

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ЖИВОТНЫХ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 96

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

1975

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ЖИВОТНЫХ

С В Е Р Д Л О В С К

Популяционная изменчивость животных. Сб. статей.
Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).

В сборнике публикуются работы, освещающие различные вопросы меж- и внутривидовой изменчивости животных. Особое внимание уделено изучению изменчивости морфологических и экологических признаков млекопитающих (грызунов, насекомоядных, хищных, копытных), структуре таксонов и изменчивости видов наземных моллюсков, экспериментальному изучению двух форм полевок и их гибридов.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, экологов и студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор **В. Н. Павлинин**

А. В. Покровский, И. А. Васильева, Н. А. Лобанова

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ
ПОЛЕВКИ МИДДЕНДОРФА,
СЕВЕРОСИБИРСКОЙ ПОЛЕВКИ И ИХ ГИБРИДОВ**

Полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi*, Poljakov, 1881) и северосибирская полевка (*M. hyperboreus*, Vinogradov, 1933) — два, пожалуй, наиболее слабо изученных представителя северных *Microtus*. Точные границы распространения этих видов до сих пор не установлены, однако, по имеющимся данным, ареалы их в значительной степени совпадают. В пределах ареалов отмечены близкие нахождения обоих видов.

Если данные по экологии полевки Миддендорфа еще содержатся в работах нескольких авторов (Флеров, 1933; Дунаева, Кучерук, 1941; Корзинкина, 1946; Шварц, 1959; Шварц, Пястолова, 1971), то для северосибирской полевки они, по существу, исчерпываются работой В. Г. Кривошеева (1963). Им отмечены, в частности, существенные различия в местообитаниях и питании этих видов. Вместе с тем, ряд исследователей (Огнев, 1950; Бобринский и др., 1965) подчеркивают их близость в систематическом отношении. Такое же предположение на основании изучения кариотипов этих полевок высказали Е. А. Ляпунова и В. Г. Кривошеев (1969).

На основании экспериментальных исследований мы предварительно высказали мысль о том, что видовая самостоятельность этих форм сомнительна (Покровский и др., 1970). В дальнейшем обоснованность этого предположения подтвердил детальный кариологический анализ, проведенный Э. А. Гилевой (1972).

Настоящая статья посвящена изложению данных по сравнительному изучению северосибирской полевки и полевки Миддендорфа. На наш взгляд, они позволяют вынести окончательное суждение по исследуемому вопросу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сравнительное изучение северосибирской полевки и полевки Миддендорфа мы начали в экспериментальной виварии в январе 1969 г. В качестве исходного материала для создания лабораторной колонии были взяты 5 самцов и 4 самки уральского подвида полевки Миддендорфа (*M. m. rhyphaeus*, Hertner, 1948) с Ямала и 2 пары северосибирской полевки из района среднего течения р. Адыги (приток р. Яны). С начала работы по август 1970 г. было получено 160 пометов полевки Миддендорфа и 130 пометов северосибирской полевки. В ходе гибридологических экспериментов, начатых в июне 1969 г., получили 97 пометов гибридов первого поколения и 106 — второго. Кроме того, в течение июля 1970 г. было получено 15 пометов гибридов третьего поколения для сравнительной оценки численности помета.

При изучении окраски мы использовали метод фотоколориметрирования (Покровский и др., 1962), позволяющий получить ее характеристики в количественном выражении. Объем исследованного материала составил 92 шкурки полевки Миддендорфа, 160 — северосибирской полевки, 156 — гибридов первого и 53 — второго поколения.

Для краниологической характеристики исследованных форм использовано 97 черепов полевки Миддендорфа, 107 — северосибирской, 232 — гибридов первого и 170 — второго поколения. Брались следующие абсолютные показатели: кондилобазальная длина, длина лицевой части, длина мозговой части, длина зубного ряда верхней челюсти (по альвеолам), длина верхней диастемы, скуловая ширина, межглазничная ширина, высота черепа на уровне слуховых барабанов. Изученный материал был разделен на две возрастные группы: I — от 2,5 до 5 месяцев, II — старше 5 месяцев. Все основные выводы сделаны на основании серий черепов зверьков I группы.

