

УДК 591.53:599.323.4

П. А. Пантелеев

О ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ И КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПОДВИДОВ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ *ARVICOLA TERRESTRIS* (RODENTIA, CRICETIDAE)

Про внутрішньовидову систематику та таксономічне значення екстер'єрних та краниометричних ознак у підвидів водяної норичі *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae). Пантелеев П. А. - На основі аналізу діагностичних метричних ознак екстер'єру та черепа автор дійшов висновку, що за "класичними" підвидовими ознаками вирізняється лише одна внутрішньовидова форма *A. terrestris scherman*.

К л ю ч о в і с л о в а: гризуни, норичя водяна, діагностичні ознаки, екстер'єр, череп, Палеарктика.

On Intraspecific Systematics and Taxonomic Importance of Exterior and Cranial Characters in Vole Rat *Arvicola terrestris* Subspecies (Rodentia, Cricetidae). Panteleyev P. A. On the base of exterior and cranial metric characters analysis it is concluded that according "classic" subspecific characters only one intraspecific form is distinct enough to be accepted as a subspecies: *A. terrestris scherman*.

К е у w o r d s: rodents, vole rat, diagnostic characters, exterior and cranial characters, Palaearctics.

У водяной полевки описано более 30 таксономических форм. В 40-е годы только в пределах СССР насчитывали 20 подвидов (Бобринский и др., 1944). С. И. Огнев (1950) выделял у *Arvicola terrestris* 15 подвидов, принимая в качестве самостоятельного вида *Arvicola scherman*.

Б. С. Виноградов и И. М. Громов (1952) в границах бывшего СССР оставили "отнесскую" систематику, за исключением *A. scherman*, которую они низвели до ранга подвида. И. М. Громов у водяной полевки в пределах бывшего СССР вновь подтвердил 16 подвидовых форм, включая *A. t. scherman* (Млекопитающие..., 1963). Однако А. П. Кузьякин (Бобринский и др., 1965) в это же время сокращает число подвидов в СССР с 16 до 7.

В Западной Европе водяную полевку разделяют на два вида. Но там от номинативного подвида отделяют не форму *scherman*, а на основании кариологических данных в самостоятельный вид возводят крайнюю западную (материковую) форму *Arvicola sapidus*.

Краниометрические отличия подвидов. Большинство териологов признается, что более или менее заметные изменения черепных признаков, не связанных с возрастом, детерминированы генотипом. На этом постулате и основана в значительной степени внутривидовая систематика млекопитающих.

Из черепных признаков важнейшими в таксономическом отношении принято считать концилобазальную длину, скуловую ширину, отношение между ними; также широко используются размеры собственно краниума (мозговой коробки), длина верхнего зубного ряда, размеры носовых костей, диастема и другие признаки. В последние годы стала проявляться тенденция к значительному увеличению числа изучаемых черепных признаков и их соотношений. Однако это лишь создает видимость увеличения точности исследования. В действительности параметры многих из них зависят от величины основных признаков, например, от концилобазальной длины, другие весьма сильно зависят от возраста, как, например, межглазничная ширина.

В таблице 1 представлены основные параметры краниометрических признаков 16 таксономических форм водяной полевки, которые С. И. Огнев признавал в фауне СССР. Из данных таблицы видно, что параметры признаков всех подвидов широко перекрываются между собой, а имеющиеся различия крайних показателей не выходят за рамки хорошо изученной у водяной полевки внутривидовой изменчивости (Пантелеев, Терехина, 1976). Отличается только форма *scherman*, размер черепа которой несколько меньше, чем у других таксономических форм.

© П. А. ПАНТЕЛЕЕВ, 1996

Таблица 1. Основные диагностические признаки таксонов водяной полевки в границах СССР (по С. И. Огневу, 1950). Вполне взрослые и старые животные (размеры в мм)

Table 1. Main diagnostic characters of the water voles within borders of the USSR (after S. I. Ognev, 1950). Adult and senile specimens (measurements in mm)

