez F, Hammer S, Pérez T, et al (2009) Cytochrome b Phylogeography of Chamois (*Rupicapra* spp.). Population Contractions, Expansions and Hybridizations Governed the Diversification of the Genus. *J Hered* 100:47–55. <https://doi.org/10.1093/jhered/esn074>
- Rodríguez F, Pérez T, Hammer SE, et al (2010) Integrating phylogeographic patterns of microsatellite and mtDNA divergence to infer the evolutionary history of chamois (genus *Rupicapra*). *BMC Evol Biol* 10:222. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-222>

- Røed KH, Bjørnstad G, Flagstad Ø, et al (2014) Ancient DNA reveals prehistoric habitat fragmentation and recent domestic introgression into native wild reindeer. *Conserv Genet* 15:1137–1149. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0606-z>
- Røed KH, Flagstad Ø, Bjørnstad G, Hufthammer AK (2011) Elucidating the ancestry of domestic reindeer from ancient DNA approaches. *Quat Int* 238:83–88. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.07.031>
- Røed KH, Flagstad Ø, Nieminen M, et al (2008) Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer. *Proc R Soc B Biol Sci* 275:1849–1855. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0332>
- Rozhnov VV, Meschersky IG, Pishchulina SL, Simakin LV (2010) Genetic analysis of sable (*Martes zibellina*) and pine marten (*M. martes*) populations in sympatric part of distribution area in the northern Urals. *Russ J Genet* 46:488–492. <https://doi.org/10.1134/S1022795410040150>
- Sáaez-Royuela C, Tellería JL (1986) The increased population of the Wild Boar (*Sus scrofa* L.) in Europe. *Mammal Rev* 16:97–101. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1986.tb00027.x>
- Sainsbury KA, Shore RF, Schofield H, et al (2019) Recent history, current status, conservation and management of native mammalian carnivore species in Great Britain. *Mammal Rev* 49:171–188. <https://doi.org/10.1111/mam.12150>
- Šálek M, Spassov N, Anděra M, et al (2013) Population status, habitat associations, and distribution of the steppe polecat *Mustela eversmannii* in Europe. *Acta Theriol (Warsz)* 58:233–244. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0134-0>
- Salvatori V, Donfrancesco V, Trouwborst A, et al (2020) European agreements for nature conservation need to explicitly address wolf-dog hybridisation. *Biol Conserv* 248:108525. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108525>
- Salvatori V, Godinho R, Braschi C, et al (2019) High levels of recent wolf × dog introgressive hybridization in agricultural landscapes of central Italy. *Eur J Wildl Res* 65:73. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1313-3>
- Sato JJ, Wolsan M, Prevosti FJ, et al (2012) Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Mol Phylogenet Evol* 63:745–757. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.02.025>
- Savriama Y, Valtonen M, Kammonen JJ, et al (2018) Bracketing phenogenotypic limits of mammalian hybridization. *R Soc Open Sci* 5:180903. <https://doi.org/10.1098/rsos.180903>
- Say L, Devillard S, Léger F, et al (2012) Distribution and spatial genetic structure of European wildcat in France. *Anim Conserv* 15:18–27. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00478.x>
- Scandura M, Iacolina L, Apollonio M (2011a) Genetic diversity in the European wild boar *Sus scrofa*: phylogeography, population structure and wild x domestic hybridization. *Mammal Rev* 41:125–137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00182.x>

