

ДИАГНОСТИКА МАЛОЙ И БЕЛОБРЮХОЙ БЕЛОЗУБОК (SORICIDAE)

Белозубки являются одной из труднодиагностируемых в видовом отношении групп млекопитающих. Слабо выраженные морфологические отличия, а также значительная индивидуальная и географическая изменчивость представителей рода *Crocidura* весьма затрудняют их определение без применения методов цитогенетики и биохимической систематики. Так например, видовая диагностика малой (*Crocidura suaveolens*) и белобрюхой (*C. leucodon*) белозубок наиболее сложна на территории европейской части СССР, где эти виды обитают симпатрично. В частности, при исследовании сообществ мелких млекопитающих в биосферном заповеднике «Аскания-Нова» мы столкнулись с проблемой идентификации малой и белобрюхой белозубок, так как оба вида обитают в целинной степи совместно.

Несмотря на проведенные многочисленные исследования, точное установление видовой принадлежности малой и белобрюхой белозубок не всегда возможно. Прежде всего мнения исследователей расходятся в отношении критериев для видовой диагностики, а использование тонких методов в большинстве случаев связано со значительными трудностями. Так, цитогенетические методы позволяют достаточно точно идентифицировать исследуемые виды, так как они хорошо различаются по числу хромосом:

Английское резюме помещено на с. 82.

малая белозубка имеет $2n=40$, $NFa=46$, а белобрюхая — $2n=28$, $NFa=52$ (Орлов, Булатова, 1983; Zima, Kral, 1984). Методы биохимической систематики также дают однозначные результаты — электрофоретические спектры белков этих белозубок хорошо отличаются (Catzefflis, 1983; Poitevin et al., 1986). Однако использование цитогенетических и биохимических методов имеет ряд ограничений. Прежде всего — это большая трудоемкость и сложность применения вне лабораторий, а также необходимость работы с живыми или недавно погибшими животными. Это ограничивает возможности идентификации давильного и музейного материала. Вместе с тем, возможность создания точно идентифицированных репрезентативных коллекций позволяет осуществлять поиск межвидовых морфологических различий, работая с маркированным материалом.

Одним из наиболее простых и удобных признаков для определения исследуемых видов белозубок является их окраска (Абеленцев и др., 1956; Jenkins, 1976). Тем не менее цвет меха этих животных в значительной степени подвержен возрастной, сезонной и географической изменчивости. По нашим наблюдениям, среди малых белозубок часто встречаются двучетно окрашенные особи с резкой границей темной спины и белого брюха. С другой стороны, белобрюхие белозубки нередко имеют типичную для малых окраску. При этом необходимо отметить, что молодые зверьки обоих видов практически не отличимы по этому признаку. Использование же шкур, хранящихся в музейных коллекциях, осложняется из-за их выцветания (Бобринский и др., 1965). Следовательно, окраска меха белозубок вряд ли может служить достоверным критерием для их диагностики. Среди других признаков, используемых для видовой идентификации белозубок, часто применяются такие экстерьерные признаки, как длина тела и длина задней ступни (Гуреев, 1979). Однако значительная вариабельность и высокая степень трансгрессии этих признаков у исследуемых видов (Spitzenberger, 1987), как показали и наши исследования, позволяют рекомендовать их только для предварительного определения видовой принадлежности зверьков.

В ряде работ для диагностики белозубок предлагается использовать особенности строения их зубной системы (Richter, 1970; Jenkins, 1976; Saint-Girons et al., 1979; Гуреев, 1979; Poitevin et al., 1986; Spitzenberger, 1987). Однако следует учитывать, что межвидовые различия часто выражены нечетко вследствие отклонений как в соотношении размеров зубов, так и в их форме. Прежде всего это касается ряда промежуточных зубов верхней челюсти. По данным В. А. Долгова (1979), у 24 из 52 белобрюхих белозубок второй промежуточный зуб был меньше третьего, у одной особи — второй был больше третьего, а у 27 зверьков они были равны. На имеющемся в нашем распоряжении материале получены аналогичные результаты. Кроме того, у землероек с сильно истертыми зубами часто сложно восстановить исходный характер пропорций. В случае отсутствия одного из промежуточных зубов (Бобринский и др., 1965) диагностика животных как по длине ряда промежуточных зубов, так и по соотношению их размеров невозможна. Из числа рассмотренных нами белобрюхих белозубок у 16 % в верхней челюсти было 2 промежуточных зуба, в то время как среди малых белозубок олигодонтия отмечалась гораздо реже. Что касается использования для диагностики деталей строения и особенностей формы верхнего премоляра, то необходимо отметить, что внутривидовая изменчивость строения этого зуба превосходит видовые различия (Долгов, 1974), а процесс истирания часто приводит к искажению его первоначальной формы. При истирании зубов у животных с возрастом происходит не только уменьшение высоты коронок, но и ее ширины, а также наблюдается изменение пропорций как отдельных зубов, так и их частей. Это существенно снижает диагностическую ценность указанных признаков.

