

Российская академия наук

Институт проблем
экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова



Российский комитет
по программе ЮНЕСКО
«Человек и биосфера»

*Виды
фауны России
и сопредельных
стран*

Серия основана в 1979 г.

Водяная полевка

Образ вида



МОСКВА
«НАУКА»
2001

Под редакцией
доктора биологических наук
П. А. ПАНТЕЛЕЕВА

6.6. Номенклатура и система рода *Arvicola*

И. В. Загороднюк

Широкое географическое распространение и высочайшая степень эко-географической изменчивости водяных полевок определили появление многих новоописанных таксонов и многообразие точек зрения на применимость ряда родовых и видовых названий. К числу таких проблем относятся как номенклатурные проблемы (пригодность, датировки и авторство названий), так и сугубо таксономические (установление идентичности таксонов, число признаваемых видов), как проблемы надвидовой таксономии (положение рода в системе и его таксономические границы с другими группами), так и внутривидовой дифференциации (уровни и направления внутривидовой изменчивости).

Многочисленные разночтения в трактовке автора первоначального описания рода, даты, типового вида и исходного объема того или иного таксона, в том числе и рода *Arvicola*, легко и однозначно разрешаются при обращении к первоис-

точнику. Хотя первоописание *Arvicola* Lacépède недоступно, в литературе имеются специальные разъяснения в отношении рассматриваемого здесь рода (Miller, 1896, и др.).

Автором таксона *Arvicola* является французский исследователь Бернар Жермер-Этьен Ласепед (B. G. E. Lacépède, 1756–1825). Обычно указывают одну из двух дат – 1799 г. или 1801 г., правильность которых специально обсуждается в работе Г. Миллера (Miller, 1896). Миллер отмечает, что в 1799 г. Ласепед заканчивает подготовку своей сводки и распространяет рукописный вариант определителя, в котором впервые указывает (устанавливает) новый таксон *Arvicola*. По мнению Миллера, правильной датой опубликования этой работы является 1801 г., когда Б. Ласепед привел название и описание таксона в печатной работе.

Среди множества приводимых в литературе вариантов библиографических ссылок наиболее полной представляется та, которую Еллерман и Моррисон-Скотт (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), а также Павлинов (1987), помещают в синонимию рода *Cricetus* Leske для таксона "*Hamster* Lacedepe 1799" и в синонимию рода *Spalax* для "*Talpoides* Lacedepe 1799" и та, которую как печатную цитируют Г. Миллер и К. Мерриам (Miller, 1896; Merriam, 1900):

1799. *Arvicola* Lacedepe, Tabl. Div. Ordres & Genres Mamm., 10. Typus: *Mus amphibius* Linnaeus (genus).

1801. *Arvicola* Lacépède, Nouv. Tableau Method. Mamm., in Mem. de l'Institut., Paris, III, 495. Typus: *Mus terrestris* Linnaeus (genus). (по Огневу (1950) – все то же, но 1799).

В большинстве давних сводок и всех современных обзорах таксон обозначают "*Arvicola* Lacedepe 1799", что принято и здесь¹. Именно так род приводится и в "Official lists" (1987) со ссылкой на Мнение 91 и Директиву 24²:

Arvicola Lacépède, 1799, Tabl. Mamm: 10 (gender: masculine) (type species, by monotypy: *Mus amphibius* Linnaeus, 1758, Syst. Nat. (ed. 10) 1: 61) (Mammalia) O.91, D.24.

Исходным мотивом описания рода было номенклатурное оформление таксона, обозначающего понятие "полевка" и противопоставляемого понятию "лемминг". Дословно название *Arvicola* (род – мужской) значит "полевой обитатель", что отличается от современного толкования группы как "род водяных полевок". Такой тип названия был широко распространен: *Alticola* Blanford для скальных полевок, *Terricola* Fatio и *Arbusticola* Shidlovsky для кустарниковых полевок, *Paludicola* Blasius и *Praticola* Fatio для ряда видов полевок, включая и водяных, *Agricola* Blasius, *Sylvicola* Fatio и *Euarvicola* Acloque для пашенных полевок, *Campicola* Schulze для обыкновенных полевок.

Первоначально таксон установлен в ранге рода, противопоставляемого другим группам мышевидных грызунов и, по сути, охватывал всех серых полевок (триба *Arvicolini* в современном понимании) и смежные с ними группы грызунов (прежде всего клетриономиин). После ограничения пределов применения названия до масштабов *Microtus* s. l. этот таксон долгое время рассматривали как один из его подродов (Lataste, 1883, и др.; см. ниже).

¹ Указание на авторство таксона "*Arvicola* Lataste 1801" (Загороднюк, 1992), повлекшее неоправданную дискуссию (П. Пантелеев, личн. сообщ.), ошибочно (Laps. calami).

² Opinion 21: 8 October 1926, 73 (4): 1-2 ("Smithsonian Miscellaneous Collection"); Direction 24: 4 November 1955, 1C: 219-246 ("Opinions and Declarations rendered by ICZN") (Official lists, 1987).

Тип рода *Arvicola* Lacepede – *Mus amphibius* Linnaeus. *Mus amphibius* L. – один из 16 видов рода *Mus*, установленных К. Линнеем в 10 издании “Systema naturae” (Linnaeus, 1758: p. 59–63). Общепринято, что два из них – *Mus amphibius* и *Mus terrestris* – относятся к роду *Arvicola* в современном его понимании, и многие годы они являются конкурирующими названиями для вида “водяная полевка”, т. е. для монотипичного в недавнем понимании рода *Arvicola*.

Широко употребляемое в настоящее время название “*Mus terrestris*” предложено К. Линнеем в 1758 г. одновременно и на той же странице “Systema Naturae” с названием *Mus amphibius*. Однако, если первый таксон установлен по оригинальным данным (“населяет в Европе воды и земли”), то второй – по описаниям Рея из Англии, заметно искаженным (Miller, 1896). В частности, к свидетельствам амфибийности британской *amphibius* относят перепонки на лапах, К. Линнеем не виденные и для *Mus* Linnaeus не известные (“species mihi non rite cognita” = “вид мне лично не был известен”: Linnaeus, 1758: p. 61).

Спустя 100 лет после описания название *Mus terrestris*³ фиксировано Блазиусом в качестве младшего синонима *Mus amphibius* L. (Blasius, 1857, цит. по Corbet et al., 1970: 315). Несмотря на это, с 30-х гг. XX ст. название “*terrestris*” используют для обозначения всех *Arvicola* (Огнев⁴, 1950; Ellerman, Morrison-Scott, 1951), что продолжилось и после обоснования идентичности британских (*amphibius*) и материковых (*terrestris*) форм (Corbet et al., 1970).

Линнеевский вид *Mus amphibius* указывается в качестве типового для рода *Arvicola* Lacepede во всех известных нам сводках, без каких-либо оговорок. Ни одно из Мнений Международной комиссии по зоологической номенклатуре также не оспаривает его пригодность. Более того, Директива 22 МКЗН⁵ снимает возможные вопросы следующим однозначным утверждением:

“*amphibius*, *Mus*, Linnaeus, 1758, Syst. Nat. (ed. 10), 1: 61 (specific name of type species of *Arvicola* Lacepede, 1799) (Mammalia) Direction 22” (по: Official lists, 1987: p. 194).

Следовательно, типом рода *Arvicola* Lacepede и типичным его представителем является вид *Arvicola amphibius* (L.), в последние годы часто и необоснованно обозначаемый как *Arvicola terrestris* (L.). Можно было бы утверждать, что оба названия пригодны для обозначения двух смежных видов (*amphibius sensu Linnaeus = terrestris* auct., *terrestris sensu Linnaeus = scherman* auct.), однако это порождает новую серию вопросов и проблем.

Таким образом, на основе названия типового вида рода, с учетом приведенных выше номенклатурных замечок, номинальный вид водяной полевки должен иметь название *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758), а распространенное в настоящее время название *Arvicola terrestris* переходит в синонимы.

³ Пригодность названия “*M[us?]. terrestris*” в качестве типа смежного с *Arvicola* рода *Microtus* Schrank рассмотрена ниже (см. также табл. 6.10).

⁴ С. Огнев (1950) при этом признавал видовой ранг карпатской “*A. scherman* Shaw, 1801”.

⁵ Direction 22. 4 November 1955, 1C: 179–200 (“Opinion and Declarations rendered by ICZN”) (цит. по: Official lists, 1987). Эта директива принята одновременно с 24-й, уточняющей статус и тип рода *Arvicola* Lacepede (см. выше).

Таблица 6.10. Рода палеарктических мышевидных грызунов (надсем. Muroidea), установленные со времен К. Линнея до начала XIX века (по данным из: Павлинов, 1987, и др.)

Год	Автор	Род	Примечание
1758	Linnaeus	<i>Mus</i>	типом фиксирован <i>M. musculus</i>
1769	Laxmann	<i>Myospalax</i>	
1770	Guldenstaedt	<i>Spalax</i>	
1775	Frisch	<i>Rattus</i>	
1777	Erxleben	<i>Glis</i>	= <i>Spalax</i> Guldenstaedt, 1770
1779	Leske	<i>Cricetus</i>	
1783	Herrmann	<i>Myospalax</i>	= <i>Spalax</i> Guldenstaedt, 1770
1792	Kerr	<i>Myotalpa</i>	= <i>Myospalax</i> Herrmann, 1783
1795	Link	<i>Ondatra</i>	non <i>Myocastor</i> Kerr, 1792
1795	Link	<i>Lemmus</i>	
1798	Schrank	<i>Microtus</i>	типы – <i>M[us?]. terrestris</i> , <i>M. amphibius</i> , <i>M. gregarius</i>
(1799)	Lacepede	<i>Arvicola</i>	тип – <i>Mus amphibius</i> (see <i>Microtus</i>)
(1799)	Lacepede	<i>Talpoides</i>	= <i>Spalax</i> Guldenstaedt, 1770
(1799)	Lacepede	<i>Hamster</i>	= <i>Cricetus</i> Leske, 1779
(1799)	Lacepede	<i>Ondatra</i>	= <i>Ondatra</i> Link, 1795
1800	Cuvier	<i>Fiber</i>	= <i>Ondatra</i> Link, 1795

Таксономические границы и объем рода *Arvicola*. На момент установления рода, т. е. до 1800 г. включительно, уже было известно 16 родов палеарктических Muroidea, предложенных для разграничения надвидовых групп прежнего линнеевского рода *Mus* (Linnaeus, 1758). Этот список, включающий все таксоны, установленные в 1799 г. Б. Ласепедом (*Arvicola*, *Talpoides*, *Hamster*, *Ondatra*), представлен в таблице 6.10.