- Scandura M, Iacolina L, Cossu A, Apollonio M (2011b) Effects of human perturbation on the genetic make-up of an island population: the case of the Sardinian wild boar. *Heredity* 106:1012–1020. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.155>
- Scandura M, Iacolina L, Crestanello B, et al (2008) Ancient vs. recent processes as factors shaping the genetic variation of the European wild boar: are the effects of the last glaciation still detectable? *Mol Ecol* 17:1745–1762. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03703.x>
- Schröder O, Lieckfeldt D, Lutz W, et al (2016) Limited hybridization between domestic sheep and the European mouflon in Western Germany. *Eur J Wildl Res* 62:307–314. <https://doi.org/10.1007/s10344-016-1003-3>
- Šebková N, Jedlička J, Hartl K, Hrach F (2008) Is hybridization with dogs a threat to free-living wolves in the Czech Republic? In: *Perspectives of wolves in Central Europe Proceedings: Proceedings from the conference held on 9th April 2008 in Malenovice, Beskydy Mts., Czech Republic*. Hnutí DUHA, Olomouc, pp 42–47
- Seixas FA, Boursot P, Melo-Ferreira J (2018) The genomic impact of historical hybridization with massive mitochondrial DNA introgression. *Genome Biol* 19:91. <https://doi.org/10.1186/s13059-018-1471-8>
- Senn HV, Barton NH, Goodman SJ, et al (2010a) Investigating temporal changes in hybridization and introgression in a predominantly bimodal hybridizing population of invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C. elaphus*) on the Kintyre Peninsula, Scotland. *Mol Ecol* 19:910–924. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04497.x>
- Senn HV, Pemberton JM (2009) Variable extent of hybridization between invasive sika (*Cervus nippon*) and native red deer (*C. elaphus*) in a small geographical area. *Mol Ecol* 18:862–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04051.x>
- Senn HV, Swanson GM, Goodman SJ, et al (2010b) Phenotypic correlates of hybridisation between red and sika deer (genus *Cervus*). *J Anim Ecol* 79:414–425. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01633.x>
- Sharman GB (1956) Chromosomes of the Common Shrew. *Nature* 177:941–942. <https://doi.org/10.1038/177941a0>
- Shchipanov NA, Bulatova NSh, Pavlova SV (2008) Distribution of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in the hybrid zone: Can a change of the dispersal mode maintain independent gene frequencies? *Russ J Genet* 44:635–645. <https://doi.org/10.1134/S1022795408060021>
- Shchipanov NA, Kalinin AA, Bobretsov AV, Pavlova SV (2019) Hybrid Zone between the Sok and Serov Chromosomal Races of the Common Shrew *Sorex araneus* (*Lipotyphla*, *Mammalia*) in European Russia. *Russ J Genet* 55:451–463. <https://doi.org/10.1134/S1022795419040136>
- Shchipanov NA, Pavlova SV (2007) Hybridization of the common shrew (*Sorex araneus* L.) chromosomal races Moscow and Seliger: the probability of crossing and

survival of hybrids. Dokl Biol Sci Proc Acad Sci USSR Biol Sci Sect 417:487–489.  
<https://doi.org/10.1134/s0012496607060221>

Shchipanov NA, Pavlova SV (2017) Density-dependent processes determine the distribution of chromosomal races of the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia). *Mammal Res* 62:267–282. <https://doi.org/10.1007/s13364-017-0314-4>

Shchipanov NA, Vlova SVP (2013) Contact zones and ranges of chromosomal races of the common Shrew, *Sorex araneus*, in north-eastern European Russia. *Folia Zool* 62:24–35. <https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i1.a4.2013>

Sibiriyakov PA, Tovpinets NN, Dupal TA, et al (2018) Phylogeography of the Common Vole *Microtus arvalis*, the Obscurus Form (Rodentia, Arvicolinae): New Data on the Mitochondrial DNA Variability. *Russ J Genet* 54:1185–1198.  
<https://doi.org/10.1134/S1022795418100137>

Sidorovich V (2001) Study on the decline in the European mink *Mustela lutreola* population in connection with the American mink *M. vison* expansion in Belarus. Story of the study, review of the results and research priorities. *Saugetierkundliche Informationen* 5:133–153

Simmons NB (2005) Order Chiroptera. In: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographical reference*, 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 312–539

Skorupski J (2020) Fifty Years of Research on European Mink *Mustela lutreola* L., 1761 Genetics: Where Are We Now in Studies on One of the Most Endangered Mammals? *Genes* 11:1332. <https://doi.org/10.3390/genes11111332>