Обычно в диагностике млекопитающих морфологические особенности строения черепа имеют первостепенное значение. Однако структура черепа разных видов белозубок очень сходна, различия весьма незначительны, а поэтому часто неоднозначно трактуются и нестабильны. В этой связи использование особенностей строения хоан для

дифференциации исследуемых видов белозубок, предложенное Шмидтом (Schmidt, 1976), после анализа достаточно обширного материала оказалось неприемлемым. По тем же причинам, на наш взгляд, невозможно применение и деталей строения назальных отверстий, а также формы мезоптерогоидальных гребней (Catalan, Poitevin, 1981; Poitevin et al., 1986). Тем не менее не исключено, что варьирование указанных признаков в отдельных регионах незначительно, и они пригодны для установления видовой принадлежности белозубок в некоторых районах. Что же касается метода определения видовой принадлежности белозубок по строению наружных половых органов самцов (Строганов, 1957; Виноградов, 1958; Долгов, 1974 и др.), то и он имеет серьезные недостатки. Прежде всего — это невозможность идентификации самок, что особенно важно в местах совместного обитания обоих видов. Кроме того, не менее важен тот факт, что определение материалов из музейных коллекций в подавляющем большинстве случаев становится невозможным.

Другую группу признаков, используемых в качестве диагностических, представляют меристические признаки черепа. Среди них чаще других используется кондилобазальная длина (Migulin, 1938; Абеленцев и др., 1956; Татарінов, 1956; Бобринский и др., 1965; Schmidt, 1976; Spitzenberger, 1987). Вместе с тем многие авторы указывают на ненадежность различий по этому признаку (Richter, 1970; Saint-Girons et al., 1979; Poitevin et al., 1986). Наши данные свидетельствуют о том, что при определении видовой принадлежности белозубок на территории Европейской части СССР по кондилобазальной длине черепа возможно идентифицировать не более 90 % особей. При детальном анализе других краниометрических признаков, используемых для диагностики малой и белобрюхой белозубок, — высоты восходящей ветви нижней челюсти, ширины между скуловыми отростками верхнечелюстных костей, ширины мозговой капсулы, величины межглазничного промежутка, ширины между предглазничными отверстиями (Корнеев, 1952; Татарінов, 1956; Schmidt, 1976; Saint-Girons et al., 1979; Poitevin et al., 1986; Spitzenberger, 1987) — отмечена та или иная степень трансгрессии.

Применение одновременно трех краниометрических признаков: кондилобазальной длины, высоты восходящей ветви нижней челюсти и ширины между скуловыми отростками верхнечелюстных костей (Зайцев, Абрамов, 1986), безусловно, позволяет более надежно идентифицировать белозубок. Однако здесь не совсем ясно, какому из признаков придавать ведущее значение, а при условии равнозначности их, как получить обобщенный показатель этого комплекса. Дискриминантный анализ исследуемых видов по рассматриваемым трем признакам не позволил четко разделить виды вследствие трансгрессии значений полученной дискриминантной функции.