Важно отметить, что практически все родовые группы Ласепада тождественны другим ранее установленным, и род *Arvicola* не является однозначным исключением из этого, поскольку во все времена его таксономические границы с родом *Microtus* оставались неясными и никем не определенными.

Очевидно, что с самого начала своей таксономической истории название, предложенное Ласепедом для полевок (*Arvicola*), конкурировало с Шранковским *Microtus*. Оба названия предложены практически одновременно, основаны частью на общих видах и обозначали практически одну группу – "полевки" (см. табл. 1). Оба названия предложены и до начала XX ст. использовались на равных при фаунистических описаниях всех серых полевок (Arvicolini) – *Arvicola*, "*Pitymys*", *Microtus*, *Lasiopodomys*, *Chionomys* etc.

Эта проблема рассмотрена недавно при ревизии *Microtus* s. str. (Малыгин, Яценко, 1986; Загороднюк, 1991). При установлении рода *Microtus* в него включены "*M. terrestris*", "*M. amphibius*" и "*M. gregarius*" (Schrank, 1798). Их описания в работе Шранка сопровождаются упоминаниями соответствующих линнеевских видов рода *Mus* и соответствуют *Microtus arvalis*, *Arvicola amphibius* и *Microtus agrestis* в современном понимании (Загороднюк, 1991). После признания подродовой обособленности *Arvicola* первый из этих видов фиксирован типом подрода *Microtus* как "*Microtus terrestris* Schrank" (Lataste, 1883; Miller, 1896).

С целью сохранения стабильной номенклатуры последующие разночтения предложено согласовать следующим образом (Загороднюк, 1991): "*Mus terrestris* Linnaeus, 1758 sensu Schrank, 1798 = *Mus arvalis*⁶ Pallas, 1779". Типом рода *Arvicola* Lacépède при этом остается *Mus amphibius* L. (= *Mus terrestris* L., non *Microtus terrestris* Schrank), что не влияет на пригодность названий обоих родов⁷.

Отнесение к *Arvicola* североамериканских *Aulacomys* (Merriam, 1900; Andersson, 1960; Hooper, Hart, 1962, и др.), неоправданно. Сходство *Microtus* (*Aulacomys*) *richardsoni* с водяными полевками является результатом проявления многочисленных морфологических, экологических и ареалогических параллелизмов (Graf, 1982; Загороднюк, 1991a, 1992). То же касается и группы дальневосточных *Microtus* (*Alexandromys*) *fortis* Buchner, характеризующихся крупными размерами тела и рядом размерно-зависимых признаков – амфибийностью, относительно длинным хвостом и мн. др.

Arvicola – наиболее близкий к *Microtus* (s. l.) род полевок. В пределах трибы Arvicolini водяные полевки занимают обособленное положение и по ряду признаков (в основном плезио- или гомоплазий) их нередко сближают с другими анцестральными Arvicolini – балканскими *Dinaromys* (Chaline, Mein, 1979) либо американскими *Ondatra* (Агаджанян, 1992).

Очевидно, что название *Arvicola* долгое время являлось основным для обозначения всех полевок, т. е. клетриономиин и серых полевок. Частота использования этого названия при установлении новых видов и подвидов разных групп полевковых грызунов показана в табл. 6.11. Очевидна широта использования этого названия для всех таксономических групп, называемых во всех языках "полевками" и притивопоставляемых группе "леминги".

Таксономические отношения *Arvicola* с филогенетически исходной для них группой *Mimomys* (foss.) обсуждаются в главе 1.

История употребления названия *Arvicola*. Наблюдается определенная закономерность в хронологии использования названия *Arvicola*. В целом это название употребляется на полстолетия ранее названия *Microtus* (см. табл. 6.11). Хронологический анализ контрольного списка таксонов палеарктических полевковых (Ellerman, Morrison-Scott, 1951: p. 652–712), позволяет отметить следующее.

Родовое название *Arvicola* широко использовалось при описании всех полевковых до середины XIX столетия, однако в последующем, вплоть до начала XX столетия, оно применялось для описания новых таксонов большинства родов этого семейства, кроме собственно *Arvicola* в современном его понимании⁸.

⁶ В этом случае название *Arvalomys* Chaline, 1974 становится младшим объективным синонимом названия *Microtus* Schrank, 1798 (Загороднюк, 1991).

⁷ Павлинов (1987: 190) считает, что в случае признания ошибочности использования Шранком линеевского названия "*Mus terrestris*" (Мальгин, Яценко, 1986) название *Microtus* становится старшим синонимом названия *Arvicola*. Однако М. Крецой (Kretzoi, 1958) подчеркивает, что проблема гомонимии "*terrestris*" существует только в системах, признающих подродовой уровень дифференциации *Arvicola* и *Microtus*, и для таких случаев предлагает принять схему "*Microtus terrestris* Schrank 1798 (non *Mus terrestris* L.) – syn. *Microtus arvalis* (Pallas 1779)".

⁸ В трех случаях, по сводке Эллермана, таксоны серых полевок описывались как "*Arvicola* (*Microtus*)" – в 1852, 1879, 1899 гг., и один раз – как "*Microtus* (*Arvicola*)" – в 1901 г.

Таблица 6.11. Распространение родовых названий *Arvicola* и *Microtus* в новоописаниях полевок (в скобках – дата и автор первого употребления этих названий при новоописаниях)

Род в классическом понимании	Номинальных таксонов	Описанных как таксоны рода <i>Arvicola</i>	Описанных как таксоны рода <i>Microtus</i>
<i>Ellobius</i>	20	–	–
<i>Myopus</i>	6	–	–
<i>Lemmus</i>	17	–	–
<i>Prometheomys</i>	1	–	–
<i>Dicrostonyx</i>	6	–	–
<i>Lagurus</i>	8	–	–
<i>Dolomys</i>	5	–	2 (1922, Martino)
<i>Clethrionomys</i>	89	9 (1828, Millet)	9 (1908, Thomas)
<i>Eothenomys</i>	21	1 (1871, Milne-Edwards)	13 (1891, Thomas)
<i>Alticola</i>	36	9 (1842, Gray)	10 (1899, Miller)
<i>Hyperacrius</i>	4	2 (1881, Blanford)	2 (1899, Miller)
<i>Arvicola</i>	59	42 (1822, Desmarest)	3 (1883, Lataste)
<i>Blanfordimys</i>	2	–	2 (1912, Thomas)
<i>Pitymys</i> auct.	76	15 (1836, Selys-Longchamps)	18 (1889, Buchner)
<i>Microtus</i> (s. l.)	207	48 (1822, Desmarest)	140 (1901*, Satunin)

* Первая спорная дата употребления имени *Microtus* в биномене – 1798, однако "*M.* [sp.]" у Шранка может трактоваться и как "*Mus* [sp.]", и как "*Microtus* [sp.]" (см. текст).

Только после издания сводок Г. Миллера (Miller, 1896, 1912, и др.) это название закрепилось за группой водяных полевок, тогда как серых полевок стали именовать "*Microtus*" (рис. 6.8).

Синонимия рода *Arvicola* Lacepede. В целом синонимия рода приводится по сводке Г. Миллера (Miller, 1896) с некоторыми уточнениями и дополнениями (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Павлинов, 1987 и др.). Полный список синонимов включает 6 названий. Два из них – *Arvicola* Lacepede и *Ochetomys* Fitzinger – однозначно относятся к водяным полевкам, еще два – *Hemiotomys* Selys и *Paludicola* Blasius – основаны на нескольких видах полевок, в том числе *Mus amphibius* L., последнее (*Paludicola*) – преокупировано и замещено другим названием – *Praticola* Fatio, также преокупированным. Еще одно название предложено как неоправданная поправка к основному названию рода – *Arviceola* Blainville.

Таким образом, пригодными для обозначения рода "водяных полевок" являются три названия – *Arvicola* Lacepede, *Hemiotomys* Selys и *Ochetomys* Fitzinger. Все они являются объективными синонимами и основаны на одном и том же типовом виде – *Mus amphibius* Linnaeus, 1758.

1799. *Arvicola* Lacepede: *Mus amphibius* L. (Emend – *Arviceola* Blainville, 1817).

1836. *Hemiotomys* de Selys-Longchamps: "*Lemmus fulvus* Geoffroy" = *Mus arvalis* Pallas, *Mus amphibius* L. (Предложено как секция *Arvicola* s. l.).

1857. *Paludicola*⁹ Blasius: *Mus amphibius* L., *Arvicola nivalis* Martins, *Arvicola ratticeps* Keyserling et Blasius. Nom. praecoc.: non Wagler, 1830 (Anura), non Hodgson, 1837. (Предложен как подрод *Arvicola* s. l.).

⁹ Следует заметить, что *Mus paludosus* Linnaeus, 1771 (сравните – *Paludicola*) – синоним *Mus amphibius* L. 1771 ("*paludosus*", лат. – болотный).