Smadja C, Catalan J, Ganem G (2004) Strong premating divergence in a unimodal hybrid zone between two subspecies of the house mouse. *J Evol Biol* 17:165–176.  
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00647.x>

Smadja C, Ganem G (2002) Subspecies recognition in the house mouse: a study of two populations from the border of a hybrid zone. *Behav Ecol* 13:312–320.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/13.3.312>

Smeds L, Aspi J, Berglund J, et al (2021) Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. *Evol Appl* 14:721–734.  
<https://doi.org/10.1111/eva.13151>

Smith SL, Carden RF, Coad B, et al (2014) A survey of the hybridisation status of *Cervus* deer species on the island of Ireland. *Conserv Genet* 15:823–835.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-014-0582-3>

Smith SL, Senn HV, Pérez-Espona S, et al (2018) Introgression of exotic *Cervus* (*nippon* and *canadensis*) into red deer (*Cervus elaphus*) populations in Scotland and the English Lake District. *Ecol Evol* 8:2122–2134. <https://doi.org/10.1002/ece3.3767>

Solow AR, Kitchener AC, Roberts DL, Birks JDS (2006) Rediscovery of the Scottish polecat, *Mustela putorius*: Survival or reintroduction? *Biol Conserv* 128:574–575.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.010>

- Somenzi E, Ajmone-Marsan P, Barbato M (2020) Identification of Ancestry Informative Marker (AIM) Panels to Assess Hybridisation between Feral and Domestic Sheep. *Animals* 10:582. <https://doi.org/10.3390/ani10040582>
- Song Y, Endepols S, Klemann N, et al (2011) Adaptive Introgression of Anticoagulant Rodent Poison Resistance by Hybridization between Old World Mice. *Curr Biol* 21:1296–1301. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.06.043>
- Spasov N, Acosta-Pankov I (2019) Dispersal history of the golden jackal (*Canis aureus moreoticus* Geoffroy, 1835) in Europe and possible causes of its recent population explosion. *Biodivers Data J* 7:. <https://doi.org/10.3897/BDJ.7.e34825>
- Šprem N, Buzan E (2016) The genetic impact of chamois management in the dinarides. *J Wildl Manag* 80:783–793. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21081>
- Šprem N, Salajpal K, Safner T, et al (2014) Genetic analysis of hybridization between domesticated endangered pig breeds and wild boar. *Livest Sci* 162:1–4. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2013.12.010>
- Staubach F, Lorenc A, Messer PW, et al (2012) Genome Patterns of Selection and Introgression of Haplotypes in Natural Populations of the House Mouse (*Mus musculus*). *PLOS Genet* 8:e1002891. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002891>
- Stronen AV, Bartol M, Boljte B, et al (2020) “Passive surveillance” across species with cross-amplifying molecular markers: the potential of wolf (*Canis lupus*) genetic monitoring in tracking golden jackal (*C. aureus*) colonization and hybridization. *Hystrix Ital J Mammal* 31:74–76. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00259-2019>
- Sutter A, Beysard M, Heckel G (2013) Sex-specific clines support incipient speciation in a common European mammal. *Heredity* 110:398–404. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.124>
- Sztencel-Jabłonka A, Bogdanowicz W (2012) Population genetics study of common (*Pipistrellus pipistrellus*) and soprano (*Pipistrellus pygmaeus*) pipistrelle bats from central Europe suggests interspecific hybridization. *Can J Zool*. <https://doi.org/10.1139/z2012-092>
- Thulin C-G, Fang M, Averianov AO (2006a) Introgression from *Lepus europaeus* to *L. timidus* in Russia revealed by mitochondrial single nucleotide polymorphisms and nuclear microsatellites. *Hereditas* 143:68–76. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0018-0661.01952.x>
- Thulin C-G, Stone J, Tegelström H, Walker CW (2006b) Species assignment and hybrid identification among Scandinavian hares *Lepus europaeus* and *L. timidus*. *Wildl Biol* 12:29–38. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[29:SAAHIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[29:SAAHIA]2.0.CO;2)
- Toïgo C, Brambilla A, Grignolio S, Pedrotti L (2020) IUCN Red List of Threatened Species: *Capra ibex*. In: IUCN Red List Threat. Species. <https://www.iucnredlist.org/en>. Accessed 5 Oct 2020
- Tokarska M, Bunevich AN, Demontis D, et al (2015) Genes of the extinct Caucasian bison still roam the Białowieża Forest and are the source of genetic discrepancies between

