

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЫХ СЛУЧАЯХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ БЛИЗКИХ ВИДОВ

Н. И. ЛАРИНА

(Саратовский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского)

Изучение географического распространения и географических изменений лесных и желтогорлых мышей в СССР (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. tauricus* Pall.) позволило отметить их значительное своеобразие (10). На рис. 1 и 2 представлены карты распространения, схемы подвидового деления лесной и желтогорлой мыши и характеристика их подвидов по двум признакам — длине тела и задней ступни. Индивидуальные сочетания признаков наносились в виде точек на чертеж по принципу диаграмм рассеяния, применяемых американскими авторами; крайние точки соединены линией. Полученные многоугольники позволяют судить о размахе и направлении изменчивости в каждом из подвидов.¹

Из сопоставления данных, приведенных на рис. 1, 2 и 3, следует:

1. Ареалы лесной и желтогорлой мыши в значительной степени перекрывают друг друга.

2. *A. s. uralensis* обитает совместно с *A. t. cellarius*, *A. s. baessleri* с *A. t. tauricus*, *A. s. ciscaucasicus*, *A. s. kurdistanicus* с *A. t. saxatilis*.

3. Географические изменения морфологических признаков лесной и желтогорлой мыши идут в различных направлениях. Лесная мышь характеризуется пестротой изменчивости, но в общем ее южные и восточные горные подвиды отличаются более крупными размерами, чем обитатели европейских равнин. У желтогорлой мыши отчетливо выражено уменьшение размеров при продвижении на юг.

4. Противоположное направление изменений обоих видов приводит к тому, что по своим морфологическим признакам лесная и желтогорлая мыши на юге сближаются (рис. 3). В кавказских популяциях *Apodemus* наряду со сблизившимися лесной и желтогорлой мышью встречается некоторое количество особей, различным образом сочетающих признаки обоих видов. Мы считаем их межвидовыми гибридами. Количество межвидовых гибридов, незначительное на Северном Кавказе, возрастает в западном и, особенно, в восточном Закавказье. По-видимому, здесь можно говорить о существовании гибридной популяции.

A. s. uralensis и *A. t. cellarius* более или менее изолированы биотопически (желтогорлая мышь приурочена, в основном, к высокоствольным лесным насаждениям, лесная обитает по окраинам леса, в смежных с ним биотопах и в открытых биотопах). Между лесной и желтогорлой

¹ Подробное обоснование предлагаемой схемы подвидов лесной и желтогорлой мыши, а также обзор литературы по этому вопросу приведены в статье автора «Внутривидовые изменения лесных и желтогорлых мышей в СССР», печатающейся в Ученых записках Саратовского университета.