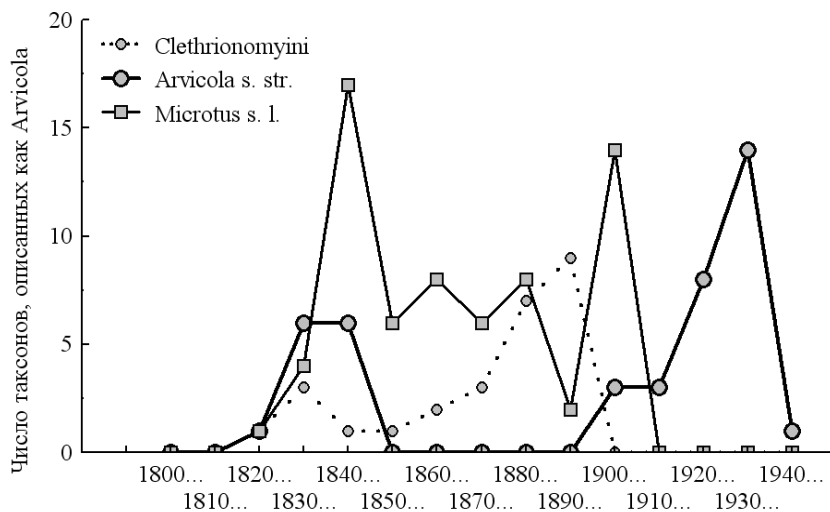


Рис. 6.8. Динамика частоты употребления родового названия *Arvicola* при описании новых таксонов рецентных представителей семейства полевокых, Arvicolidae.

1867. *Praticola* Fatio: Nom. nov. pro *Paludicola* Blasius. Nom. praeocc.: non *Praticola* Swainson, 1837 (Aves). (Исходно вкл. *Mus amphibius* L., *Arvicola nivalis* Martins, *Mus arvalis* Pallas, *Arvicola ratticeps* Keyserling & Blasius, *Arvicola campestris* Blasius).

1867. *Ochetomys* Fitzinger: *Mus amphibius* L.

К этому следует добавить, что *Mus amphibius* входит в число типовых видов *Mus* L. (1758; типом фиксирован *Mus musculus*), *Hypudaeus* Illiger (1811, типом фиксирован *Mus lemmus*) и *Brachyurus* Fisher (1813, тип не фиксирован?).

Надродовые группировки, включающие *Arvicola*. Водяные полевки являются эволюционно одной из наиболее молодых групп полевокых грызунов и уровень их таксономической обособленности от других близких групп не выше родового. Согласно традиционным взглядам, всех полевок рассматривают в ранге подсемейства в составе семейства хомяковых, Cricetidae (Ellerman, Morisson-Scott, 1951; Громов, Поляков, 1977; Павлинов, 1987), либо мышеобразных, Muridae (Carleton, Musser, 1984; Musser, Carleton, 1993), либо их ранг поднимают до самостоятельного семейства, подчеркивая одновременно филогенетическую близость к хомяковым (Hundbuch, 1982; Загороднюк, 1990; Пантелеев, 1996). Система полевок является наиболее детализированной по сравнению с другими млекопитающими и для комбинирования надвидовых групп в кладистически обоснованные композиции явно не хватает традиционных таксономических рангов, включая подроды, подтрибы и подсемейства.

Наряду с многочисленными противопоставлениями названий *Arvicola* Lacepede и *Microtus* Schrank существует запутанная система конкурирующих названий надродовых таксонов, основанных на этих двух родах. Следует помнить, что МКЗН (1988) уравнивает приоритеты в использовании названий, исходя из рангов таксономических групп; в частности, все названия от подтрибы до надсемейства (т. е. все названия выше рода) уравниваются в своих правах и конкурируют исходя из трех позиций – типовой род, дата, пригодность.

В бесконечной комбинаторике корней, концовок, авторов и дат статус в номенклатуре имеет только конструкция "Arvicolidae Gray 1821". Все иные лингвистические конструкции можно интерпретировать подобно Arvicolini Kretzoi = Arvicolini Gray (s. str., post Kretzoi, 1955). Распространенное название "Microtidae Cope 1891" является младшим субъективным синонимом используемого здесь названия Arvicolidae Gray (см. также: Kretzoi, 1962).

Arvicolidae Gray, 1821: *Arvicola* Lacepede (при обозначении таксона, объединяющего рода *Arvicola* и *Microtus*, имеет приоритет перед Microtidae Cope).

Arvicolini Kretzoi, 1955: *Arvicola* Lacepede (Громов, 1972; Громов, 1981; Громов, Поляков, 1977). Неоправданно, recte: Arvicolini (s. str.) Gray.

Диагноз и видовое разнообразие *Arvicola*. Ограничение таксономического объема *Arvicola* до группы водяных полевок не снимает проблему оконтуривания морфологического типа рода в связи с неоднозначностью определения нижней (в биостратиграфическом смысле) границы появления рода в недрах рода *Mimomys* (см. главу 1). Кроме того, современные представления о невысоком видовом богатстве рода водяных полевок сформировались в результате многих таксономических ревизий, завершивших 200-летний период интенсивных описаний многих новых видов и подвидов со времен К. Линнея до первой трети XX ст.

К роду *Arvicola* относят крупных амфибийных или фоссориальных западно- и центральнопалеарктических полевок, которые характеризуются следующими морфологическими особенностями (Громов, Поляков, 1977; Громов, 1995; Рековец, 1989):

- (1) длина тела более 130 (до 250) мм, кондилобазальная длина черепа 30–45 мм,
- (2) хвост относительно длинный, более 1/2 (до 2/3) длины тела,
- (3) череп с развитыми сагиттальным и затылочными гребнями, резко суженными сзади резцовыми отверстиями и тонкостенными слуховыми барабанами,
- (4) моляры без корней, с отложениями цемента во входящих углах эмалевых петель,
- (5) эмаль на зубах дифференцирована и более тонка на задних гранях конидов,
- (6) первый нижний коренной (M_1) не менее 3 (обычно 3,5–4,5) мм, с 4-мя¹⁰ обособленными дентиновыми полями и тремя наружными углами эмалевых петель,
- (7) третий верхний (M^3) простого строения, с тремя замкнутыми полями дентина,
- (8) кариотип продвинутый, $2n=36-40$.

Большинство отличительных особенностей рода прямо или опосредованно определяется большими размерами современных представителей *Arvicola*. Однако, этот набор признаков всецело определяется общими закономерностями эволюции морфологического облика всех серых полевок и не включает ни одной надежной аутапоморфии. Именно поэтому он не всегда достаточен для определения молодых экземпляров мелких горных форм и для разграничения фоссильных материалов, прежде всего, смеси *Mimomys* и *Arvicola*.

Несомненная и хорошо документированная палеонтологическими материалами прямая трансформация *Mimomys* в *Arvicola* (Громов, Поляков, 1977; Heinrich, 1982; Рековец, 1989 и др.; см. главу 1) сопровождалась увеличением общих раз-

¹⁰ Не считая базисной петли и антерокоидного (по-русски – параконидного) комплекса M_1 .

Таблица 6.12. Становление признаков *Arvicola* как результат развития *Mimomys* (по: Рековец, 1989)

Признак М ₁	<i>Mimomys</i> (<i>M. intermedius</i>)	<i>Arvicola</i> (<i>A. amphibius</i>)
Корни на зубах	Присутствуют	Утрачены
Тип дифференциации эмали	Тоньше на передних гранях	На передних гранях утолщена
Призматическая складка	Имеется, более 40 %	Утрачена, менее 1 %
Длина первого коренного	Около 3 мм	Около 4 мм (до 4,5)
Антероконадный отдел	Короткий	Удлинен
Шейка непарной петли	Широкая, без внешнего плеча	Узкая, с симметричными углами
Синклинали (вход. углы М ₁)	Острые, Л-образные	Более тупые, П-образные

меров животных и изменением ряда признаков, прямо или косвенно связанных с размерной компонентой. Наиболее полно такие изменения прослежены на одонтологических материалах как ископаемых так и современных форм (табл. 6.12).

За более чем 200-летний период таксономических исследований рецентных форм и 100-летний период изучения фоссильных материалов описано около 100 таксонов *Arvicola* (s. str.). Из них 34 формы установлены в ранге самостоятельных видов, в том числе половина – вымерших.

Сведения по этим видам обобщены в таблице 6.13, в которой виды сгруппированы по отдельным геологическим периодам, от раннего плейстоцена до современности (по данным из: Громов, Поляков, 1977; Рековец, 1989, Rekovets, 1990). Многие из них упоминаются в составе фаун не менее двух смежных периодов. Нередко таксоны укрупняют, необоснованно сводя все многообразие форм одного периода к одному виду (древние с мимомисной эмалью – *mosbachensis*, промежуточные – *cantiana vel chosaricus*, поздние – собственно *terrestris*).

Очевидна ясная тенденция к описанию большого числа видов в наиболее древних фаунах как результат поиска архетипа и промежуточных звеньев палеонтологической летописи (см. табл. 6.13). Однозначность трансформации *Mimomys* в *Arvicola* (см. главу 1) заставляет многих палеонтологов принимать упрощенную схему трактовки эволюционных преобразований в этой филетической линии. При внешних различиях предлагаемые разными исследователями филетические ряды очень подобны. Основные из них выглядят следующим образом:

M. intermedius – *A. bactonensis* – *A. mosbachensis* – *A. amphibius* (Heller, 1969),
M. savini – *A. cantiana* – *A. cantiana-terrestris* – *A. terrestris* (Koenigswald, 1970),
M. majori – *A. greenii* – *A. chosaricus* – *A. terrestris* (Александрова, 1976),
M. intermedius – *A. mosbachensis* – *A. chosaricus* – *A. terrestris* (Рековец, 1989)¹¹,
M. milleri – *A. mosbachensis* – *A. chosaricus* – *A. terrestris* (Rekovets, Nadachowski, 1995).

Эти ряды отличаются в основном по применяемым названиям таксонов, и они в целом хорошо скоррелированы друг с другом и с соответствующими периодами развития фаун (см. табл. 6.13). В целом можно утверждать, что видимые формальные отличия касаются трактовки исходного вида и номенклатуры ранне- и среднеплейстоценовых форм.

¹¹ Эта же схема принята в следующей работе профессора (Rekovets, 1990).