- Polish and Belarusian populations of the European bison, *Bison bonasus*. *Biol J Linn Soc* 114:752–763. <https://doi.org/10.1111/bij.12470>
- Tokarska M, Pertoldi C, Kowalczyk R, Perzanowski K (2011) Genetic status of the European bison *Bison bonasus* after extinction in the wild and subsequent recovery. *Mammal Rev* 41:151–162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00178.x>
- Torres RT, Ferreira E, Rocha RG, Fonseca C (2017) Hybridization between wolf and domestic dog: First evidence from an endangered population in central Portugal. *Mamm Biol* 86:70–74. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.05.001>
- Tougaard C, Montuire S, Volobouev V, et al (2013) Exploring phylogeography and species limits in the Altai vole (Rodentia: Cricetidae). *Biol J Linn Soc* 108:434–452. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.02034.x>
- Tumanov IL, Abramov AV (2002) A study of the hybrids between the European mink *Mustela lutreola* and the polecat *M. putorius*. *Small Carniv Conserv* 27:29–31
- Vanlerberghe F, Boursot P, Catalan J, et al (1988) Analyse génétique de la zone d'hybridation entre les deux sous-espèces de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus musculus* en Bulgarie. *Genome*. <https://doi.org/10.1139/g88-072>
- Vanlerberghe F, Dod B, Boursot P, et al (1986) Absence of Y-chromosome introgression across the hybrid zone between *Mus musculus domesticus* and *Mus musculus musculus*. *Genet Res* 48:191–197. <https://doi.org/10.1017/s0016672300025003>
- Verardi A, Lucchini V, Randi E (2006) Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis. *Mol Ecol* 15:2845–2855. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02995.x>
- Vernesi C, Crestanello B, Pecchioli E, et al (2003) The genetic impact of demographic decline and reintroduction in the wild boar (*Sus scrofa*): A microsatellite analysis. *Mol Ecol* 12:585–595. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01763.x>
- Vernesi C, Pecchioli E, Caramelli D, et al (2002) The genetic structure of natural and reintroduced roe deer (*Capreolus capreolus*) populations in the Alps and central Italy, with reference to the mitochondrial DNA phylogeography of Europe. *Mol Ecol* 11:1285–1297. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01534.x>
- Vigne J-D (1992) Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. *Mammal Rev* 22:87–96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1992.tb00124.x>
- Vigne J-D, Guilaine J, Debue K, et al (2004) Early Taming of the Cat in Cyprus. *Science* 304:259–259. <https://doi.org/10.1126/science.1095335>
- Vilà C, Walker C, Sundqvist A-K, et al (2003) Combined use of maternal, paternal and biparental genetic markers for the identification of wolf–dog hybrids. *Heredity* 90:17–24. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800175>