| Таксон | Кондилобазальная длина, КБД | Скуловая ширина, СШ | СШ/КБД, % | Длина верхнего зубного ряда |
|---------------------------|-----------------------------|---------------------|------------|-----------------------------|
| <i>A. t. terrestris</i> | 34,0--40,6 | 21,3--24,5 | 60--61 | 8,4--10,1 |
| <i>A. t. ferrugineus</i> | 38,0--41,5 | 23,7--25,3 | 61,5 | 9,1--9,9 |
| <i>A. t. meridionalis</i> | 36--44 | 23,1--28,1 | 62,5--63,8 | 9,0--11,3 |
| <i>A. t. cubanensis</i> | 39,5--42,6 | 22--25 | 57,2 | 9,2--10,5 |
| <i>A. t. turovi</i> | 37,4--42 | 21,5--25,1 | 58 | 9,5--10,9 |
| <i>A. t. ognevi</i> | 37,5--41 | 23,0--24,8 | 58,6 | 9,2--9,9 |
| <i>A. t. persicus</i> | 37,3--41,9 | 20,9--25,2 | 57 | 9,6--10,8 |
| <i>A. t. djukovi</i> | 37,8--41,7 | 23,3--26,2 | 62 | 9,0--10,0 |
| <i>A. t. kurushi</i> | 38,2--38,8 | 24,1--24,2 | 63 | 9,4 |
| <i>A. t. rufescens</i> | 36,4--38,1 | 21,3--23,7 | 60,5 | 9--10 |
| <i>A. t. variabilis</i> | 35,5--41,0 | 22,0--27,0 | 63,4 | 9,0--11,7 |
| <i>A. t. scythicus</i> | 40,9--43,1 | 25,0--27,2 | 60,8 | 10,4--11,2 |
| <i>A. t. kuznetzovi</i> | 36,7--41,0 | 22,2--25,2 | 60,4 | 8,9--11,0 |
| <i>A. t. jacutensis</i> | 39,0--42 | 24,3--27,0 | --- | 9,8--10,6 |
| <i>A. t. pallasii</i> | 39,0--42,5 | 23,4--27,3 | --- | 9,1--10,2 |
| <i>A. scherman</i> | 32,0--35,2 | --- | --- | --- |

Примечание: число исследованных экземпляров по разным признакам колеблется от 49 до 78.

В Западной Европе у иберийской водяной полевки *Arvicola sapidus* Г. Рейхштейн (Handbuch., 1982) приводит данные краниометрических измерений для выделяемых двух подвидов. Что касается подвидов *Arvicola terrestris*, Рейхштейн их справедливость никак не анализирует. Приводимые им данные важнейших систематических признаков черепа вообще не соотносятся с подвидами. Демонстрируя географическую изменчивость кондилобазальной длины, автор не связывает ее с подвидовой дифференциацией. Если же эти данные расположить в меридиональном направлении (табл. 2), то обнаруживается, что один из важнейших таксономических признаков увеличивается в размере с юга на север. Трудно в этом векторе изменений не усмотреть изменчивость по правилу Бергмана. Здесь для нас важно подчеркнуть, что наблюдаемые изменения носят явно экогеографический характер.

Таким образом, анализ отдельных черепных признаков водяной полевки показывает, что за исключением формы *scherman*, для всех других таксонов разделительных критериев не имеется. Череп же формы *scherman* отличается меньшими размерами (у вполне взрослых и старых особей) и боль-

Таблица 2. Кондилобазальная длина *Arvicola terrestris* в разных географических районах Центральной Европы (Handbuch., 1982)

Table 2. *Arvicola terrestris* condylobasal length in different geographic regions of Central Europe (Handbuch., 1982)

| Район | $\bar{x} \pm m$ | limit | n |
|-------------------|-----------------|------------|-----|
| Южная Австрия | 33,5±0,38 | 32,0--35,2 | 9 |
| Северная Австрия | 34,5±0,22 | 32,0--38,5 | 40 |
| Южная Германия | 34,3±0,12 | 30,0--37,7 | 142 |
| Средняя Германия | 35,0±0,13 | 31,9--38,0 | 109 |
| Северная Германия | 37,0±0,19 | 33,0--40,1 | 53 |
| Дания | 38,4±0,29 | 35,1--42,2 | 37 |

шей фоссориальностью резцов.

Размеры и пропорции тела в качестве таксономических признаков. Из используемых в таксономии экстерьерных признаков, к которым относятся длина тела, хвоста, ступни, высота уха, наименее изменчива, как известно, длина ступни. Поэтому она и используется в диагностике чаще других экстерьерных признаков. Наиболее известный пример — длина ступни 23 мм разделяла до недавнего времени *Apodemus sylvaticus* и *A. flavicollis*, хотя критерий этот никем не доказан, скорее был условной чертой, а теперь с появлением “новых” видов лесных мышей и вовсе потерял свое ключевое значение.

Высота уха также мало подвержена изменчивости. Но из-за малых размеров у многих видов, а также возможных различий в технике измерения, этот признак трудно использовать в качестве критериального.