Таблица 6.13. Виды рода *Arvicola* как потомки *Mimomys* в фаунах четвертичного периода

Эоплейстоцен	Нижний плейстоцен	Средний плейстоцен	Верхний плейстоцен	Голоцен*
<i>M. intermedius</i>	<i>bactonensis</i> Hinton	<i>cantiana</i> Hinton	<i>abbotti</i> Hinton	<i>amphibius</i> L.
<i>M. savini</i>	<i>greenii</i> Hinton	<i>chosaricus</i> Alexandrova	<i>gracilis</i> Heller	<i>terrestris</i> L.
<i>M. majori</i>	<i>praeceptor</i> Hinton	<i>kalmanensis</i> Zazhigin	<i>anticuus</i> Pomel	
<i>M. milleri</i>	<i>mosbachensis</i> Heller <i>weinheimensis</i> Heller <i>moenana</i> Heller			

* Приведены только виды, обычно упоминаемые в работах палеонтологов.

Остается нерешенной проблема, которую аккуратно обходят в большинстве ревизий. Даже принимая конспецифичность комплекса *Mimomys intermedius-savini-majori* и производных от него ранних *Arvicola* ex gr. *mosbachensis-greenii-cantiana*, следует признать очевидный факт таксономической гетерогенности современных форм (*A. sapidus*, *A. scherman*, *A. amphibius*), становление которых должно приходится, по крайней мере, на поздний плейстоцен. Несомненно, что современные виды венчают разные линии развития ранних *Arvicola*. Сведение всего многообразия вымерших форм к одному типичному для каждого периода виду является неоправданным упрощением действительности.

При кажущемся таксономическом однообразии современных *Arvicola* к настоящему времени описано большое число номинальных видов этого рода из различных регионов Европы. Только в работах К. Линнея описано три вида, относимых ныне к надвиду "водяная полевка" (*amphibius*, *terrestris*, *paludosus*).

Всего же при фаунистических описаниях региональных фаун установлено 17 номинальных видов, в том числе 4 – в XVIII веке, 9 – в XIX и 4 вида – в начале XX ст. Согласно "Чеклисту индийских и палеарктических млекопитающих" (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), как самостоятельные виды рецентных *Arvicola* к настоящему времени описаны:

- 1758 – *Mus amphibius* Linnaeus (Англия)¹²,
- 1758 – *Mus terrestris* Linnaeus (Уппсала, Швеция)¹³,
- 1771 – *Mus paludosus* Linnaeus (Швеция?),
- 1779 – *Spalax minor* Leske (Германия),
- 1801 – *Mus scherman* Shaw (Страсбург, Нижний Рейн, Франция),
- 1804 – *Mus schermaus* Herman (Страсбург, Нижний Рейн, Франция),
- 1822 – *Arvicola argentoratensis* Desmarest (Страсбург, Нижний Рейн, Франция),
- 1832 – *Arvicola ater* Macgillivray, nom. nud., non Billberg, 1827 (Шотландия),
- 1838 – *Arvicola monticola* de Selys-Longchamps (St. Bertrand, Пиренеи, Франция),
- 1839 – *Arvicola pertinax* Savi (Италия),
- 1839 – *Arvicola musignani* de Selys-Longchamps (Рим, Италия),
- 1839 – *Arvicola destructor* Savi (Marrema Grossetana, Tuscany, Италия),

¹² Эллерман указывает в синонимии надвида также *Lemmus aquaticus* Cuvier как замещающее название *amphibius*, и неизвестного происхождения *Arvicola americana* Gray ("Supposed to be from South America").

¹³ Традиционное упоминание в качестве типового местонахождения линнеевских таксонов "Уппсала, Швеция" является последующим уточнением и из книг Линнея не следует (однозначно это можно утверждать только для вида *Homo sapiens*).

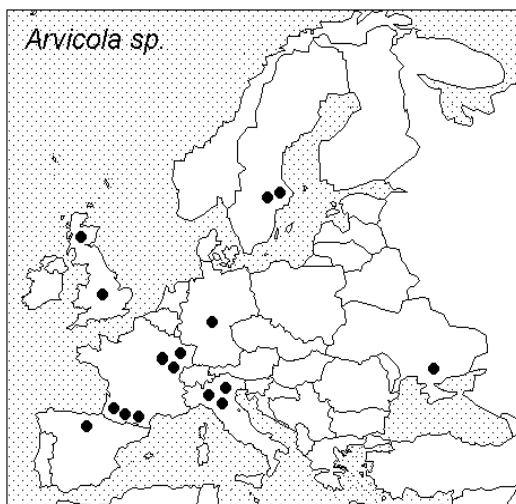


Рис. 6.9. Географическое распределение типовых местонахождений рецентных видов рода *Arvicola*, описанных за весь период его таксономической истории. Карта охватывает только Европейскую часть ареала рода. За ее пределами имеется лишь одно место описания спорного таксона "*Nesokia argyropus*" по материалам из Ирана (Бахтиярия и Чехармахаль).

- 1884 – *Microtus musiniani* Lataste, nom. nud.?, non Sel.-Long. (Пиренеи, Франция);
- 1901 – *Nesokia argyropus* Cabrera (Chagajor, east of Bakhtyari Mts, Бахтиярия, Персия),
- 1908 – *Arvicola sapidus* Miller (Santo Domingo de Silos, Бургос, Испания),
- 1908 – *Arvicola tenebricus* Miller (Biarritz, Basses-Pyrenees, Франция),
- 1923 – *Arvicola taurica* Ognev (Благовещенск, Запорожская обл., Украина)¹⁴.

Представленные на рис. 6.9 данные свидетельствуют о высоком уровне таксономического разнообразия западноевропейских *Arvicola*. Эти результаты важны для реконструкции пространственно-временной динамики развития рода ("транзитивных таксономических систем"; по: Загороднюк, 1998а). Концентрация морфологически обособленных форм в юго-западном углу родового ареала не определяется историей изучения рода и закономерно превышает таксономическую изменчивость рода в центральной и северо-восточной частях Палеарктики, откуда не описан ни один номинальный вид *Arvicola s. str.*

Достаточно указать, что число номинальных видов в пределах других политических групп арвиколин, распространенных на востоке ареала водяных полевок, столь же велико, как и у европейских *Arvicola s. str.* В составе *Microtus agrestis* имеется 11 номинальных видов, *M. oeconomus* – 10, *M. socialis* – 9, *M. gregalis* – 11 видов, рассматриваемых теперь как их внутривидовые формы. Следовательно, таксоногеографические данные могут служить ключом в выяснении структуры и путей формирования таксономического разнообразия рода, максимум которого приходится на южную часть западной Европы, тогда как восточноевропейские и сибирские популяции являются крайне однородными¹⁵.

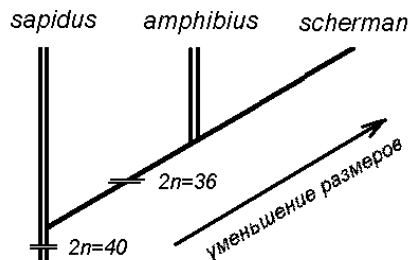
Современные представления о видах рецентных *Arvicola* складываются следующим образом. Первоначальный и традиционный объем рода – один вид *Arvicola amphibius* L. Наиболее дробная из современных систем принадлежит Миллеру (Miller, 1912), который признавал в составе рода 7 видов, в том числе *A. sapidus* и *A. scherman* с тремя подвидами. Гинтон подразделял рецентных *Arvicola* на 4 вида (Hinton, 1926) – *A. sapidus*, *A. scherman*, *A. amphibius* и *A. terrestris*, Огнев – на два, сначала (1923) – *A. amphibius* и *A. tauricus*, а позже (1950) – *A. terrestris* (incl. *tauricus*) и *A. scherman*. В более поздних сводках признавали только

¹⁴ Исходное название и типовое местонахождение уточнены по оригиналу (см.: Загороднюк, 1992).

¹⁵ Полная таксономическая гомогенность водяных полевок с территории прежнего СССР обосновывается также в работах П. Пантелеева (1996) и В. Пескова и И. Емельянова (глава 5.3).

Рис. 6.10. Схема предполагаемых родственных отношений рецентных видов рода *Arvicola* (по: Загороднюк, 1990, с изменениями)

Виды расположены в порядке, наиболее полно соответствующем кладистической гипотезе, основанной на принятии высокохромосомных форм за исходные в эволюции полевок (Агаджанян, Яценко, 1984; Загороднюк, 1992а).



один вид – *A. terrestris* (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Corbet, 1978, и мн. др.), однако уже в 1982 г. Г. Рейхштайн описывает в составе рода два вида – *A. sapidus* и *A. terrestris* (Reichstein, 1982).

В авторском понимании род включает три вида – иберийский *A. sapidus* Miller, 1908, центральноевропейский (альпийский) плакорный *A. scherman* (Shaw, 1801; вкл. *exitus* Miller, 1910) и равнинный амфибийный *A. amphibius* (L.; вкл. *terrestris* L., 1758, *tauricus* Ognev, 1923) (Загороднюк, 1990). Наиболее архаичным из них является *Arvicola sapidus*, а наиболее продвинутом по всей системе диагностических признаков (см. табл. 6.12) – *Arvicola amphibius*.

Если видовая самостоятельность *A. sapidus* принята безоговорочно после карiotипирования этой формы ($2n=40$; Matthey, 1955), то видовой ранг *A. scherman* Shaw дискутируется более столетия. Ее видовой статус признается в основном в работах первой половины текущего столетия (Trouessart, 1910; Miller, 1910, 1912; Hinton, 1926; Огнев, 1950; см. также: Загороднюк, 1990). Отличия мелкой фоссориальной *Arvicola scherman* от типичной амфибийной формы наиболее ясно прослеживаются на востоке Европы, в зоне парапатрии горных карпатских и равнинных восточноевропейских популяций *Arvicola* (Огнев, 1950; Полушина, Кушнірук, 1962; Загороднюк, Песков, 1993; Загороднюк, 1998а).

Кладистическая модель родственных отношений современных *Arvicola*, построенная на основе цитогенетических и морфологических данных (Загороднюк, 1990), представлена на рис. 6.10. Наиболее архаичным является высокохромосомный ($2n = 40-41$) вид с наиболее реликтовым распространением (Иберийский п-ов) – *A. sapidus*, наиболее прогрессивным – амфибийный *A. amphibius*. Мелкая альпийско-карпатская *A. scherman* представляет собой пedomорфный вариант изменчивости крупных равнинных *A. amphibius*. Ниже приводятся результаты анализа изменчивости этих форм, обосновывающие такую модель таксономических отношений.