Помимо перечисленных выше абсолютных размеров, сравнивались также относительные размеры (индексы) различных частей черепа, отражающие своеобразие пропорций. Индексы рассчитывались как отношение абсолютной величины признака к кондилобазальной длине.

Принимая во внимание высокую изменчивость третьего верхнего коренного зуба (M^3) у полевок группы *Microtus*, отмечавшуюся многими исследователями (Огнев, 1950; Башенина 1966; Ангерманн, 1973; Stein, 1958; Zimmermann, 1958), у исходных форм и их гибридов изучалась изменчивость жевательной поверхности этого зуба. Выделение морфотипов M^3 проводилось несколько отлично от общепринятой методики (Rösig, Börner, 1905), в основе которой лежит различие в количестве входящих и выступающих углов на наружной и внут-

ренной сторонах зуба. Это направление изменчивости обозначено нами как складчатость (Большаков и др., 1973). Кроме того, учитывалось количество петель эмали, а также различные варианты их объединения.

РАЗМНОЖЕНИЕ, ГИБРИДИЗАЦИЯ, РАЗВИТИЕ МОЛОДНЯКА

И северосибирская полевка, и полевка Миддендорфа легко размножаются в виварии на обычном рационе и при обычных условиях содержания. Столь же легко размножаются как помесные пары, так и пары, сформированные из гибридов первого поколения. Об отсутствии каких-либо нарушений половой аттракции при гибридизации можно судить по времени, прошедшему от момента формирования пары до рождения первого помета. Этот показатель практически одинаков для исходных форм, обоих реципрокных вариантов помесных пар и гибридов и варьирует в пределах 24,4—25,2 дня. Любое сочетание исходных форм в помесных парах дает вполне плодовитое потомство как самцов, так и самок: в парах, от которых получены гибриды второго поколения, приблизительно одинаково представлены самцы и самки обоих вариантов.

Данные по ходу размножения и плодовитости всех форм в виварии (табл. 1) показывают, что максимальная численность помета для полевки Миддендорфа составляет 11 детенышей, для северосибирской и гибридов обоих поколений — 12. Как для исходных форм, так и для гибридов характерна хорошо выраженная сезонная изменчивость численности помета, причем пик плодовитости во всех случаях приходится на июль — август.

Из-за неравноценности месячных выборок оказалось невозможным сравнить плодовитость разных групп непосредственно по средней численности помета за год. Поэтому мы вынуждены были рассчитать среднегодовую численность помета для каждой формы по среднемесячным значениям этого показателя. Для контроля результатов был проведен сравнительный анализ методом разностей (суммирование отклонений между сравниваемыми группами за каждый месяц).

Оказалось, что наиболее плодovита северосибирская полевка ($M=6,1$), наименее — полевка Миддендорфа ($M=4,9$). Гибриды по этому признаку значительно ближе к полевке Миддендорфа. Так, средняя численность помета гибридов первого поколения равна 5,1 детеныша, второго — 5,3. Анализ методом разностей полностью подтверждает этот вывод.

Для достаточно уверенного суждения о степени родства скрещиваемых форм существенное значение имеет получение как можно более полных данных о плодовитости (имея в виду численность помета) гибридов разных поколений. С этой целью, как уже упоминалось выше, в течение июля — месяца максимальной плодовитости, за который мы имеем доста-