С целью поиска наиболее надежных критериев для видовой диагностики проанализированы 100 малых и 48 белобрюхих белозубок, а также 16 зверьков неясной видовой принадлежности, отловленные авторами и сотрудниками отдела популяционной экологии Института зоологии им. И. И. Шмальгаузен АН УССР в биосферном заповеднике «Аскания-Нова». Из них 7 малых и 5 белобрюхих белозубок определены кариологически. Кроме того, использованы промеры отловленных в разных точках Европейской части СССР 103 животных обоих видов из коллекций зоологических музеев Московского и Киевского университетов, Зоологического института АН СССР, Института зоологии им. И. И. Шмальгаузен АН УССР. В наше распоряжение также предоставили собранные ими материалы (43 белозубки) Н. Н. Товпице, Ю. А. Реут, С. В. Мамзев, С. В. Межжерин, И. В. Загороднюк 29 малых и белобрюхих белозубок с территории Словакии из коллекции Института систематической и экологической биологии АН СССР (г. Брно) любезно предоставил Я. Зима. Всем лицам, оказавшим помощь, авторы выражают свою благодарность. Общий объем проанализированного материала составил 345 малых и белобрюхих белозубок.

Аналізу были подвергнуты 22 меристических признака черепа белозубок, причем та или иная степень межвидовой трансгрессии отмече-

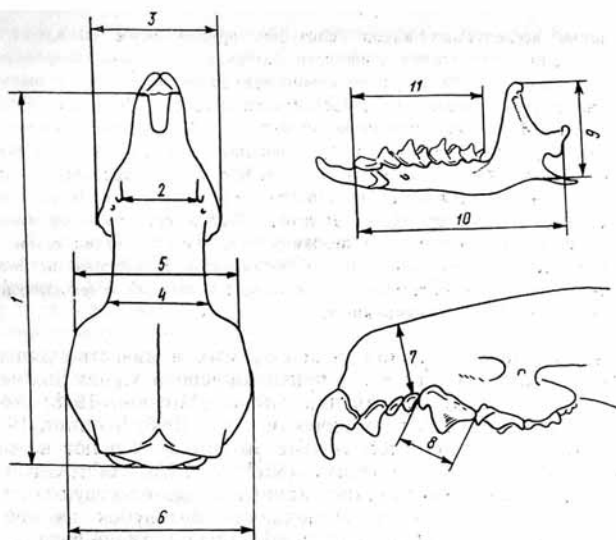


Рис. 1. Схема промеров черепа белозубок:

1 — кондильобазальная длина; 2 — расстояние между предглазничными отверстиями; 3 — ширина между скуловыми отростками верхнечелюстных костей; 4 — заглазничная ширина; 5 — темпоральная ширина; 6 — максимальная ширина мозговой капсулы; 7 — высота роstralной части; 8 — ширина 1-го верхнего многовершинного зуба; 9 — высота восходящей ветви нижней челюсти; 10 — длина нижней челюсти (без 1₁); 11 — длина нижнего зубного ряда (без 1₁).

на для каждого из них. Из этих признаков для дальнейшего анализа были отобраны 11 (рис. 1), которые либо уже использовались при идентификации животных, либо, на наш взгляд, имеют наибольшую диагностическую ценность. Материал не дифференцировался по полу и возрасту, так как на имеющемся в нашем распоряжении материале не установлены сколь-нибудь значимые половые и возрастные отличия по исследуемым признакам, что было отмечено ранее и в литературе (Vlasak, 1970; Долгов, 1979). В качестве видового критерия при предварительном определении белозубок была выбрана кондильобазальная длина черепа, так как наибольшая диагностическая ценность этого признака признается многими исследователями. На основании этого зверьки, имеющие кондильобазальную длину черепа до 17,0 мм включительно, были диагностированы нами как малая белозубка, а 17,8 мм и выше — как белобрюхая. Животные, имеющие кондильобазальную длину черепа от 17,1 мм до 17,7 мм, условно были отнесены в группу труднодиагностируемых за исключением 2 определенных кариологически малых белозубок с кондильобазальной длиной 17,3 и 17,5 мм.