Изменчивость и таксономия *Arvicola amphibius* s. l. В таблице 6.14 сведены данные по промерам тела и черепа таксономических форм *Arvicola*, в основном по данным из сводок М. Гинтона (Hinton, 1926) и С. Огнева (1950), основанных в большинстве случаев на типовых и топотипичных сериях (во всех случаях, когда в этих сводках приведены показатели для одних и тех же подвидов, данные усреднены). Проанализированы основные промеры взрослых экземпляров: длина тела (L), хвоста (Ca), лапки (Pl), черепа (кондилобазальная, CBL), верхних коренных зубов (альвеолярная, M13).

Таблица 6.14. Усредненные выборочные значения промеров тела и черепа таксономических форм со всего ареала *Arvicola* (в мм)

Вид по Hinton, 1926	Таксон, выборка	L	Ca	Pl	CbL	M13	Источник
<i>A. scherman</i>	<i>cantabriae</i> , Испания	141	60	24,1	31,8	8,3	Ventura, Gosalbez, 1989
	<i>monticola</i> , Франция	141	66	23,8	33,6	[8,5]	Hinton, 1926
	<i>scherman</i> , Германия	162	76	25,0	34,5	8,3	Hinton, 1926
	<i>exitus</i> , Швейцария	168	64	25,6	33,8	8,6	Hinton, 1926
	<i>gutsulius</i> , Украина	140	80	24,4	33,9	8,5	Данная работа
<i>A. sapidus</i>	<i>sapidus</i> , Испания	203	124	33,3	43,1	10,3	Hinton, 1926
	<i>tenebricus</i> , Юж. Франция	193	112	34,0	41,4	9,5	Hinton, 1926
<i>A. amphibius</i>	<i>amphibius</i> , Англия	194	120	33,4	43,8	10,0	Hinton, 1926
	<i>reta</i> , Шотландия	179	111	30,6	40,9	9,7	Hinton, 1926
<i>A. terrestris</i>	<i>italicus</i> , Швейцария	175	100	28,3	38,2	9,4	Hinton, 1926
	<i>musignani</i> , Италия	210	95	30,0	[38,0]	8,9	Hinton, 1926
	<i>terrestris</i> , Скандинавия	180	106	30,0	37,9	9,2	Hinton, 1926, Огнев, 1950
	<i>rufescens</i> , Ставрополье	176	97	31,3	37,3	9,1	Hinton, 1926*, Огнев, 1950
	<i>turovi</i> , Каб.-Балкария	191	128	33,0	39,7	10,2	Огнев, 1950
	<i>cubanensis</i> , Предкавказье	180	115	32,5	41,0	9,9	Огнев, 1950
	<i>djukovi</i> , Дагестан	204	100	30,0	39,8	9,5	Огнев, 1950
	<i>kurushi</i> , Дагестан	186	99	32,5	38,5	9,4	Огнев, 1950
	<i>persicus</i> , Закавказье	161	117	32,5	39,6	10,2	Hinton, 1926*, Огнев, 1950
	<i>ognevi</i> , Сев. Осетия	189	111	31,0	40,9	9,5	Огнев, 1950
	<i>tataricus</i> , Татария	185	104	30,0	38,6	9,2	Огнев, 1950
	<i>meridionalis</i> , Юж. Урал	188	125	32,0	40,9	10,2	Hinton, 1926, Огнев, 1950*
	<i>pallasi</i> , Средн. Урал	194	143	32,0	40,3	9,8	Огнев, 1950
	<i>ferrugineus</i> , Архангельск	190	119	30,5	39,7	9,5	Огнев, 1950
	<i>kuznetzovi</i> , Казахстан	207	103	31,5	39,9	10,2	Огнев, 1950
<i>variabilis</i> , Новосибирск	176	103	29,3	38,0	9,7	Огнев, 1950	
<i>scythicus</i> , Семиречье	208	115	32,9	41,7	10,1	Hinton, 1926, Огнев, 1950	
<i>jacutensis</i> , Якутия	173	106	33,0	40,7	10,1	Огнев, 1950	

* М. Гинтон для одного из экземпляров *rufescens* приводит заведомо низкое значение длины тела, здесь не учтенное, а для формы *persicus* – промеры типа *armenius*; промеры тела *meridionalis* для огневской выборки – по Мигулину (1929); в квадратных скобках – ожидаемые значения промера для случаев отсутствия данных, исходя из корреляций промеров.

Таблица 6.15. Средние значения промеров черепа в изученных выборках восточноевропейских *Arvicola*

Промер	Равнины и низины							Горы и возвышенности					
	pla1	pla2	pla3	pla4	pla5	pla6	pla7	mts1	mts2	mts3	mts4	mts5	mts6
CBL	39,9	40,0	38,6	37,9	38,1	39,6	39,4	40,8	40,5	34,0	36,0	35,8	35,6
IOR	4,9	4,7	4,4	4,7	4,7	4,7	5,0	4,7	4,8	4,7	4,5	4,6	4,7
BKB	16,4	16,5	16,7	16,3	16,5	17,4	17,2	16,7	16,8	14,7	16,1	15,5	15,6
ZYG	23,3	23,9	21,9	21,6	21,0	23,7	23,5	22,3	22,3	20,6	22,0	20,6	21,1
HKB	12,6	12,9	12,4	12,4	12,4	13,1	12,9	13,1	12,9	11,2	11,8	11,8	11,8
BOC	8,1	8,3	7,8	8,0	8,2	8,3	8,0	8,4	8,4	7,3	7,4	7,6	7,5
LBU	10,1	10,1	9,9	9,7	10,1	10,2	10,0	10,9	10,6	8,9	8,9	9,1	8,8
HRO	12,2	12,6	11,7	11,2	11,2	12,1	12,6	12,0	12,2	10,7	11,5	11,1	11,2
M13	9,1	9,1	8,9	9,1	9,0	9,1	9,0	9,5	9,2	8,1	8,5	8,5	8,5
M11	7,5	7,8	7,8	7,7	7,8	7,5	7,5	8,2	7,8	7,2	7,1	6,8	7,2
DIA	13,9	14,3	13,3	12,8	12,2	13,5	13,7	13,5	13,4	11,6	13,1	12,5	12,9
NAS	10,6	10,8	10,4	9,7	9,4	10,3	11,2	11,2	11,0	9,1	10,5	9,4	9,2
LFI	7,1	6,3	6,6	6,7	6,2	6,8	6,5	6,6	6,7	5,4	5,3	5,7	5,6
BFI	1,4	1,4	1,3	1,4	1,3	1,4	1,5	1,3	1,3	1,4	1,3	1,5	1,3

Примечание. Локалитеты выборок и место их хранения: pla1 – Среднее Приднепровье, Киев (n=9, IZK), pla2 – Нижний Днепр, Запорожье (n=10, IZK), pla3 – Pat. ign., ?юж. Украина (n=7, IZK), pla4 – Килия, Дунай (n=5, ZKU), pla5 – пойма Прута (n=8, MAS), pla6 – Нижнив, запад Подолии (n=4, IZK), pla7 – Рось, восток Подолии (n=3, ZAG), mts1 – Кабардино-Балкария (n=8, IZK), mts2 – Сев. Кавказ, без локалитета (n=7, IZK), mts3 – Яремче, сев. макросклон Карпат (n=6, CNP), mts4 – Квасы, юж. макросклон Карпат (n=8, ZMU), mts5 – Львов, верхний Днестр (n=3, ZKU), mts6 – Краков (n=5, IAE). Измерения по схеме И. Загороднюка и А. Федорченко (1993).

Всего обобщены сведения по 27 таксономическим формам (табл. 6.14). Таксоны сгруппированы по одной из наиболее детализированных таксономических систем – М. Гинтона, которая в наибольшей мере соответствует современным представлениям об уровнях таксономической дифференциации рода *Arvicola*, за исключением лишь неоправданного подразделения британских и материковых форм водяной полевки на два самостоятельных вида.

Для анализа структуры сходственных отношений восточноевропейских *Arvicola* исследована изменчивость 14-ти мерных признаков в 13-ти географических выборках (табл. 6.15). Результаты статистической обработки данных представлены на рис. 6.11. Очевидно подразделение выборок на три кластера, соответствующих их географии. Наиболее плотный кластер образуют карпатские популяции, к которым тяготеют выборки из предгорий (Zagorodniuk, Peskov, 1994). Полевки с равнин Восточной Европы и Сев. Кавказа образуют менее компактную группу и отличаются бóльшим уровнем дифференциации.

Полученные результаты позволяют утверждать, что горные популяции характеризуются значительно меньшим уровнем внутри- и межпопуляционной дифференциации. Является ли это свидетельством их молодости или результатом редукции исходно высокой изменчивости, – неизвестно (Stein, 1962). Анализ аллозимной изменчивости центрально-европейских *Arvicola* (Saucy et al., 1994)

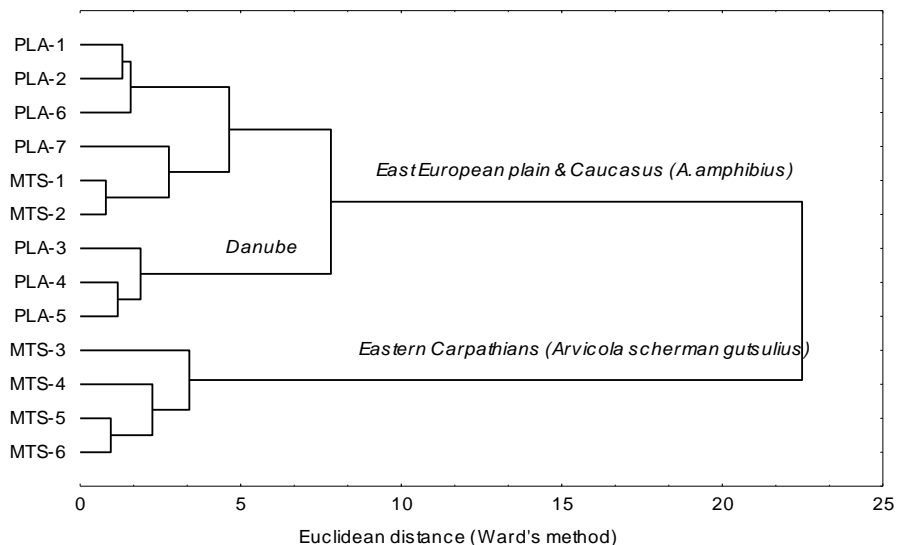


Рис. 6.11. Сходственные отношения восточноевропейских *Arvicola* на основе расчета евклидовых дистанций по данным, представленным в табл. 6.15 (кластеризация методом Уорда)

позволяет говорить не об отличиях горных популяций от равнинных, а о заметной редукции этой изменчивости в горных популяциях.