Изменение средней численности помета в течение года у

Форма		Январь	Февраль	Март	Апрель	Май
<i>M. middendorffi</i>	<i>n</i>	9	10	10	13	15
	$M \pm m$ lim	$3,1 \pm 0,11$ 1—5	$4,5 \pm 0,36$ 2—6	$4,1 \pm 0,46$ 2—6	$5,2 \pm 0,24$ 4—7	$5,8 \pm 0,37$ 4—9
<i>M. hyperboreus</i>	<i>n</i>	10	8	5	7	17
	$M \pm m$ lim	$4,2 \pm 0,74$ 1—8	$4,9 \pm 0,71$ 2—7	$6,8$ 5—9	$5,4 \pm 0,57$ 4—8	$6,3 \pm 0,58$ 4—12
<i>F₁</i>	<i>n</i>	6	2	7	10	5
	$M \pm m$ lim	$4,0 \pm 0,75$ 2—6	$3,5$ 3—4	$5,1 \pm 0,64$ 4—7	$5,5 \pm 0,53$ 4—9	$6,0$ 3—9
<i>F₂</i>	<i>n</i>	7	8	11	14	12
	$M \pm m$ lim	$3,4 \pm 0,57$ 2—6	$4,4 \pm 0,49$ 2—6	$4,8 \pm 0,60$ 1—7	$5,3 \pm 0,37$ 3—8	$7,0 \pm 0,51$ 5—11
<i>F₃</i>	<i>n</i>	—	—	—	—	—
	$M \pm m$ lim	—	—	—	—	—

точно представительные выборки по всем сравниваемым группам — мы получили 15 пометов гибридов третьего поколения. Оказалось, что численность пометов гибридов всех поколений полностью совпала ($M=7,7$ детеныша) и, как и по среднегодовым значениям этого показателя, значительно приближается к таковому для полевки Миддендорфа.

Следует, кроме того, обратить внимание на то обстоятельство, что сам годовой цикл изменений численности гибридных пометов имеет особенности, в большей степени сближающие их с полевкой Миддендорфа: резкое снижение в сентябре и меньшая, чем у северосибирской полевки, численность пометов в осенне-зимние месяцы — период минимальной плодовитости.

Поскольку при вскрытии беременных самок, как исходных форм из помесных пар, так и гибридных, не обнаружено ни одного случая резорбции эмбрионов, можно утверждать, что при гибридизации не происходит видимых нарушений эмбрионального развития. Об этом косвенно свидетельствует и численность гибридных пометов, в ряде случаев совпадающая с максимальной для исходных форм.

Наблюдения за скоростью развития молодняка исходных форм и гибридов проводились на животных, родившихся в

M. middendorffi, *M. hyperboreus* и их гибридов

Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
34 6,6±0,24 4—9	28 7,5±0,29 5—11	18 7,1±0,46 4—10	5 4,0±0,32 3—5	7 3,6±0,57 2—5	7 4,0±0,47 3—6	4 3,0 2—4
27 7,9±0,34 5—11	28 8,5±0,36 5—12	8 8,1±0,82 5—12	7 6,7±0,45 5—8	2 5,0 4—6	6 4,8±0,82 2—7	5 4,6±0,68 2—6
11 6,6±0,47 5—9	24 7,2±0,27 5—10	8 8,4±0,72 5—12	11 4,5±0,52 3—8	3 3,0 2—4	7 4,0±0,71 2—7	3 3,3 3—4
19 7,2±0,41 5—11	11 7,7±0,65 5—12	11 7,5±0,48 5—10	— — —	3 3,7 3,4	7 3,9±0,72 2—6	3 4,0 3—5
— — —	15 7,7±0,30 6—10	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —

близкие сроки (в течение одного месяца). При этом фиксировался возраст проявления пяти наиболее легко определяемых признаков: отхождения ушных раковин, появления верхних и нижних резцов, прозревания и открытия слуховых проходов. Объем выборок и полученные результаты представлены в табл. 2, достоверность различий в возрасте проявления перечисленных выше признаков между формами — в табл. 3.