Для последующего анализа в качестве «стандарта» использовалась выборка малой белозубки из асканийской заповедной степи, для которой были рассчитаны статистические параметры по всем исследованным признакам. В дальнейшем была проведена нормировка значений всех краниометрических признаков каждого зверька по средним арифметическим стандартной выборки, с помощью чего удалось избавиться от размерности меристических признаков. Затем для каждой особи рассчитывалось среднее арифметическое нормированных значений комплекса исследуемых признаков (Емельянов и др., 1986). Этот интегральный показатель (безразмерная средняя) комплекса из 11 краниометрических признаков был использован для видовой идентификации имеюще-

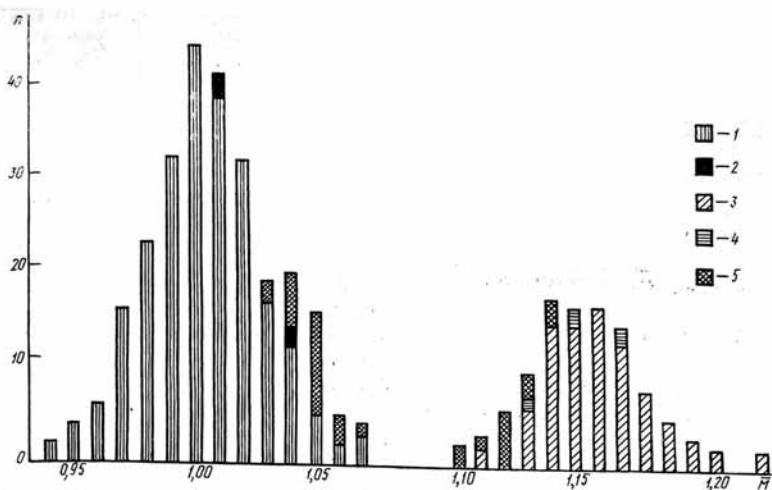


Рис. 2. Распределение безразмерной средней комплекса из 11 краниометрических признаков малой и белобрюхой белозубки:

1 — малая белозубка; 2 — малая белозубка, определенная по кариотипу; 3 — белобрюхая белозубка; 4 — белобрюхая белозубка, определенная по кариотипу; 5 — особи, видовой принадлежности которых была неясна.

гося в нашем распоряжении материала. В результате проведенного анализа были получены две совокупности с четко выраженным хиатусом (рис. 2). Хотя каждый из 11 исследуемых признаков у обоих видов трансгрессирует (таблица), между безразмерной средней не отмечено даже теоретической межвидовой трансгрессии. Так, предельные значения безразмерной средней ($M \pm 3\sigma$) для малой белозубки составили 0,93—1,07, для белобрюхой — 1,09—1,22. Все зверьки с неясной видовой принадлежностью на основании значений безразмерной средней были четко дифференцированы по видам.

Следовательно, безразмерная средняя комплекса из 11 краниометрических признаков, являющаяся интегральным показателем для видовой диагностики малой и белобрюхой белозубок, позволяет однозначно установить видовую принадлежность животных. Если же определять видовой статус зверьков по какому-то одному признаку, то многих из них на основании одних признаков следовало бы отнести к первому, а на основании других — ко второму виду. Это связано с тем, что несмотря на существенные отклонения отдельных признаков таких особей от средних значений, характерных для вида, значительная часть краниометрических признаков близка к средним видовым и как бы играет роль «буфера», сглаживающего резкие отклонения того или иного промера, и безразмерная средняя зверьков находится в пределах кривой распределения вида. Определенную роль здесь также играет и подбор признаков, так как нами отбирались те, по которым межвидовые различия одни из самых существенных, а трансгрессия — наименьшая.

На практике использование для видовой диагностики 11 признаков не всегда возможно (например, при поврежденном черепе) и не совсем удобно. Поэтому на основании полученного нами четко диагностированного в видовом отношении материала была сделана попытка решить проблему видовой диагностики белозубок, используя меньшее число промеров. Так как сокращение количества признаков, на основании которых рассчитывается безразмерная средняя, снижает «буферную»