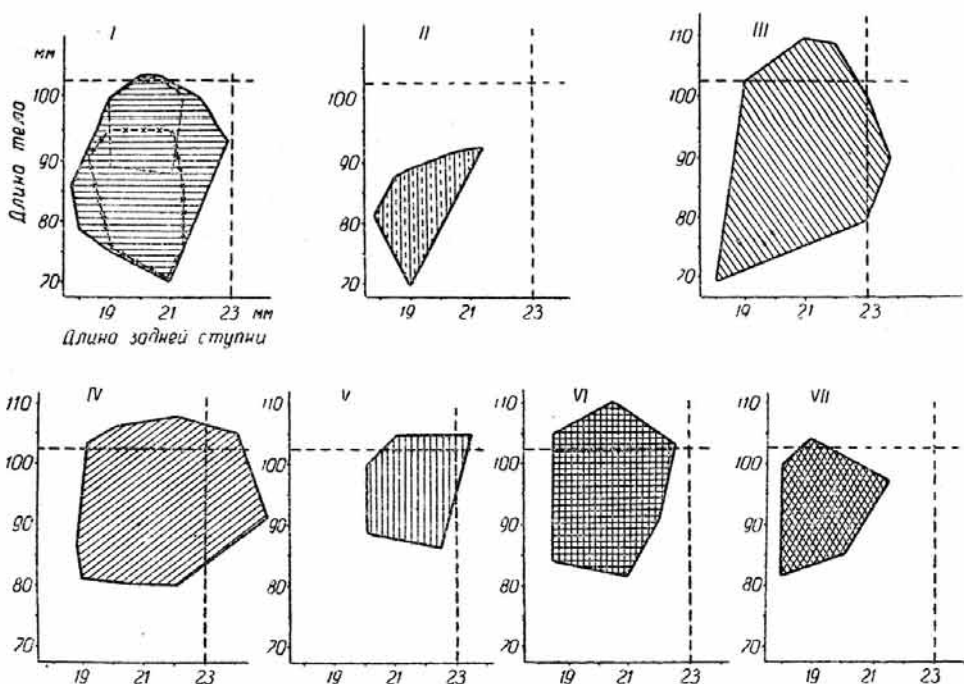
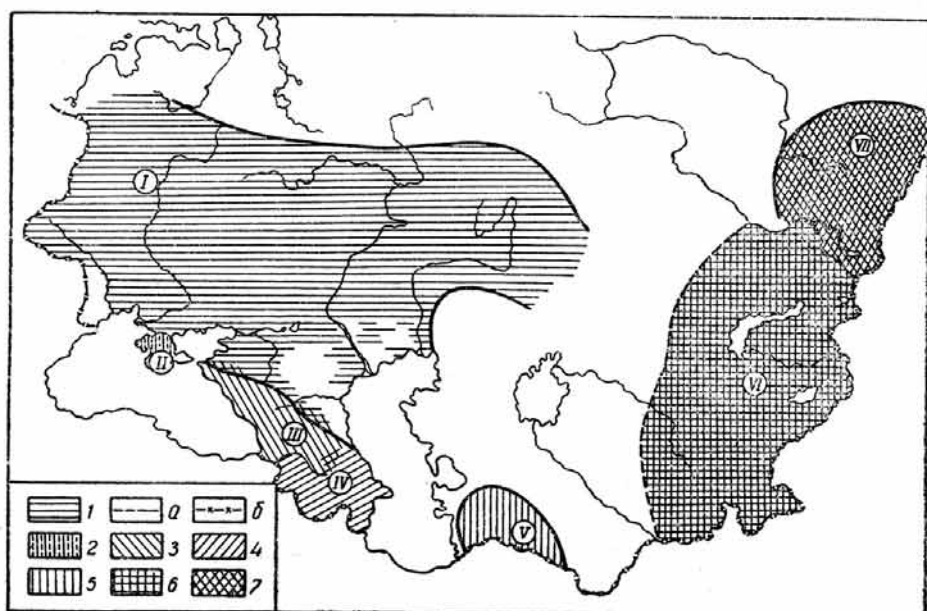


Рис. 1. Распространение и географические изменения лесной мыши в СССР.

1 — *A. s. uralensis*: а — донецкая популяция; б — днепропетровская популяция; 2 — *A. s. baessleri*; 3 — *A. s. ciscaucasicus*; 4 — *A. s. kurdistanicus*; 5 — *A. s. chorassanicus*; 6 — *A. s. tokmak*; 7 — *A. s. tscherga*.

мышью существуют остро конкурентные, антагонистические отношения, причем последняя вытесняет первую из богатых кормом лесных биотопов (13).

При отсутствии желтогорлой мыши *A. s. uralensis* охотно селится в высокоствольном лесу. Колебания численности у обоих видов идут