Оказалось, что по первому признаку (возраст отхождения ушных раковин) различия между полевойкой Миддендорфа и северосибирской несущественны, по остальным четырем — вполне достоверны. Однако направленность их не совпадает: значение второго и третьего признаков (возраст прорезания резцов) выше у полевки Миддендорфа, четвертого и пятого (прозревание и открытие слуховых проходов) — у северосибирской.

У гибридов смещение всех признаков по отношению к исходным формам различно. Так, отхождение ушных раковин происходит у них быстрее, чем у родительских форм, причем у гибридов первого поколения этот сдвиг статистически незначим, у второго — вполне достоверен в обоих случаях. По возрасту проявления следующих трех признаков гибриды занимают промежуточное положение, однако по прорезанию резцов (нижних и верхних) сближаются с полевойкой Миддендор-

Таблица 2

**Скорость развития полевки Миддлендорфа, северосибирской полевки
и их помесей, дни**

Признак	<i>M. midden- dorffi</i> (n-113)	<i>M. hyperbo- reus</i> (n-76)	F_1 (n-93)	F_2 (n-64)
Отхождение ушных ра- ковин	$3,34 \pm 0,05^*$	$3,30 \pm 0,086$	$3,24 \pm 0,07$	$2,92 \pm 0,05$
	2—4	2—4	2—4	2—4
Прорезывание нижних резцов	$5,41 \pm 0,08$	$4,80 \pm 0,10$	$5,24 \pm 0,08$	$5,09 \pm 0,07$
	4—7	3—6	4—7	4—6
Прорезывание верхних резцов	$6,50 \pm 0,08$	$6,07 \pm 0,09$	$6,38 \pm 0,09$	$6,47 \pm 0,07$
	5—8	5—7	5—8	5—7
Прозревание	$8,39 \pm 0,06$	$8,87 \pm 0,08$	$8,73 \pm 0,08$	$8,70 \pm 0,09$
	7—10	8—10	7—10	7—11
Открытие слуховых проходов	$10,75 \pm 0,10$	$11,03 \pm 0,09$	$10,86 \pm 0,10$	$11,17 \pm 0,10$
	9—12	10—12	9—11	9—13

* В числителе $M \pm m$, в знаменателе lim.

Таблица 3

**Достоверность различий (t) в скорости проявления регистрируемых
признаков между различными группами полевков**

Признак	<i>M. midden- dorffi</i> — <i>M. hyper- boreus</i>	<i>M. midden- dorffi</i> — F_1	<i>M. hyper- boreus</i> — F_1	<i>M. midden- dorffi</i> — F_2	<i>M. hyper- boreus</i> — F_2	F_1 — F_2 *
Отхождение ушных раковин	0,06	1,25	0,66	6,00	4,75	3,7
Прорезывание ниж- них резцов	4,86	1,54	3,37	3,2	2,41	1,4
Прорезывание верх- них резцов	3,30	1,00	2,30	0,30	3,63	0,8
Прозревание	4,80	3,40	1,27	3,10	1,41	0,0
Открытие слуховых проходов	2,15	0,78	1,30	3,00	1,00	2,6

фа, по прозреванию — с северосибирской. Слуховые проходы открываются у гибридов первого поколения в сроки, достоверно не отличающиеся от исходных форм, у второго — несколько выходят за пределы северосибирской. Различия между гибридами достоверны лишь по времени отхождения ушных раковин и открытия слуховых проходов.

Поскольку значения крайних отклонений по каждому признаку для всех форм невелики, то различия средних, очевидно, возникают за счет сдвига модальных групп.

Полученные данные свидетельствуют, что и в начальный период постэмбрионального развития гибридизация не вызывает никаких нарушений у животных.

ОКРАСКА

Из диагноза С. И. Огнева следует, что северосибирская полевка и полевка Миддендорфа довольно хорошо различаются по окраске.

У полевки Миддендорфа с Северного Урала и Ямала окраска спины «довольно светлая, коричневато-рыжая, с большей или меньшей примесью темно-бурых волос». Окраска номинального подвида «серовато-буроватая, с палевым оттенком. У некоторых особей с большей или меньшей примесью ржавого оттенка» (Огнев, 1950, стр. 236).