В Восточных Карпатах независимо от позиций академических зоологов мелкая горная форма *Arvicola* имеет местное название ("повх") и отличается местным населением от амфибийного "водяного щура". Таксономическая обособленность горной формы отмечается практически всеми исследователями (Турянин, 1956; Хамар, 1960; Полушина, Кушнірук, 1962; Корчинский, 1987, 1988; Пантелеев, 1996, и др.). Однако на уровне официальных сводок (Громов, 1981; Корнеев, 1965; Бобринский и др., 1965, и мн. др.) вид не признается, и только в работах И. Сокура (1949, 1952) и автора "горная форма водяной полевки" рассматривается в ранге самостоятельного вида (Емельянов и др., 1987; Загороднюк, 1990–1993, 1998; Загороднюк, Песков, 1993). Это редкий случай продолжения 100-летнего спора профессионалов при полном единодушии любителей.

Таксономический статус горных форм *Arvicola*. После издания сводок, принимающих концепцию широкого политипизма, род *Arvicola* представляли состоящим из одного (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Бобринский и др., 1965; Corbet, 1978; Громов, 1981) либо двух видов (Handbuch, 1982; Mammals, 1982, 1993) – *A. sapidus* и включающего равнозначные подвиды *A. amphibius*. Однако практически всегда исследователи придавали горным *Arvicola* особый ранг, часто принимая смежные равнинные формы в ранге "единого прилежащего равнинного подвиды" *Arvicola terrestris* s. str. (Татаринев, 1956; Хамар, Марин, 1962; Пантелеев, 1996). Отправной точкой в классификации горных форм *Arvicola* является описание формы "*Mus scherman*", приведенное Шавом в 1801 г., т. е. в год установления рода *Arvicola*. Согласно Огневу (1950), основой этого описания послужили материалы, собранные др. Германом в окрестностях Страсбурга (Центральный массив) и ставшие основой для описания *Mus schermaus* Hermann, 1804.

Таблица 6.16. Промеры тела и черепа горных и равнинных форм *Arvicola* Восточной Европы (в мм)

Код	Признак	Таксономическая форма		Прирост в % (<i>scherman</i> = 100 %)
		<i>A. scherman</i>	<i>A. amphibius</i>	
W	Масса тела	121,4±20,3	177,8±25,6	+ 46,5
L	Длина тела	140,2±9,2	185,6±10,0	+ 32,4
Ca	Длина хвоста	80,1±8,6	110,5±8,3	+ 30,8
Pl	Длина лапки	24,4±1,5	29,5±1,0	+ 20,9
Au	Длина уха	13,3±1,2	16,2±1,2	+ 21,8
СВL	Кондилобазальная длина	33,9±1,7	39,5±1,5	+ 16,6
Zug	Скуловая ширина	21,1±0,5	23,4±1,5	+ 10,9
НСг	Высота мозговой капсулы	11,7±0,3	13,0±0,5	+ 11,1
ВСг	Ширина мозговой капсулы	15,4±0,7	17,2±0,7	+ 11,7
M13	Длина верхнего ряда моляров	8,5±0,4	9,5±0,5	+ 11,8
Dia	Длина верхней диастемы	12,3±0,5	13,5±0,6	+ 8,1
LВu	Длина слухового барабана	9,0±0,4	10,0±0,3	+ 11,1
ВВu	Ширина слухового барабана	6,5±0,2	7,5±0,2	+ 15,4
<i>n</i>	Объем выборки	15	28	—

В дальнейшем Г. Миллер (Miller, 1912), М. Гинтон (Hinton, 1926), Дж. Эллерман (Ellermann, 1941) и С. Огнев¹⁶ (1950) признали за этой формой видовой ранг и рассматривали ее состоящей из трех подвидов – пиренейского *monticola*, альпийского *exitus* и населяющего Центральный массив *scherman*.

Несмотря на трансгрессию части признаков равнинных и горных форм, между ними существуют и отличия. Фоссориальная *A. scherman* характеризуется мелкими размерами (табл. 6.16), проодонтными резцами (Reichstein, 1982), округло-срезанной затылочной площадкой по типу “*Spalax*” (Загороднюк, 1993а). Равнинная *A. amphibius* характеризуется более сенильными чертами (пропорции, гребни) и крупными размерами тела и черепа, превышающими размеры горных форм на 8–32 %, а по массе тела – почти на 50 (!) %. Эти отличия подобны выявленным между горными и равнинными кротами (Сеник, 1965, 1974).

Различия между формами подобны наблюдаемым между возрастными группами одного вида, что соответствует определению филэмбриогенеза по анаболическому типу (см.: Загороднюк, Песков, 1993). Принимая величину каждого из промеров тела и черепа горной формы за 100 %, имеем приращение значений соответствующих промеров равнинной формы на 8–32 %. Отличия по экстерьерным промерам в 2–3 раза больше отличий по промерам черепа. Из промеров черепа самые большие отличия дает кондилобазальная длина – наибольший из всех анализируемых промеров черепа. В целом видно, что величина прироста пропорциональна абсолютному значению промера (см. табл. 6.16).

¹⁶ Огнев (1950) признал несомненным видовой ранг карпатских *Arvicola* на фоне собственноручного “закрытия” одного из своих равнинных видов – *Arvicola taurica* Ognev, 1923; эти взгляды были приняты и в ранних работах И. Сокура (1952).

По особенностям биологии горная раса характеризуется плакорным образом жизни. Типичным местообитанием являются субальпийские луга и луговые участки межгорных долин (Татаринов, 1961; Загороднюк и др., 1997). Вид имеет здесь высокую численность и относится к числу наиболее известных вредителей картофельных нив. Сведения по питанию основаны на анализе кормовых столиков и норových запасов ($n = 80$). Из 17 отмеченных видов растений основу питания составляют щавель *Rumex alpinus* и одуванчик *Taraxacum alpinum*; "усредненный" корм – травянистое растение с сочными листьями и развитым корневищем (А. Киселюк, личн. сообщ.).

Синтез. Диагностика и синонимия рецентных видов. Наиболее тщательный анализ изменчивости, прежде всего краниометрической, европейских форм рода *Arvicola* проведен Г. Рейхштайном (Reichstein, 1963) и некоторыми другими исследователями (Spitz, Morel, 1972; Corbet et al., 1970; Zagorodniuk, Peskov, 1994; Пантелеев, 1996). Во всех случаях отмечено, что горные формы являются наиболее мелкими по размерам подвидами типичной равнинной *Arvicola "terrestris"*. Следует, однако, заметить, что специально поиск и анализ зон возможной трансгрессии горных и равнинных форм не проводился. Рейхштайн полагает, что в ряду от горных до равнинных форм все же существует трансгрессия, определяемая постепенным укрупнением размеров черепа в северном направлении (Reichstein, 1982). Однако такая закономерность не однозначна, а в Восточной Европе, по видимому, какие-либо переходные формы отсутствуют, хотя Л. Цайс (Cais, 1974) различает в Польше горные, предгорные и равнинные популяции водяной полевки.

Несмотря на это, ни один из генетических критериев (кариотип, электрофоретические спектры ферментов) не позволяет однозначно идентифицировать выборку как принадлежащую к горной (*scherman*) или равнинной расе (*amphibius*). Приводимые Ф. Соси с соавт. данные (Saucy et al., 1994) свидетельствуют о незакономерной рекомбинации всех идентифицированных ими аллельных вариантов около 20–25 локусов между изученными популяциями центральной и северной Европы. При этом все выборки из гор представляют собой явно обедненные по аллельному составу варианты изменчивости равнинных форм. Ж.-Д. Граф (Graf, 1982) установил отличия (по одному локусу) между популяциями, расположенными к северу (форма *exitus* = *A. scherman*) и к югу от Альпийской Арки (форма *italicus* = *A. amphibius*). Подобного уровня отличия (но по аллелям другого фермента, Adh-1) отметили С. Межжерин с соавт. (1993) между выборками из Яремчи (Карпатский национальный парк, *A. scherman*) и со среднего течения р. Прут в Молдавии (*A. amphibius*).

К этому следует добавить очевидную однозначную биогеографическую привязку таксонов. Морфологически довольно однородная *A. sapidus* населяет большую часть западной Европы в пределах, прежде всего, Испании и Франции. Мелкая горная *A. scherman* населяет все европейские горные массивы, и ее ареал коррелирует с ареалом *Chionomys*. Морфологическая однородность и идентичность европейских горных популяций и отсутствие "эффекта гор" у кавказских и алтайских *Arvicola* свидетельствуют о генетической (в широком смысле) определенности таксона *A. scherman*.

Из всего вышеизложенного следует несколько принципиальных выводов, в определенной мере изменяющих наши представления о таксономии и путях эволюции рода "водяных полевок", *Arvicola Lacedede*.

1. Традиционные представления о супервиде *Arvicola terrestris*, характеризующимся суперизменчивостью (с 2-кратным размахом изменчивости всех мерных признаков!), входящие в явное противоречие с наличием 34 номинальных видов *Arvicola*, следует сменить признанием видов *Arvicola sapidus*, *A. amphibius* и *A. scherman*.

2. Уровень эволюционной дифференциации горных и равнинных форм *Arvicola* крайне незначительный и соответствует уровню таксономической дифференциации аллоидов или видов в стадии становления.