Длина тела и длина хвоста в абсолютном выражении обычно не используются как признаки критериальные, но всегда фигурируют в качестве видовых характеристик. Водяная полевка по всем определителям проходит как крупнейшая из полевок. Однако указать для нее точный критерий минимальной длины тела (вполне взрослых экземпляров), который бы не перекрывался максимальными размерами некоторых видов серых полевок рода *Microtus*, с которыми водяную полевку легко спутать, невозможно. Так, если взять из опубликованных данных минимальные параметры длины тела водяной полевки 123 мм (Тихвинская, 1965) — 124 мм (Сосин, 1983), они совпадают со средними данными этого признака у *Microtus gregalis* с Ямала ($n = 181$, данные В. Н. Большакова), из Якутии ($n = 16$, коллекция ЗИН). Эти параметры превышаются средними показателями из некоторых частей ареала таких видов как *M. agrestis*, *M. kirgisorum*, *M. rossiaemeridionalis*. А максимальные параметры *M. oeconomus*, *M. fortis*, *M. maximowicz* во многих выборках превышают средние параметры водяной полевки из ряда частей ее ареала. Правда, к максимальной величине длины тела водяной полевки, равной 255 мм (коллекция Биол. ин-та СО РАН), ни одна из серых полевок не приближается.

Длина хвоста в качестве критериального диагностического признака нередко используется в относительном выражении к длине тела. Однако, если не иметь данных по “географии” материала, этот признак нельзя использовать в качестве диагностического даже при разделении водяной полевки от сходных с ней размерами, но относительно длиннохвостых видов крыс рода *Rattus*. В большинстве случаев присмелым критерием является длина хвоста, равная двум третям длины тела. Хвост короче $2/3$ тела у *Arvicola*, длиннее у *Rattus*. Но при сравнении южных популяций водяной полевки, где зверьки имеют удлинённые хвосты (правило Аллена), и северных популяций *Rattus norvegicus* данный признак перестает быть критериальным. Подобный случай произошел у Й. Кратохвила (Kratochvil, 1982), который якобы нашел простой критерий разделения *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*, не учтя, однако, изменчивости по правилу Аллена (см. Пантелеев и др., 1990).

Показатель длины хвоста по отношению к двум третям длины тела можно рекомендовать в качестве критериального для *Chionomys roberti*, хвост которых длиннее $2/3$ тела. На Кавказе (где водяная полевка поднимается высоко в горы, во многих местах имеет не бурый, а серый цвет, как и понежелательно.

Из сказанного видно, что размеры и пропорции тела, а также его отдельных частей для разделения таксонов на видовом уровне имеют весьма ограниченные возможности. Лишь в редких случаях такие признаки могут быть использованы в качестве разделительных критериев. Однако это ни в коей мере не умаляет значения экстерьерных признаков как в абсолютном, так и в относительном выражении друг к другу для характеристики выделенного таксона при его описании.

У водяной полевки наличие ландшафтной формы изменчивости (Пантелеев, 1968; Пантелеев, Терехина, 1968), зависимость экстерьерных признаков от уровня половодий в речных поймах (Пантелеев и др., 1978), подчиненность географических изменений размеров и пропорций тела экогеографическим правилам Бергмана, Аллена, гидробионтности (Пантелеев и др., 1990), в проблеме подвидовости размеры тела и соотношения его выступающих частей вообще должны быть сняты с обсуждения. Многие авторы так и поступают. Описывая подвиды водяной полевки, они чаще всего ограничиваются географическим “критерием” (указывая ареал подвида), некоторые приводят краниометрические характеристики, реже окраску.

Заключительные замечания и систематика рода *Arvicola*. Проведенный анализ краниометрических признаков, описаний и рисунков С. И. Огнева позволяет выразиться в более широком аспекте — крапиологических признаков и экстерьерных показателей, т. е. главных составляющих “морфологического критерия” таксономиста недостаточно для однозначного выделения из общего состава *Arvicola* какой-либо из существующих форм. В сущности, ни один квалифицированный систематик не в состоянии определить на основе морфологического критерия таксономическую форму водяной полевки. Причем не только единичных экземпляров, но и по сериям.

Это невозможно сделать даже в отношении наиболее отличающейся малыми размерами формы *scherman*. Во-первых, в южных частях ареала с теплым климатом можно найти популяции, мало связанные с водой (исключить воздействие правила гидробионтности), которые согласно концепции теплообмена (Пантелеев, 1983) должны состоять из зверьков относительно малых размеров. Во-вторых, возрастной разброс размеров водяной полевки достаточно велик, поэтому вполне может подобраться серия “взрослых” половозрелых животных отнюдь не предельного возрастного размера. Не надежна и повышенная фоссориальность резцов, так как она является не таксономическим признаком *scherman*, а лишь адаптивной особенностью роющей формы. Аналогичная фоссориальность может оказаться в популяциях водяной полевки, обитающих, например, на субальпийских лугах Кавказа или Алтая. Форму *scherman* систематик определит, если морфологический критерий будет дополнен местом поймки, т. е. будет добавлен “географический критерий”. Все остальные таксономические формы водяной полевки относятся к тому или иному таксону в сущности только на основе распространения, т. е. на основе географического критерия.