Для северосибирской полевки приводится два типа окраски: первый — «интенсивно-черно-бурый», второй — «буроватый с палевым оттенком», причем, как отмечает автор, все описанные экземпляры этого вида добыты зимой.

Таблица 4

Окраска полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов

Группа	Белизна	Показатель оттенка
<i>M. middendorffi</i> (n=92) $M \pm m$ lim	6,01 ± 0,142 3,72—10,13	149,06 ± 0,519 135,93—165,57
<i>M. hyperboreus</i> (n=160) $M \pm m$ lim	2,99 ± 0,077 1,37—6,59	125,14 ± 0,523 103,09—140,66
F_1 (n=152) $M \pm m$ lim	4,71 ± 0,095 1,78—7,70	134,07 ± 0,687 112,64—155,12
F_2 (n=52) $M \pm m$ lim	4,54 ± 0,216 2,18—8,40	128,93 ± 0,936 110,02—147,15
<i>M. middendorffi</i> (Тикси, n=9) $M \pm m$ lim	4,79 ± 0,332 3,50—6,72	130,34 ± 1,786 122,89—140,57

Таблица 5

Достоверность различий окраски
исследованных форм

Сравниваемые формы	t	
	Белиз-на	Показа-тель оттенка
<i>M. middendorffi</i> — <i>M. hyperboreus</i>	13,25	32,45
<i>M. middendorffi</i> — F_1	7,51	17,55
<i>M. middendorffi</i> — F_2	5,70	27,92
<i>M. hyperboreus</i> — F_1	14,10	10,13
<i>M. hyperboreus</i> — F_2	6,77	4,83
F_1 — F_2	0,72	6,06
<i>M. middendorffi</i> (виварий) — <i>M. middendorffi</i> (Тикси)	3,38	19,06
<i>M. hyperboreus</i> — <i>M. middendorffi</i> (Тикси)	5,28	5,10

Исходя из изложенного выше мы сочли целесообразным провести сравнительное изучение окраски как исходных форм, так и их гибридов в обоих поколениях. Средние значения количественных характеристик окраски для каждой группы приводятся в табл. 4, достоверность различий по этим показателям между исходными формами и гибридами — в табл. 5.

Как видно из этих данных, полевка Миддендорфа имеет значительно более светлую и насыщенную охристо-рыжими тонами окраску, чем северосибирская. Окраска гибридов — промежуточная между их родительскими формами; однако более близкая к северосибирской; окраска гибридов первого поколения еще

более смещается в том же направлении у гибридов второго поколения. Последнее, видимо, следствие доминантности темной окраски. Различия (см. табл. 5) между всеми группами абсолютно достоверны (кроме различия по белизне между F_1 и F_2) во всех случаях.

Рис. 1 и 2, на которых нанесены значения окраски для каждого измеренного экземпляра, наглядно показывают диапазон изменчивости этого признака как у исходных форм, так и у гибридов.

Несмотря на то, что исходным материалом для создания лабораторной колонии северосибирской полевки послужили, как уже упоминалось, две пары однородных по окраске животных — очень темных, почти черных с буроватым оттенком, — их потомство в первом и последующих поколениях оказалось весьма разнородным по окраске: от темных, подобно «основателям», до охристо-серых, не отличимых по окраске от полевки Миддендорфа. Следует упомянуть, что столь широкий диапазон варьирования окраски потомства, полученного от крайне немногочисленной группы «основателей», еще раз подтверждает, что «при полигенной детерминированности признака даже не-

большая выборка из популяции представляет всю популяцию» (Шварц и др., 1966, стр. 32).