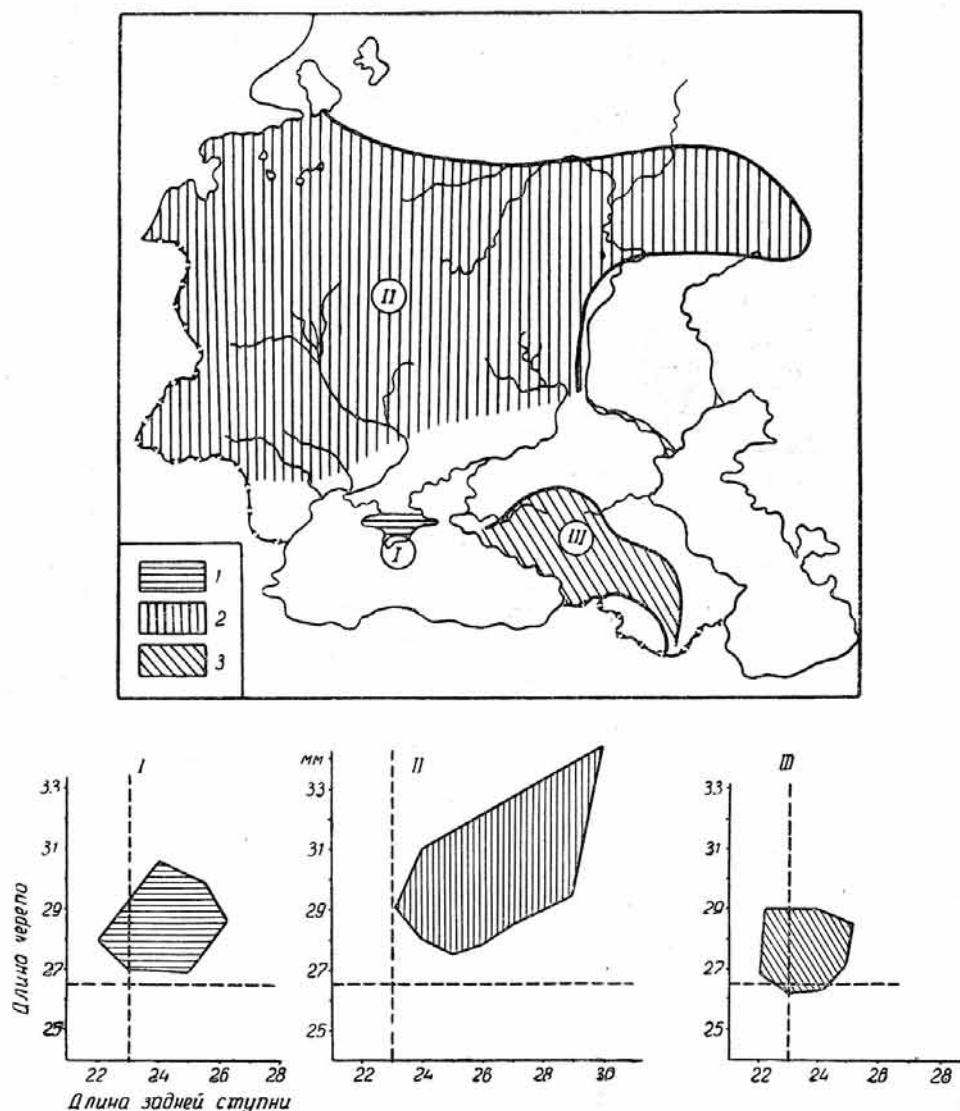


Рис. 2. Распространение и географические изменения желтогорлой мыши в СССР.
1 — *Apodemus tauricus cellarius*; 2 — *A. t. tauricus*; 3 — *A. t. saxatilis*.

во взаимопротивоположном направлении (6). *A. t. cellarius* в условиях неволи всегда уничтожает подсаженных к ней лесных мышей. Подобные отношения установились между крымскими *A. t. tauricus* и *A. s. baesleri* (5). Между кавказскими подвидами лесной мыши — *A. s. cascaucasicus* и особенно *A. s. kurdistanicus* и кавказской желтогорлой мышью *A. t. saxatilis* отношения совершенно иные. Различия в биотопической приуроченности сглаживаются, биотопическая изоляция исчезает. Не отмечена здесь и психо-физиологическая изоляция между видами. При совместном содержании *A. t. saxatilis* и *A. s. cascaucasicus* в неволе случаев агрессии первой не наблюдалось. Наблюдения за мечеными зверьками в природе (Туапсинский район, Краснодарского края) по-