3. Наиболее архаичной среди рецентных форм является *Arvicola sapidus*. Низкий уровень морфологической и генетической изменчивости горных форм (*A. scherman*) и более высокий – равнинных (*A. amphibius*), является прямым свидетельством эволюционной молодости формы *A. scherman*.

4. Наиболее крупной формой является западноевропейская *A. sapidus*, "обмельчание" горных *A. scherman* может быть однозначно объяснено вторичным уменьшением ее размеров, что связано с переходом к роющему образу жизни на плакоре (эта же форма – наиболее проодонтная и имеющая особый тип строения затылочной площадки по типу "*Spalax*").

5. Во всех случаях мелкие горные формы не имеют своих прямых мелких предшественников и их, по-видимому, следует рассматривать как производных от крупных амфибийных *Arvicola*, заселивших горные и предгорные луга в постгляциальную эпоху. Разнообразие точек зрения на филогенез *Arvicola* можно объяснить сосуществованием нескольких исходных для современных видов форм по крайней мере в позднем плейстоцене.

6. Все три вида характеризуются парапатрией в ряду *sapidus–amphibius–scherman*, но крайние звенья этого ряда (*sapidus–scherman*) имеют перекрывающиеся ареалы с максимумом таксономического разнообразия в западной части Европы, к западу от Альпийского горного узла.

7. С учетом биогеографических, морфологических, краниометрических, цитогенетических и биохимических признаков и показателей можно полагать, что становление рода и его рецентных видов проходило на территории Западной и Центральной Европы с последующим их расселением на равнины Восточной Европы и Западной Сибири.

Ключ к определению рецентных видов

Ключ к идентификации европейских видов *Arvicola*, предлагаемый Г. Рейхштайном (Reichstein, 1982), фактически является ключом для разделения пары *A. sapidus* – *A. scherman* ("*terrestris*") и в своей морфометрической части целиком подходит для отличия *A. scherman* от обоих других видов.

— Носовые кости лопатообразно расширены в передней трети, шириной в среднем 4,5–5,5 мм. Число хромосом – $2n = 40$ *Arvicola sapidus*.

— Носовые кости ланцетовидные, без лопатообразного расширения в передней трети, шириной до 4,5 мм¹⁷. Число хромосом – $2n = 36$ *Arvicola amphibius + scherman*.

Ключ для определения пары *A. scherman* – *A. amphibius* основан, прежде всего, на отличиях в размерах этих двух видов. Версии ключа опубликованы ранее С. Огневым (1950) и И. Загороднюком (1993а; Загороднюк, Песков, 1993).

— Размеры малые, длина тела до 160 мм, хвоста до 93 мм, ступни 22–27 мм. КБ-длина черепа не более 36 (31–36) мм, затылочная площадка наклонная покатая. Верхние резцы заметно выдвинуты вперед. Длина зубного ряда 8–9 мм. Эмаль недифференцированная, лишь немного толще на передних гранях конидов.
..... *Arvicola scherman*.

— Размеры большие, длина тела более 165 мм, хвоста более 98 мм, ступни 28–31 мм. КБ-длина черепа более 36 (37–44) мм, затылочная площадка вертикальная. Верхние резцы типично ортодонтные. Длина коренных зубов 9–11 мм. Эмаль на передних гранях конидов заметно толще, чем на задних. *Arvicola terrestris*.

Синонимия

Для рода *Arvicola* создано и существует большое число списков синонимов для таксонов видовой группы (Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Павлинов, 1987, и др.). Главная цель этого раздела – ограничение синонимии центрального вида и уточнение видовых названий и синонимии двух смежных видов – *Arvicola sapidus* и *Arvicola scherman*.

***Arvicola sapidus* Miller, 1908 – полевка иберийская**

Arvicola sapidus Miller, 1908 – Бургос, Испания, *Arvicola tenebricus* Miller, 1908 – Юж. Франция.

***Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758) – полевка водяная**

Mus amphibius Linnaeus 1758, Англия; *Mus terrestris* Linnaeus 1758, Швеция; *reta*, Шотландия; *italicus*, Швейцария; *musignani*, Италия; *terrestris*, Скандинавия; *rufescens*, Ставрополье; *turovi*, Каб.-Балкария; *cubanensis*, Предкавказье; *djukovi*, Дагестан; *kurushi*, Дагестан; *persicus*, Закавказье; *ognevi*, Сев. Осетия; *tataricus*, Татария; *meridionalis*, Юж. Урал; *pallasi*, Средн. Урал; *ferrugineus*, Архангельск; *kuznetzovi*, Казахстан; *variabilis*, Новосибирск; *scythicus*, Семиречье; *jacutensis*, Якутия.

***Arvicola scherman* (Shaw, 1801) – полевка Шермана**

Mus scherman Shaw, 1801 – по Огневу (1950), основано на типах следующей формы. *Mus schermaus* Hermann, 1804 – Центральный массив, Bas Rhin в окр. Страсбурга, Франция. *Arvicola monticola* Miller, 1910, Пиренеи, Франция. *Arvicola scherman exitus* Miller, 1910 – Альпы, окр. St. Gallen, Швейцария.

¹⁷ Ширина носовых костей как диагностический признак сомнителен (*прим. ред.*).

Литература [включена в общий список на с. 474–519]

- Агаджанян А. К. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва: ПИН РАН, 1992. – 49 с.
- Агаджанян А. К., Яценко В. Н. Филогенетические связи полевков северной Евразии // Сб. Тр. Зоол. музея МГУ. – 1984. – Том 22. – С. 135–190.
- Александрова Л. П. Грызуны антропогена европейской части СССР. – Москва: Наука, 1976. – 97 с. – (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 219).
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. – Москва: Просвещение, 1965. – 383 с.
- Громов И. М. Надвидовые систематические категории в подсемействе полевков (Microtinae) и их вероятные родственные связи // Сб. Тр. Зоол. музея МГУ. – 1972. – Том 13. – С. 8–32.
- Громов И. М. Отряд Rodentia Bowdich, 1821 – Грызуны // Каталог Млекопитающих СССР (плиоцен-современность) / Под ред. И. М. Громова, Г. И. Барановой. – Л.: Наука, 1981. – С. 75–217.
- Громов И. М. Род водяные полевки – *Arvicola* Lacerpede, 1799 // Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. – СПб., 1995. – С. 442–448.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). – Л.: Наука, 1977. – 504 с. – (Фауна СССР. Млекопитающие. – Том 3, Вып. 8).
- Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Золотухина С. И. Эколого-систематический обзор рецентных хомяковых (Cricetidae, Rodentia) фауны Украины // Хомяковые фауны Украины. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР (Препринт № 6), 1987. – С. 3–18.
- Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевков (Rodentia, Arvicolini). Сообщение 1. Видовой состав и хромосомные числа // Вестн. зоологии. – 1990. – № 2. – С. 26–37.
- Загороднюк И. В. Систематическое положение *Microtus brevivrostris* (Rodentiformes): материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis" // Вестн. зоологии. – 1991. – № 3. – С. 26–35.
- Загороднюк И. В. Пространственно-кариотипическая дифференциация серых полевков (Arvicolini, Rodentia) // Зоол. журн. – 1991а. – Том 70, вып. 1. – С. 99–110.
- Загороднюк И. В. Обзор рецентных таксонов Muroidea (Mammalia), установленных для территории Украины: 1758–1990 // Вестн. зоологии. – 1992. – № 2. – С. 40–48.
- Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевков (Rodentia, Arvicolini). Сообщение 2. Система корреляций хромосомных чисел // Вестн. зоологии. – 1992а. – Том 26, № 5. – С. 36–45.
- Загороднюк И. В. Таксономия и распространение серых полевков (Arvicolini) фауны Украины // Млекопитающие Украины. – Киев: Наукова думка, 1993. – С. 64–77.
- Загороднюк И. В. *Arvicola scherman* (Rodentia, Arvicolidae) в Прикарпатье // Вестн. зоологии. – 1993 а. – № 5. – С. 25.
- Загороднюк И. В. Вищі таксоми ссавців у сучасній фауні України: склад, номенклатура та видове багатство // Доповіді НАН України. – 1998. – № 4. – С. 180–186.
- Загороднюк И. В. Політичні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
- Загороднюк И. В., Песков В. Н. Политипические группы грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона (М-ли міжнар. конф.). – Ужгород, 1993. – С. 63–67.
- Загороднюк И., Покиньючерда В., Киселюк О., Довганич Я. Теріофауна Карпатського біосферного заповідника. – Вестн. зоологии. – 1997. – Suppl. 5. – 60 с.
- Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестн. зоологии. – 1993. – Том 27, № 3. – С. 41–49.
- Корнєєв О. П. Визначник звірів УРСР. – Видання друге. – Київ: Рад. школа, 1965. – 236 с.
- Корчинский А. В. Некоторые морфологические особенности хомяковых Украинских Карпат // Хомяковые фауны Украины. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1987. – Препр. № 2. – С. 23–29.
- Корчинский А. В. Грызуны Украинских Карпат (итоги исследования) // Вопросы охраны и рац. использования растит. и животного мира Украинских Карпат. – Ужгород: МОИП (Ужгор. отд.), 1988. – С. 156–173.
- Мальгин В. М., Яценко В. Н. Номенклатура видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Mammalia) // Зоологический журнал. – 1986. – Том 65, вып. 4. – С. 579–591.
- [МКЗН]. Международный кодекс зоологической номенклатуры. – 3-е изд. – Л.: Наука, 1988. – 205 с.
- Межжерин С. В., Зыков А. Е., Морозов-Леонов С. Ю. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевков (Arvicolidae) Палеарктики // Генетика. – 1993. – Том 29, № 1. – С. 28–41.
- Мигулін О. О. Визначник звірів України. – Харків: Держ. видав. України, 1929. – 96 с.
- Оснев С. И. Материалы по систематике русских млекопитающих // Биол. Известия. – М.-Пг.: Госиздат., 1923. Вып. 1 (Зоология). – С. 102–117.