На рис. 1 видно, что по окраске полевки Миддендорфа и северосибирская сливаются в непрерывный ряд, не образуя хиатуса. Правда, зона интерградации весьма незначительна, однако следует учитывать, что мы работали с уральским под-

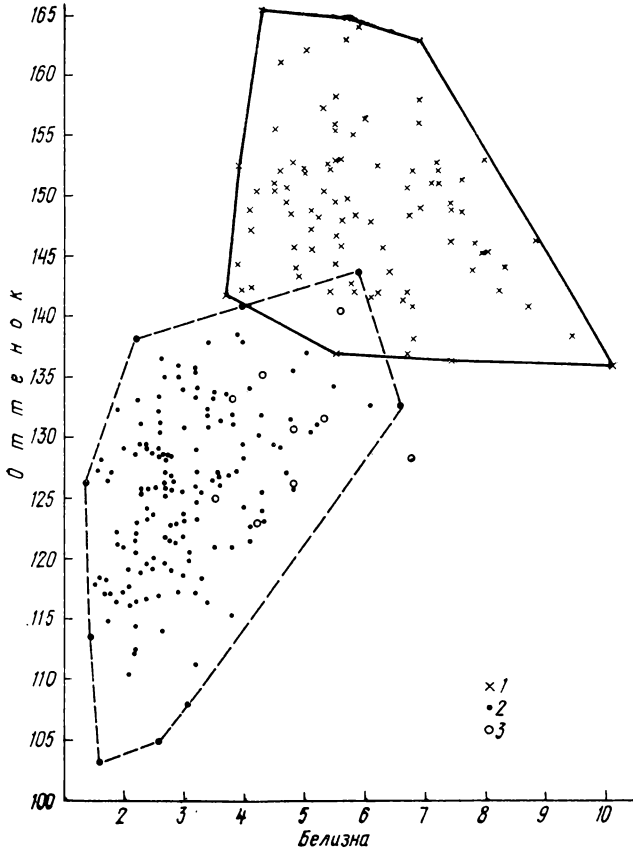


Рис. 1. Колориметрическая характеристика окраски полевков:

1—Миддендорфа, 2—северосибирской, 3—Миддендорфа (Тикси).

видом полевки Миддендорфа (*M. t. gyphaeus*), существенно отличающимся по окраске от номинального. Девять экземпляров полевки Миддендорфа номинального подвида (Тикси), измеренных нами, почти полностью размещаются на графике в диапазоне изменчивости северосибирской полевки, а по средним значениям занимают промежуточное положение между гибри-

дами первого и второго поколения. Они статистически достоверно отличаются по обоим показателям как от северосибирской полевки, так и от *M. t. rufhaeus* из лабораторной колонии.

На рис. 2. нанесены характеристики окраски гибридов на фоне экспериментально установленных пределов варьирования