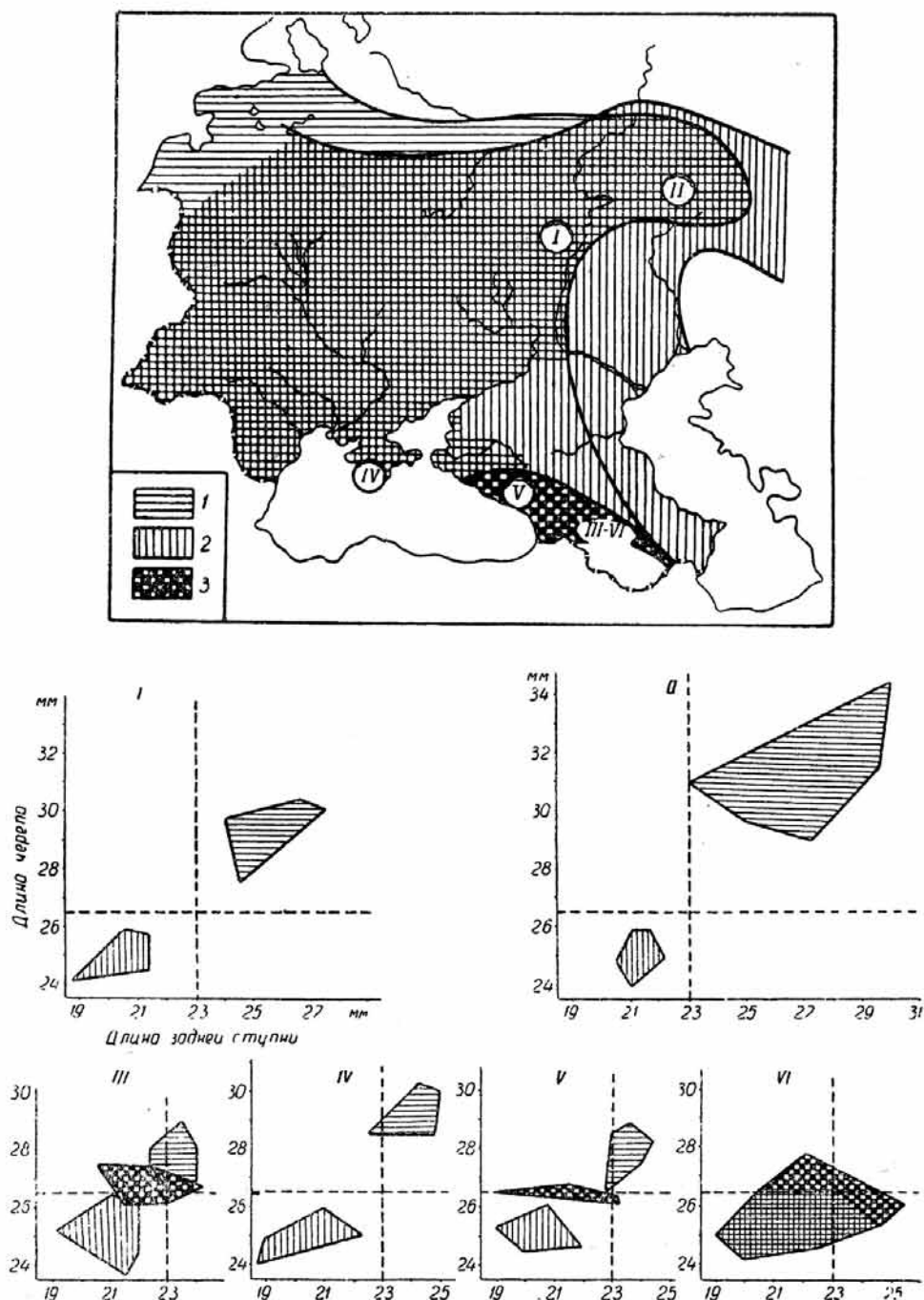


Рис. 3. Перекрывание ареалов и сближение признаков лесной и желтогорлой мыши в СССР
1 — *Apodemus tauricus*; 2 — *Apodemus sylvaticus*; 3 — межвидовые гибриды.

зволили установить ряд случаев полового контакта между лесной и желтогорлой мышью, подтверждающих возможность появления межвидовых гибридов. Зарегистрированы также случаи контакта гибридов с исходными видами.

Таким образом, в широкой зоне перекрытия ареалов лесной и желтогорлой мыши только между тремя из семи обитающих здесь подвидов наблюдается нарушение изолирующих виды механизмов и возникновение гибридных популяций. Появление гибридных популяций подготовлено близостью экологических и морфологических свойств видов,