- Огнев С. И. Подсемейство Microtinae. Полевки / Звери СССР и прилежащих стран. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Том 7. – 706 с.
- Павлинов И. Я. Отряд Rodentia Bowdich, 1821 – Грызуны // Систематика млекопитающих СССР. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. – С. 127–227. – (Сб. Тр. Зоол. музея МГУ. Том 25).
- Пантелеев П. А. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и краниометрических признаков у подвидов водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) // Вестник зоологии. – 1996. – Том 30, № 3. – С. 21–25.
- Песков В. Н., Емельянов И. Г. Фенетика черепа // Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. – Москва: Наука, 2001. – С. 133–147. – (Серия "Виды фауны России и сопредельных стран").
- Полущина Н. А., Кушнірук В. А. До систематичного положення і екології малого водяного шура *Arvicola terrestris scherman* // Вісник Львів. держ. ун-ту. Сер. біол. – 1962. – Вип. 1. – С. 83–91.
- Рековец Л. И. Эволюция рода водяных полевок (*Arvicola*, Rodentia) и становление его ареала на территории Восточной Европы // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1989. – Том 198. – С. 56–82.
- Сеник Г. Ф. Нова форма крота Українських Карпат // Доповіді АН України. – 1965. – № 5. – С. 674–676.
- Сеньк А. Ф. Морфологические особенности крота обыкновенного (*Talpa europaea* L.) из западных областей Украины // Вестник зоологии. – 1974. – Том 8, № 3. – С. 24–27.
- Сокур І. Т. Нові матеріали до фауни ссавців Закарпатської області // Доп. АН УРСР. – 1949. – Вип. 5. – С. 83–91.
- Сокур І. Т. Господарське значення ссавців Закарпатської області і шляхи їх використання // АН УРСР, Збірн. Праць Зоомузею. – 1952. – № 25. – С. 35–45.
- Татаринов К. А. Звірі західних областей України. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – 188 с.
- Татаринов К. А. О роющей деятельности малой водяной полевки на субальпийских лугах Карпат // Зоол. журн. – 1961. – Том 40, вып. 5. – С. 786–788.
- Турынин И. И. Эколого-систематический обзор подсемейства полевок (Mammalia, Microtinae) Закарпатской области // Науч. зап. Ужгор. ун-та. – 1956. – Том 21. – С. 81–91.
- Хамар М. Фауна грызунов (Rodentia) Румынских Карпат // Флора и фауна Карпат. – Москва: изд-во Акад. наук СССР, 1960. – С. 131–149.
- Хамар М., Марин Д. К вопросу биологии малой водяной полевки (*Arvicola terrestris scherman* Schaw, 1801) в Р. Н. П. // Trav. Mus. Hist. Nat. "Gr. Antipa". – 1962. – Vol. 3. – С. 401–422.
- Andersson S. The baculum in microtine rodents // Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist. – 1960. – Vol. 12, N 3. – P. 181–216.
- Cais L. Badania nad morfologia i rozmieszczeniem geograficznym karczownika *Arvicola terrestris* L. 1758 w Polsce // Pr. Kom. Nauk biol. Pozn. Tow. Przyj. Nauk. – 1974. – Vol. 37. – S. 1–30.
- Carleton M. D., Musser G. G. 11: Murotid rodents // Anderson S., Jones J. K. (eds.). Orders and families of recent mammals of the world. – New York etc.: John Wiley & sons, 1984. – P. 289–377.
- Chaline J., Mein P. Les rongeurs et l'évolution. – Paris: DOIN, 1979. – 235 p.
- Corbet G. B. The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. – London, Ithaca: Cornell Univ. Press, 1978. – 314 p.
- Corbet G. B., Cummins J., Hedges S. R., Krzanowski W. The taxonomic status of British Water voles, genus *Arvicola* // Jour. Zool. (Lond.). – 1970. – Vol. 161. – P. 301–316.
- Ellerman J. R. The families and genera of living rodents. – London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1941. – Vol. 2: Family Muridae. – P. I–XII + 690 p.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. – P. 1–810.
- Graf J.-D. Genetique biochimique, zoogeographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Rev. Suisse Zool. – 1982. – Vol. 89, N 3. – P. 749–787.
- Handbuch der Säugetiere Europas / Niethammer J., Krapp F. (eds.). – Bd. 2/1, Nagetiere 2. – Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. – 649 s.
- Heinrich W.-D. Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* im Pleistozan Europas // Ztschr. geol. Wiss. – 1982. – Bd. 10, H. 7. – S. 923–928.
- Heller F. Eine Kleinsäugerfauna aus den faittleren Mosbacher Sande bei Biebrich // Wiesbaden Mainz. naturwiss. Arch. – 1969. – Bd. 8. – S. 25–55.
- Hinton M. A. C. Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) living and extinct. – London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1926. – Vol. 1. – 488 p.
- Hooper E. T., Hart B. S. A synopsis of Recent North American microtine rodents // Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan. – 1962. – Vol. 120. – P. 1–68.
- Koenigswald W. Mittelpleistozane Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersburch bei Eichstatt // Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. Hist. Geol. – 1970. – Bd. 10. – S. 407–432.
- Kretzoi M. New names for arvicolid homonyms // Ann. Hist.-Nat. Mus. National. Hungar. – 1958. – T. 50 (Series nova IX). – P. 55–58.
- Kretzoi M. Arvicolidae oder Microtidae? // Vertebrata Hungarica. – 1962. – Vol. 4, fasc. 1–2. – P. 171–175.

- Lataste F.* Historique de la classification des Campagnols // *Le Naturaliste*. – 1883. – N 1. – P. 323–349.
- Lacepede B. G. E.* Tabl. Div. Ordres & Genres de Mamm., 10, 1799. (manuscript?, cit. after: Ellerman, Morrison-Scott, 1951).
- Lacepede B. G. E.* Nouv. Tableau Method. de Mamm. // *Mem. de l'Institut*. – Paris, 1801. – Vol. III. – 495. (cit. after: Merriam, 1900).
- Linnaeus C.* *Systema naturae. Regnum animaliae*. – London, 1956 (1758). – 823 p.
- Matthey R.* Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae: Problemes de cytologie comparee et de taxonomie chez les Microtinae // *Rev. suisse zool.* – 1955. – Vol. 62. – P. 163–206.
- Mammals species of the World* / Honacki J. H., Kinnman K. E., Koepl J. W. (eds.). – Lawrence: Allen Press and Assoc. Coll., 1982. – 694 p.
- Mammal species of the world. A taxonomic and geographic references* / Wilson D. E., Reeder D.-A. M. (eds.). – 2nd edition. – Washington & London: Smithsonian Institution Press, 1993. – 1206 p.
- Merriam C. H.* Revision of American voles of the genus *Microtus* / *North Amer. Fauna*. – Washington: Government Printing Office, 1900. – N 17. – P. 59–62 (subgenus *Arvicola* Lacepede).
- Miller G. S.* Genera and subgenera of voles and lemmings / *North Amer. Fauna*, N 12. – Washington: Government Printing Office, 1896. – 84 p.
- Miller G. S.* [Taxonomy of *Arvicola*] // *Proc. Biol. Soc. Washingt.* – 1910. – Vol. 23. – P. 22–23+.
- Miller G.* Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. – London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1912. – 1019 p.
- Musser G. G., Carleton M. D.* Family Muridae // Wilson D. E., Reeder D.-A. M. (Eds.). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic references*. – Second edition. – Washington & London: Smithsonian Institution Press, 1993. – P. 501–756.
- Official lists of Opinions and Declarations rendered by ICZN*. – Smithsonian Univ. Press, 1987. – [Opinion 21 // Smithsonian Miscellaneous Collection. – 1926 (8 October). – 73 (4). – P. 1–2]. [Direction 24 // Opinions and Declarations rendered by ICZN. – 1955 (4 November). – 1C. – P. 219–246].
- Reichstein H.* Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacepede 1799 // *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* – 1963. – Vol. 1. – S. 155–204.
- Reichstein H.* Gattung *Arvicola* Lacepede, 1799 – Schermäuse // Niethammer J., Krapp F. (eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. – Bd. 2/1, Nagetiere 2. – Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. – S. 209–252.
- Rekovets L. I.* Principal developmental stages of the water vole genus *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) from the Eastern European Pleistocene // *Intern. Symp. Evol. Biostr. Arvicolids*. – Praha, 1990. – P. 369–384.
- Rekovets L., Nadachowski A.* Pleistocene voles (Arvicolidae) of the Ukraine // *Paleontologia i Evolutio (separata)*. – 1995. – T. 28–29. – P. 145–245.
- Saucy F., Wust-Saucy A.-G., Pelz J.* Biochemical polymorphism and genetic variability in aquatic and fossorial populations of the water vole, *Arvicola terrestris*, in western Europe // *Polish Ecol. Studies*. – 1994. – Vol. 20. – N 3–4. – P. 559–564.
- Schrank F. P.* *Fauna Boica. Durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimischen und zahmen Tiere*. – Nurnberg, 1798. – Bd. 1, Abh. 1. – 292 S.
- Spitz F., Morel J.* Etude de la morphologie cranienne des grands Campagnols (*Arvicola* Lacepede) par l'analyse factorielle des correspondances // *C. R. Acad. Sc. Paris*. – 1972. – T. 275 (ser. D). – P. 771–774.
- Stein G. H. W.* Vertikalrassen europaischer Säugetiere // *Symposium Theriologicum Brno 1960 (Proc. Internat. Sympos. on Methods of Mammal. Invest.)*. – Praha: Publishing house of the Czech. Acad. Sci., 1962. – P. 296–305.
- Trouessart E. L.* *Faune des Mammiferes d'Europe*. – Berlin: R. Friedländer et Sohn, 1910. – 266 p.
- Ventura J., Gosalbez J.* Taxonomic review of *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) (Rodentia, Arvicolidae) in the Iberian peninsula // *Bonn. Zool. Beitr.* – 1989. – Bd. 40, H. 3/4. – S. 227–242.
- Zagorodniuk I., Peskov V.* Morphological variability, taxonomy and biogeography of East European water voles, Genus *Arvicola* // *Z. Säugetierk.* – 1994. – Bb. 59 (suppl.). – S. 51–52. – (Deutsche Gesellschaft für Säuget., 68 Jahrestagung in Wien).