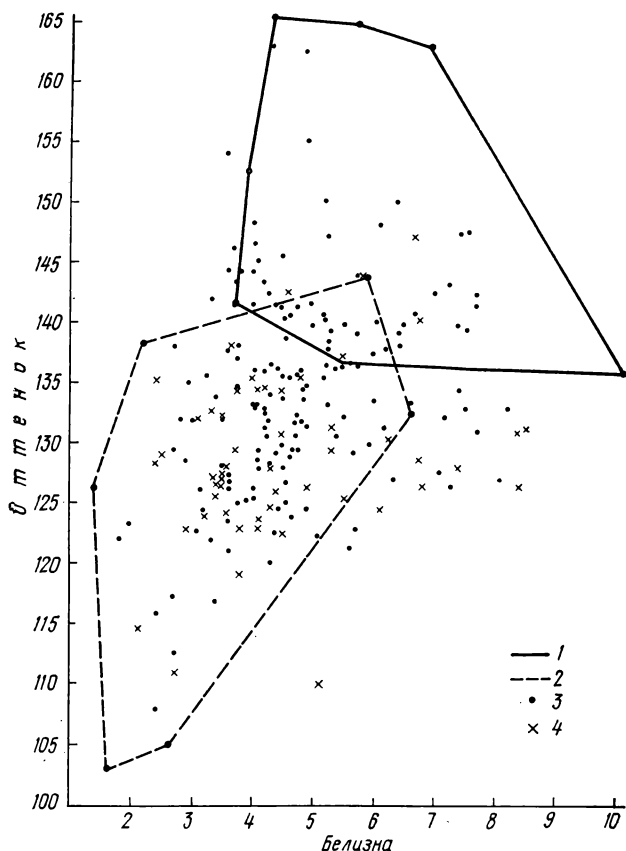


Рис. 2. Колориметрическая характеристика окраски гибридов.

Пределы варьирования окраски: 1 — полевки Миддендорфа, 2 — северосибирской; 3 — окраска F_1 , 4 — окраска F_2

окраски исходных форм. Как можно видеть, за пределы изменчивости родительских форм выходит 10,5% гибридов первого и 17,7% второго поколения, в основном в сторону посветления по сравнению с северосибирской полевкой. В то же время отмечается и явное смещение окраски гибридов в сторону северосибирской полевки: 27% гибридов первого поколения размещается в зоне изменчивости полевки Миддендорфа, 73% — в зоне

северосибирской, гибридов второго поколения — соответственно 7,7 и 75%. В зоне интерградации исходных форм размещается 10,5% гибридов первого поколения.

Таким образом, различия в окраске между исследованными формами, хотя и достоверны статистически, не выходят за пределы, известные для несомненных подвидов полевков, в частности, номинального (*M. gregalis gregalis*) и северного (*M. g. major*) подвидов узкочерепной полевки. Следует, кроме того, учесть, что даже небольшая выборка полевки Миддендорфа номинального подвида позволяет с достаточной уверенностью говорить о его значительно большей близости по окраске к северосибирской полевке.

Краниологические показатели

Абсолютные размеры черепа и его частей. Сопоставление абсолютных значений упоминавшихся краниологических характеристик исходных форм показало, что все они в значительной степени трансгрессируют.

Более того, в шести случаях из восьми пределы варьирования этих показателей у северосибирской полевки полностью укладываются в пределы варьирования соответствующих признаков у полевки Миддендорфа (рис. 3). Исключение представляют лишь межглазничная ширина и длина мозговой части черепа. Пределы так же, как и средние значения этих признаков, у северосибирской полевки сдвинуты в сторону больших абсолютных значений. Однако и здесь трансгрессия настолько велика (табл. 6), что различия могут быть обнаружены лишь на больших сериях черепов.

По средним значениям всех изученных краниологических показателей различия между формами статистически достоверны.

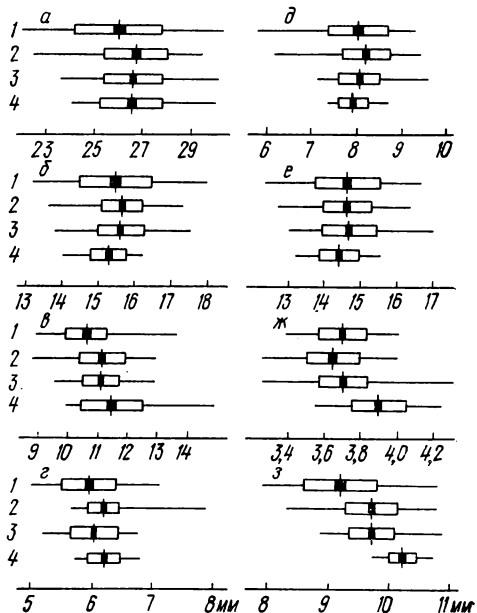


Рис. 3. Абсолютные размеры краниологических показателей.

1 — полевка Миддендорфа, 2 — северосибирская полевка, 3 — F_1 , 4 — F_2 . а — кондлобазальная длина черепа; б — длина лицевой части; в — длина мозговой части; г — длина верхнего зубного ряда; д — длина диастемы; е — ширина скулы; ж — межглазничная ширина; з — высота черепа на уровне слуховых барабанов.