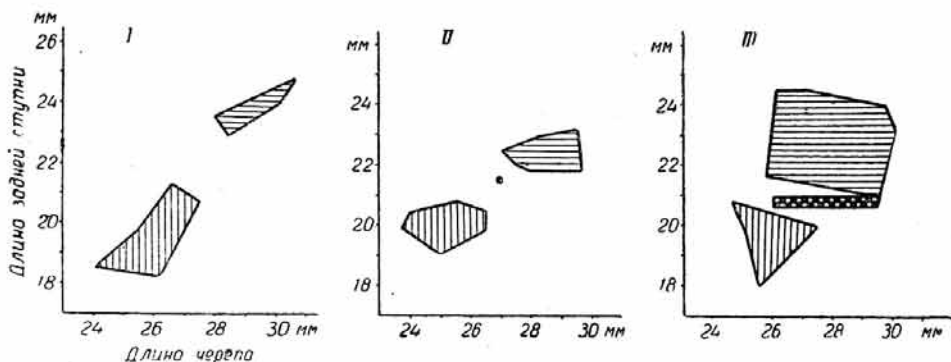
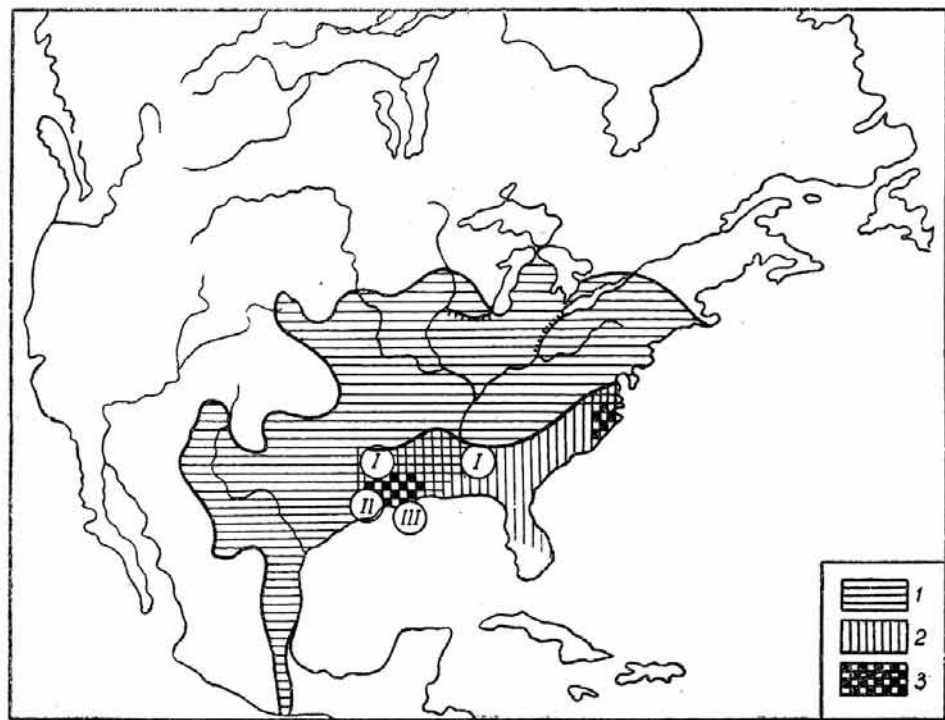


Рис. 4. Распространение и географические изменения мышевидных хомячков Сев. Америки (по Мак-Карли, 1954 и Осгуд, 1909 с изменениями).

1 — *Peromyscus leucopus*; 2 — *Peromyscus gossypinus*; 3 — межвидовые гибриды.

причем эта близость объясняется главным образом изменением свойств желтогорлой мыши.

Аналогию описанным явлениям можно найти в отношениях двух близких видов американских мышевидных хомячков — *Peromyscus leucopus* Rafinesque и *P. gossypinus* Le Conte. Эти виды очень близки морфологически и отличаются, главным образом по размерам;

как правило, *P. gossypinus* крупнее, чем *P. leucopus*, но по большинству признаков между ними наблюдается трансгрессия (17).

P. leucopus широко распространен (рис. 4) в лесах Северной Америки от восточной Мексики и Аризоны до восточного побережья материка (19). Соответственно расположению лесов ареал *P. leucopus* в западной части состоит из разобщенных участков, и количество его подвидов достигает 13. Северо-восточные подвиды (*P. l. noveboracensis*, *P. l. leucopus*) отличаются более мелкими размерами, западные подвиды (*P. l. arizonae*, *P. l. texanus* и др.) несколько крупнее, но наибольших размеров достигают мексиканские подвиды *P. l. mesomelas* и *P. l. affinis*. На большей части своего ареала (17) *P. leucopus* приурочен к сухим водораздельным лесам (дубовым, дубово-гикориевым и т. д.) и только в южной Виргинии встречается также во влажных, пойменного типа лесах (16).