Признак, мм	Малая белозубка (стандартная выборка) n = 100	Малая белозубка (сборная выборка) n = 250	Белобрюхая белозубка (сборная выборка) n = 95
1. Кондилобазальная длина	15,3—17,5 16,31±0,04	15,2—17,5 16,41±0,03	17,2—19,5 18,19±0,05
2. Расстояние между предглазничными отверстиями	3,0—3,5 3,24±0,01	3,0—3,5 3,26±0,01	3,4—4,0 3,64±0,01
3. Ширина между скуловыми отростками верхнечелюстных костей	4,8—5,6 5,24±0,01	4,8—5,8 5,28±0,01	5,7—6,7 6,28±0,02
4. Заглазничная ширина	4,5—5,4 4,97±0,02	4,5—5,5 5,02±0,01	5,2—6,0 5,12±0,02
5. Темпоральная ширина	6,5—7,3 6,89±0,02	6,5—7,5 6,92±0,01	7,4—8,5 7,90±0,02
6. Максимальная ширина мозговой капсулы	7,5—8,4 7,98±0,03	7,5—8,6 8,03±0,01	8,4—9,5 9,02±0,03
7. Высота роstralной части	1,5—1,8 1,66±0,01	1,5—1,9 1,68±0,01	1,8—2,2 2,01±0,01
8. Ширина 1-го верхнего многовершинного зуба	1,6—1,9 1,71±0,01	1,6—1,9 1,70±0,01	1,9—2,2 2,00±0,01
9. Высота восходящей ветви нижней челюсти	3,7—4,3 4,03±0,01	3,7—4,6 4,08±0,01	4,5—5,4 4,89±0,02
10. Длина нижней челюсти (без I ₁)	8,0—9,1 8,48±0,02	7,8—9,2 8,50±0,02	9,2—10,3 9,61±0,02
11. Длина нижнего зубного ряда (без I ₁)	4,8—5,4 5,11±0,01	4,7—5,5 5,11±0,01	5,5—6,2 5,83±0,02

Примечание. В числителе минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе — его средняя арифметическая с ошибкой.

роль всего комплекса и, как следствие, ведет к появлению зоны трансгрессии, то при дискриминантном анализе минимальное число признаков, при котором возможна достоверная идентификация малой и белобрюхой белозубок, оказалось равным трем. В этой связи после разделения видов по безразмерной средней комплекса из 11 краниометрических признаков был проведен дискриминантный анализ комплексов из трех признаков. Среди полученных функций, не имеющих трансгрессии, наилучшими оказались следующие:

1) $1,22A + 0,55B + 0,58C$, где A — высота восходящей ветви нижней челюсти, B — длина нижней челюсти от сочленовного отростка до переднего края первого промежуточного зуба, C — длина нижнего зубного ряда без переднего резца.

Предельные значения функции ($M \pm 3\sigma$) для малой белозубки составили 11,60—13,52, а для белобрюхой — 13,53—15,78.

2) $0,83A' + 0,59B' + 0,72C'$, где A' — ширина между скуловыми отростками верхнечелюстных костей, B' — максимальная ширина мозговой капсулы, C' — длина нижнего зубного ряда без переднего резца.

Предельные значения функции ($M \pm 3\sigma$) для малой белозубки составили 11,96—13,52, а для белобрюхой — 13,74—15,70.

3) $0,90A'' + 0,60B'' + 0,38C''$, где A'' — ширина между скуловыми отростками верхнечелюстных костей, B'' — максимальная ширина мозговой капсулы, C'' — высота восходящей ветви нижней челюсти.

Предельные значения функции ($M \pm 3\sigma$) для малой белозубки составили 10,39—11,83, а для белобрюхой — 12,01—13,87.

Таким образом, как показали проведенные исследования, использование безразмерной средней как интегрального показателя комплекса из 11 краниометрических признаков дает хорошие результаты при диагностике малой и белобрюхой белозубок. Кроме того, возможно использование с этой целью и некоторых дискриминантных функций по комплексу из трех признаков. Следует учитывать, что приведенные критические значения безразмерной средней и дискриминантных функций комплексов краниометрических признаков применимы для видовой диагностики белозубок на территории Европейской части СССР. Исключение здесь составляют животные из низовья Волги. Что же касается белозубок из других частей их ареала, то значения приведенных коэффициентов, по-видимому, для них будут иными. Напротив, для зверьков, обитающих в Западной Европе (кроме островных популяций) и незначительно отличающихся от восточноевропейских белозубок размерами и пропорциями черепа, использование приведенных критических значений безразмерной средней и дискриминантных функций для видовой идентификации зверьков, по-видимому, вполне приемлемо.