Во внутривидовой систематике, основывающейся на двух критериях — морфологическом и географическом, первый служит лишь поводом, определяющим же становится географический критерий. При первоописании подвида достаточно было на некоторой географической территории обнаружить какие-либо морфологические особенности, отличающие серии зверьков от таковых же соседних территорий. Географические территории были обычно весьма неопределенны. Границы отличались большой нечеткостью, а часто их не было вообще, и подвидовой ареал определялся только общими словесными рамками. В дальнейшем морфологический критерий уже мало кого интересовал, кроме узких специалистов. Последние “боролись” в основном за то, чтобы доказать собственный подвид. Для большинства же зоологов подвидовая систематика оказывалась не морфогеографической, а чисто географической инстанцией.

После установления достоверности широчайшего распространения в природе явления экогеографической изменчивости (Пантелеев и др., 1990) “географический критерий” подвида не только в чистом виде как таковой, но и в комплексе с “морфологическим критерием” теряет свою научную основу для таксономиста. “Подвидовость”, основанная только на морфологическом и

географическом критериях, становится не только не научной, но вредной для дальнейшего развития зоологических исследований (Пантелеев и др., 1991), так как вместо познания природных явлений ограничивает научные задачи формальным выделением ничего не значащего в научном плане подвида. Биологический смысл и научную основу подвида приобретает только с подключением третьего — “генетического критерия” (Пантелеев, 1992).

На основании генетического критерия крайнюю западную материковую форму *sapidus* с полным основанием выделили в самостоятельный вид (Handbuch., 1982). Аналогичная попытка использования генетического критерия к крайней восточной форме *jaculensis* не дала оснований для подтверждения даже подвида статуса якутской водяной полевки (Пантелеев, Малыгина, 1974). Перспективы на подвидаемость водяной полевки с применением генетического критерия имеются, возможно, на Кавказе (Кулиев и др., 1978).

Итак, на основании изложенного, в свете концептуальных представлений, опубликованных мною в 80—90-х гг., систематика рода *Arvicola* представляется следующим образом:

Arvicola sapidus Miller, 1908. Кариотип: $2n = 40$.

Arvicola terrestris (Linnaeus, 1758). Кариотип: $2n = 36$.

У последнего вида на основании морфогеографического критерия целесообразно сохранить подвид *A. t. scherman* (Shaw, 1801). Однако в дальнейшем, если не будет найдено подтверждений его подвидаемости на уровне генетического критерия, морфологические особенности этой формы придется признать экотипическими и закрыть этот подвид.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. — М.: Сов. наука, 1944. — 440 с.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. — 382 с.

Выгородов Б. С., Грамов И. М. Грызуны фауны СССР. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 297 с.

Кулиев Г. Н., Кулиев Г. К., Раджабли С. И. Кариотипические различия между популяциями

водяной полевки // Зоол. журн. — 1978. — 57, вып. 9. — С. 1409—1411.

Млекопитающие фауны СССР. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 639 с.

Оленев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 7. — 706 с.

Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. — М.: Наука, 1968. — 255 с.

Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. — М.: Наука, 1983. — 271 с.

Пантелеев П. А. Концепция подвида в систематике // Усп. совр. биол. — 1992. — 112, вып. 3. — С. 350—358.

Пантелеев П. А., Герасимов С., Христов Л. Влияние разных подходов к изучению изменчивости популяций на его результаты (на примере грызунов Болгарии) // Экология. — 1991. — N 5. — С. 46—56.

Пантелеев П. А., Малыгина Н. А. Хромосомы *Arvicola terrestris* L. на восточной оконечности ареала вида // Sympos. teriol. II (Proceedings). — Praha: Acad. Publ. house, 1974. — P. 355—357.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н. Ландшафтная изменчивость водяной полевки как новая

форма изменчивости животных в пространстве // Зоол. журн. — 1968. — 47, вып. 4. — С. 610—617.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н. Исследование внутривидовой изменчивости на примере водяной полевки // Фауна и экология грызунов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. — Вып. 13. — С. 99—163.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Влияние половодий на морфологические признаки водяной полевки // Зоол. журн. — 1978. — 57, вып. 5. — С. 759—767.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. — М.: Наука, 1990. — 372 с.

Сосин В. Ф. Некоторые морфологические особенности водяной полевки Южного и Полярного Урала // Исслед. актуальн. пробл. териол. — Свердловск: УИЦ АН СССР, 1983. — С. 89—90.

Тихвинская М. В. Размножение водяной полевки в Волжско-Камском крае // Учен. зап. Казан. ун-та. — 1965. — 124, N 10. — С. 152—188.

Handbuch der Säugetiere Europas / J. Niethammer, F. Krapp. Rodentia II. — Wiesbaden: Akad. Verl., 1982, Bd 2/1. — 649 s.

Kratochvil J. Ein morphologisches Unterscheidungskriterium der Arten *Microtus epiroticus* und *M. arvalis* // Folia zool. — 1982. — 31, N2. — P. 97—111.