P. gossypinus занимает юго-восточную оконечность северо-американского материка с полуостровом Флоридой и прилежащими островами. На этой территории обитают три хорошо выраженных подвида. Самый крупный (*P. g. megalocephalus*) занимает северо-западную часть ареала. В Луизиане, Миссисипи, Средней Алабаме он мельчает и постепенно переходит в *P. g. gossypinus*, характеризующийся средними размерами. Последний в северной части Флориды заменяется мелким, неотличимым по размерам от *P. leucopus*, *P. g. palmarius*. В отличие от *P. leucopus*, *P. gossypinus* характеризуется наиболее крупными размерами на северо-западе, наиболее мелкими — на юго-востоке своего ареала. На севере ареала *P. gossypinus* приурочен к лесам пойменного типа. Кое-где в северо-восточной части Техаса, в годы повышенной численности, он заходит и в водораздельные леса (17), в южной Луизиане встречается во всех лесных биотопах.

Ареалы *P. leucopus* и *P. gossypinus* перекрываются в северо-восточном Техасе, Оклахоме, Арканзасе, Луизиане, Миссисипи, Алабаме, Георгии, Северной и Южной Каролине, южной Виргинии (рис. 4). В той части зоны перекрытия ареалов, где сравнительно мелкий подвид *P. l. leucopus* встречается с крупным *P. g. megalocephalus* и где они разграничены биотопически, виды существуют обособленно и случаев гибридизации не отмечено. Блэр (15) указывает на явное предпочтение ими особей своего вида при спаривании.

В местах совместного обитания *P. l. leucopus* и измельчавшего *P. g. megalocephalus*, переходящего в *P. g. gossypinus*, появляются и межвидовые гибриды, возникновение которых облегчено отсутствием биотопической изоляции (17). То же отмечено Дайсом в Виргинии (16), где совпадает южная окраина ареала *P. l. leucopus* и северная *P. g. gossypinus*.

Среди птиц можно отметить аналогичный случай взаимоотношений видов домового и испанского воробьев *Passer domesticus* и *P. hispaniolensis* (18). Сущность его заключается в том, что ареалы двух близких видов воробьев широко перекрывают друг друга (рис. 5), но на большей части зоны перекрытия виды обособлены вследствие их разной биотопической приуроченности. На юге Европы (Италия), на островах Средиземного моря и в Северной Америке домовый и испанский воробьи дают межвидовые гибриды. При этом в Италии обитает форма, гибридная по происхождению (*P. d. italiae*), но исходные виды отсутствуют. В Африке отмечено существование смешанных пар домового и испанского воробьев и межвидовых гибридов. Здесь также гибридизация облегчается отсутствием биотопической разобщенности, так как *P. hispaniolensis* в Северной Африке становится эвритопным видом.

Во всех трех случаях виды каждой из пар в северных частях области совместного распространения хорошо различимы морфологически и в той или иной степени изолированы экологически; между видами в родах *Apodemus* и *Peromyscus* отмечена и психо-физиологическая изоляция. В южных частях зоны перекрытия их ареалов исчезает биотопическая разобщенность и уменьшается психо-физиологическая изоляция. У *Apodemus* и *Peromyscus* наблюдается стирание морфологических

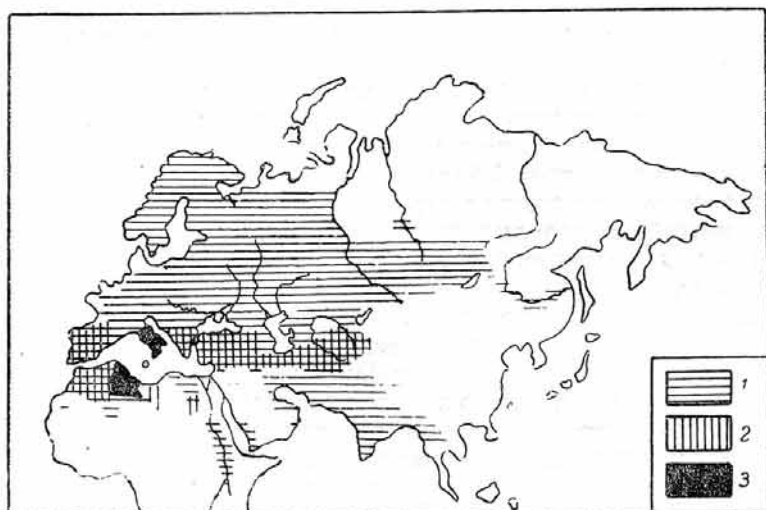


Рис. 5. Распространение домового и испанского воробьев (по Мейзе, 1936).
1 — *Passer domesticus*; 2 — *Passer hispaniolensis*; 3 — гибриды
P. domesticus + *P. hispaniolensis*.