- Абеленцев В. И., Підоплічко І. Г., Попов Б. М. Ссавці. Комахоїдні, кажани.— К.: Вид-во АН УРСР, 1956.— 448 с.— (Фауна України; Т. 1. Вип. 2).
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР.— М.: Просвещение, 1965.— 382 с.
- Виноградов Б. С. О строении наружных гениталий у землероек-белозубок (*Crocidura*, *Insectivora*, *Mammalia*) как диагностическом признаке // Зоол. журн.— 1958.— 37, № 8.— С. 1236—1243.
- Гурьев А. А. Насекомоядные. Ежи, кроты и землеройки.— Л.: Наука, 1979.— 503 с.— (Фауна СССР; Т. 4. Вип. 2).
- Долгов В. А. Диагностика малой (*Crocidura suaveolens*) и белобрюхой (*C. leucodon*) белозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) // Зоол. журн.— 1974.— 53, № 6.— С. 912—918.
- Долгов В. А. Белобрюхая белозубка *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780) в Копетдаге (*Mammalia*, *Insectivora*) // Млекопитающие. Исследования по фауне Советского Союза.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979.— С. 257—263.
- Емельянов И. Г., Межжерин В. А., Михалевич О. А. Методы интегральной оценки организмов // Вестн. зоологии.— 1986.— № 3.— С. 46—57.
- Зайцев М. В., Абрамов А. В. О возрастной изменчивости и половом диморфизме краниологических признаков землероек-белозубок // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл.— 1986.— Т. 1.— С. 61—62.
- Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР.— К.: Рад. шк., 1952.— 216 с.
- Місудін О. О. Визначник звірів УРСР.— Харків: ДВУ, 1938.— 96 с.
- Млекопитающие фауны СССР.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.— Ч. 1.— 639 с.
- Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих.— М.: Наука, 1983.— 406 с.
- Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные.— М.: Изд-во АН СССР, 1957.— 268 с.
- Татарінов К. А. Звірі Західних областей України.— К.: Вид-во АН УРСР, 1956.— 188 с.
- Catalan J., Poitevin F. Les Crocidures du midi de la France: leurs caractéristiques génétiques et morphologiques; la place des populations corses // C. R. Acad. Sc. Paris.— 1981.— 292.— P. 1017—1020.
- Calzeflis F. Relations génétiques entre trois espèces du genre *Crocidura* (*Soricidae*, *Mammalia*) en Europe // *Mammalia*.— 1983.— 47.— P. 229—236.
- Jenkins P. D. Variations in Eurasian shrews of the genus *Crocidura* (*Insectivora*: *Soricidae*) // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Zool.— 1976.— 30, N 7.— P. 269—309.
- Poitevin F., Catalan J., Fons R., Crosel H. Biologie évolutive des populations ouest-européennes de Crocidures. 1. Critères d'identification et répartition biogéographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) // Rev. Ecol. (Terre Vie).— 1986.— 41.— P. 299—314.
- Richter H. Systematisch-taxonomische Untersuchungen am palaarktischen Wimperspitzmäusen der Gattung *Crocidura* (III). Zur Taxonomie und Verbreitung der palaarktischen Crociduren (*Mammalia*, *Insectivora*, *Soricidae*) // Zool. Abh. Dresden.— 1970.— 31, N 17.— S. 293—304.
- Saint-Girons M.-C., Fons R., Nicolau-Guillaumont P. Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Cr. leucodon*, *Cr. suaveolens* en France continentale // *Mammalia*.— 1979.— 43, N 4.— P. 511—518.
- Schmidt A. Zur Bestimmung der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens* (Pallas) und Feldspitzmaus (*C. leucodon* (Hermann) nach Schädelmerkmalen // Abh. Ber. Naturkundl. Mus. "Mauritanien". Altenberg.— 1976.— 9.— S. 149—152.

- Sputzenberger F.* Die Weibzahnspeitzmäuse (Crocidae) Österreichs. *Mammalia austriaca* 8 (Mammalia, Insectivora) // Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum.— 1987.— 35.— S. 1—40.
- Vlasak P.* The biology of reproduction and post-natal development of *Crocidae suaveolens* Pallas, 1811 under laboratory conditions // *Acta Univ. Carol. Biol.*— 1972 (1970).— N 3.— P. 207—292.
- Zima J., Kral B.* Karyotypes of European Mammals // *Přirodověd. pr. Ústavu ČSAV, Brno.*— 1984.— 18, N 8.— P. 1—62.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 10.05.89