- Vilà C, Wayne RK (1999) Hybridization between Wolves and Dogs. *Conserv Biol* 13:195–198
- Volokh A (2011) Expansion and reproduction of wolf (*Canis lupus* L.) populations in the steppe zone of Ukraine
- von Holdt BM, Pollinger JP, Earl DA, et al (2011) A genome-wide perspective on the evolutionary history of enigmatic wolf-like canids. *Genome Res* 21:1294–1305. <https://doi.org/10.1101/gr.116301.110>
- Whitlock MC, Ingvarsson PK, Hatfield T (2000) Local drift load and the heterosis of interconnected populations. *Heredity* 84 ( Pt 4):452–457. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2000.00693.x>
- Wójcik JM, Ratkiewicz M, Searle JB (2002) Evolution of the common shrew *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects. *Acta Theriol (Warsz)* 47:139–167. <https://doi.org/10.1007/BF03192485>
- Yannic G, Basset P, Hausser J (2008a) A hybrid zone with coincident clines for autosomal and sex-specific markers in the *Sorex araneus* group. *J Evol Biol* 21:658–667. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01526.x>
- Yannic G, Basset P, Hausser J (2009) Chromosomal rearrangements and gene flow over time in an inter-specific hybrid zone of the *Sorex araneus* group. *Heredity* 102:616–625. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.19>
- Yannic G, Basset P, Hausser J (2008b) A new perspective on the evolutionary history of western European *Sorex araneus* group revealed by paternal and maternal molecular markers. *Mol Phylogenet Evol* 47:237–250. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.029>
- Yannic G, Dubey S, Hausser J, Basset P (2010) Additional data for nuclear DNA give new insights into the phylogenetic position of *Sorex granarius* within the *Sorex araneus* group. *Mol Phylogenet Evol* 57:1062–1071. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.09.015>
- Yannic G, Statham MJ, Denoyelle L, et al (2017) Investigating the ancestry of putative hybrids: are Arctic fox and red fox hybridizing? *Polar Biol* 40:2055–2062. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2126-z>
- Zachos FE, Hartl GB (2011) Phylogeography, population genetics and conservation of the European red deer *Cervus elaphus*. *Mammal Rev* 41:138–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00177.x>
- Zagorodniuk I (2019) Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Ukraine. *Theriol Ukr* 18:20–39
- Zemanová B, Hájková P, Hájek B, et al (2015) Extremely low genetic variation in endangered Tatra chamois and evidence for hybridization with an introduced Alpine population. *Conserv Genet* 16:729–741. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0696-2>

- Zhigileva ON, Gorbacheva EV (2017) Distribution and parameters of genetic polymorphism in northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) and bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in West Siberia. *Contemp Probl Ecol* 10:1–8. <https://doi.org/10.1134/S1995425517010139>
- Zhigileva ON, Kashtanov SN, Golovacheva IM (2014a) Genetic Markers for Studying the Current Distribution Area and Population Structure of the Sable *Martes zibellina* L. *Achiev Life Sci* 8:10–15. <https://doi.org/10.1016/j.als.2014.06.004>
- Zhigileva ON, Politov DV, Golovacheva IM, Petrovicheva SV (2014b) Genetic variability of sable *Martes zibellina* L., pine marten *M. martes* L., and their hybrids in Western Siberia: Protein and DNA polymorphism. *Russ J Genet* 50:508–517. <https://doi.org/10.1134/S1022795414050135>
- Zhigileva ON, Uslamina IM, Gimranov DO, Chernova AA (2020) Mitochondrial DNA markers for the study of introgression between the sable and the pine marten. *Conserv Genet Resour* 12:329–336. <https://doi.org/10.1007/s12686-019-01098-8>
- Zolotareva KI, Belokon MM, Belokon YS, et al (2021) Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe. *Biol J Linn Soc* 132:174–195. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa135>

## **Lisa 1. Ülevaattetabel Euroopa imetajate hübriidiseerumist käsitlevates uurimustest**

Tabel on Excel failina kaasatud antud tööga. Tabelis leidub töös kogutud andmed, kuid mitte kõik viidatud artiklid. Tabelis leidub hübriidide osakaal perekonnast, lahknemisajad, artikli põhiselt hübriidide ja introgressioon osakaal, lühikokkuvõtte ja hübriidiseerumise tegurid märksõnadena.

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Anti Biedermann

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Hübridiseerumine Euroopa imetajate seas“, mille juhendaja on Urmas Saarma ja Egele Tammeleht,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Anti Biedermann  
**27.05.2020**