различий. В районах совместного обитания сблизившихся видов наблюдается спонтанная межвидовая гибридизация.

Некоторые черты описываемого процесса географических изменений близких видов заслуживают специального рассмотрения. Морфологическое сближение видов *Apodemus* и *Peromyscus* обеспечивается тем, что на фоне одних и тех же или сходных ландшафтно-климатических условий изменения членов каждой пары близких видов происходят во взаимно противоположном направлении.

То обстоятельство, что в каждой паре один член изменяется якобы по правилу Бергмана, а другой — в диаметрально противоположном направлении, убеждает в неприменимости правила Бергмана к изменениям обоих видов в каждой паре. Причину различий в направлении географических изменений близких видов *Apodemus* и *Peromyscus* следует, вероятно, искать в истории формирования и расселения названных видов.

Ареал лесной мыши¹ включает участки разного геологического возраста, наиболее молодым из них является европейский участок. Заселение его шло из южных частей ареала, и приспособление к новым неблагоприятным условиям вызвало ряд особенностей поведения лесной мыши (эвритопность, переход на замещающие корма, раннюю скоро-

¹ Мы исходим из представления о лесной мыши как более древнем виде. Суждения по этому вопросу изложены в работах А. И. Аргиропуло (1946), Н. И. Калабухова (1950), Н. И. Лариной (1946, 1955).

спелость), а также как признак угнетения вида,— некоторое измельчение по сравнению с южными популяциями.

Ареал желтогорлой мыши лежит почти целиком в пределах мест, подвергавшихся воздействию четвертичного похолодания. Это похолодание могло быть причиной, вызвавшей где-то на равнинах Европы появление нового, более холодолюбивого вида желтогорлой мыши. Вследствие больших абсолютных размеров и повышенной агрессивности она вытеснила лесную мышь из коренного биотопа — леса, обеспечив себе почти монопольное использование наиболее калорийного семенного корма.

Так как, согласно Крашенинникову и Вульффу (4), широколиственные леса распространялись на Европейской части СССР не только со стороны Западной Европы, но и со стороны Уральского центра, главным образом западных склонов Урала, то, возможно, расселение желтогорлой мыши происходило также в этом направлении (наличие в Башкирии самых крупных желтогорлых мышей в этом отношении очень показательно). Складывающееся представление о различном направлении расселения лесной и желтогорлой мыши позволяет расценивать измельчение первой в северных районах ареала, а второй в южных как проявление общей закономерности — деспециализации вида при удалении его от центра возникновения (расселения) или от мест, где современные условия близки к тем, в которых формировался данный вид.

Вероятность этого подтверждается тем, что на деспециализацию вида в процессе расселения указывал И. Б. Волчанецкий (3), на утрату ряда свойств вида в условиях, не соответствующих условиям его формирования,— В. Е. Альтшулер (2). Н. П. Наумов (12) сообщил о деспециализации видов на периферии ареала.

A. tauricus, как вид более молодой, отличается меньшей устойчивостью своих признаков, и потому процесс ее деспециализации в южных частях ареала выражен особенно четко. При этом желтогорлая мышь утрачивает именно те черты (экологические и морфологические), которые обеспечивают ей преимущество перед лесной мышью в северных частях ареала.

Судить о причинах, обуславливающих противоположное направление изменений *P. leucopus* и *P. gossypinus*, труднее, но, видимо, они также связаны с историей расселения названных видов в постплейстоценовый период из их западных и восточных рефугиумов.

Приведенные факты морфологического и экологического сближения симпатрических видов противоречат категорическому утверждению Майра, писавшего, что «разрывы между симпатрическими видами абсолютны, иначе они не были бы хорошими видами» (16, стр. 235), а также тому, что «мы здесь имеем дело со случаями нарушения изоляции между вполне определенными симпатрическими видами, носящими их характерные черты» (там же, стр. 398, разрядка наша.—Н. Л.). В своей сводке и гибридизации в естественных популяциях Блэр (15) также указывает на редкость гибридов между симпатрическими видами, но уже отмечает вслед за Андерсеном (14), что это явление можно объяснить малым количеством исследований по естественной гибридизации или нераспознаваемостью гибридов как таковых.

Большинство американских исследователей считает, что основной причиной межвидовой (симпатрической и аллопатрической) гибридизации является изменение ландшафта человеком — «гибридизация» условий по их терминологии, а также то обстоятельство, успели или не успели виды развить изолирующие механизмы в период плейстоценового разъединения ареалов.

Приведенные нами примеры межвидовой спонтанной гибридизации близких симпатрических видов нельзя объяснить ни случайностью, ни изменением ландшафта человеком, ни отсутствием изолирующих виды механизмов. Они обусловлены географическими изменениями видов, сложившимися в процессе их формирования и расселения.

Географически зоны межвидовой гибридизации рассмотренных нами симпатрических видов приурочены к южной окраине одного или обоих видов и находятся на территории третичных рефугиумов. В этих условиях старый вид (об этом с большей определенностью можно говорить в отношении *Apodemus* и *Passer*) эвритопен и преобладает численно, молодой утрачивает ряд своих отличительных признаков (деспециализируется). Возникает популяция, характеризующаяся чрезвычайно высокой изменчивостью ее членов (закавказские популяции *Apodemus*, алжирские — *Passer*, луизианские — *Peromyscus*). Границы между видами (четкие на севере зоны перекрытия их ареалов) становятся расплывчатыми, и эта картина вторичной интерградации внешне не отличается от первичной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аргиропуло А. И. К вопросу об индивидуальной и географической изменчивости у некоторых видов *Apodemus*. Труды Зоол. ин-та АН СССР, VIII, 1946.
2. Альтшулер В. Е. К обоснованию эволюционного принципа в селекции. Автореферат докторской диссертации, 1946.
3. Волчанецкий И. Б. Дятлы рода *Picoides*, их распространение и преобразования наряда. Труды н.-и. зоолого-биол. ин-та Харьк. ун-та, т. 8—9, 1940.
4. Вульф Е. В. Историческая география растений. Изд. АН СССР, М.—Л., 1944.
5. Гептнер В. Г. Лесные мыши горного Крыма. Труды Крымского заповедника, в. 2, 1940.
6. Чарльз Дарвин. Происхождение видов путем естественного отбора. Т. 3. Изд. АН СССР, М.—Л., 1939.
7. Елпатьевский В. С., Ларина Н. И., Голикова В. Л. Видовой состав и экологическое размещение лесных и степных грызунов на трассе лесной полосы Саратов—Камышин. Уч. зап. СГУ, т. XIX, вып. биол.-почв., 1952.
8. Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, 1950.
9. Ларина Н. И. Межвидовые отношения лесных и желтогорлых мышей в связи с процессом видообразования. Дисс. на соиск. уч. степени канд. биол. наук, 1946.
10. Ларина Н. И. К вопросу о видообразовании у грызунов. Научный ежегодник СГУ за 1954 год, 1955.
11. Эрнест Майр. Систематика и происхождение видов. ИЛ, 1947.
12. Наумов Н. П. Географическая изменчивость. Журнал общей биологии, т. VI, № 1, 1945.
13. Першаков А. А. Борьба с мышами в нагорных дубравах. Поволжский лесотехнич. ин-т М. Горького, Изв. ин-та Йошкар-Ола, 1934.
14. Edgar Anderson. Introgressive Hybridization. New York, 1949.
15. Blair W. F. Interbreeding of natural populations of vertebrates. The American Naturalist, vol. LXXXV, N 820, 1951.
16. Lee Dice. Relations between the woodmouse and the cottonmouse in eastern Virginia. Journ. Mammal, N 21, 1940.
17. Mc. Carley. Natural hybridization in the *Peromyscus leucopus* species group of mice. Evolution, vol. VIII, N 4, 1954.
18. Meise W. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus und Weiden-sperlings *Passer domesticus* u. *P. hispaniolensis*. Journ. f. Ornithol., 84, 1936.
19. Osgood W. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. North American Fauna S. 28, 1909.