Абсолютные размеры черепа и его частей

Группа		Кондилобазальная длина	Длина лицевой части	Длина мозговой части
Полевка Миддендорфа (n=72)	lim	22,10—30,65	13,15—18,05	8,95—12,65
	$M \pm m$ Cv	$26,0 \pm 0,21$ 6,88	$15,40 \pm 0,12$ 6,65	$10,65 \pm 0,09$ 7,27
Северосибирская полевка (n=62)	lim	24,15—30,05	14,00—16,25	9,95—14,85
	$M \pm m$ Cv	$26,55 \pm 0,16$ 4,77	$15,20 \pm 0,06$ 3,18	$11,35 \pm 0,13$ 9,27
Гибриды первого поколения (n=180)	lim	22,60—29,50	13,65—17,25	8,80—12,95
	$M \pm m$ Cv	$26,75 \pm 0,10$ 4,74	$15,70 \pm 0,05$ 4,36	$11,05 \pm 0,06$ 6,91
Гибриды второго поколения (n=170)	lim	23,40—30,10	13,75—17,55	9,55—12,80
	$M \pm m$ Cv	$26,65 \pm 0,10$ 4,65	$15,65 \pm 0,05$ 4,50	$11,05 \pm 0,05$ 5,45

Абсолютные размеры черепа и его частей

Группа		Кондилобазальная длина	Длина лицевой части	Длина мозговой части
Полевка Миддендорфа (n=25)	lim	25,0—30,75	14,85—18,10	10,15—12,15
	$M \pm m$ Cv	$27,7 \pm 0,30$ 5,38	$16,35 \pm 0,17$ 5,15	$11,30 \pm 0,10$ 4,59
Северосибирская полевка (n=10)	lim	27,7—31,45	14,85—17,75	11,4—13,7
	$M \pm m$ Cv	$29,1 \pm 0,41$ 4,40	$16,85 \pm 0,31$ 5,88	$12,25 \pm 0,25$ 6,42
Гибриды первого поколения (n=45)	lim	25,3—32,0	15,1—18,6	10,20—13,60
	$M \pm m$ Cv	$29,2 \pm 0,23$ 5,18	$17,15 \pm 0,12$ 4,61	$12,05 \pm 0,12$ 6,37

При сравнении зверьков I возрастной группы северосибирская полевка имеет несколько большую кондилобазальную длину ($t=2,1$), большую межглазничную ширину и высоту черепа (см. табл. 1), что противоречит литературным данным о

Таблица 6

у полевок I возрастной группы, *ММ*

Длина зубного ряда верхней челюсти	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
5,00—7,15 5,95±0,05 7,56	5,85—9,30 8,10±0,09 8,90	12,35—16,70 14,70±0,11 6,19	3,40—4,00 3,70±0,02 3,39	7,90—10,85 9,2±0,07 6,71
5,70—6,80 6,20±0,03 3,81	7,35—8,70 7,95±0,04 3,65	13,20—15,65 14,4±0,07 3,64	3,55—4,25 3,90±0,02 3,86	9,70—10,75 10,2±0,03 2,21
5,65—7,85 6,20±0,03 6,51	5,25—9,35 8,25±0,04 6,91	12,80—16,50 14,70±0,05 4,63	3,25—4,00 3,65±0,01 3,79	8,30—10,60 9,70±0,03 4,36
5,20—6,70 6,05±0,02 4,59	7,20—9,60 8,10±0,03 5,49	13,05—17,05 14,75±0,06 5,02	3,25—4,30 3,70±0,02 5,25	8,90—10,90 9,70±0,03 3,82

Таблица 7

у полевок II возрастной группы, *ММ*

Длина зубного ряда	Длина диастемы	Скуловая ширина *	Межглазничная ширина	Высота черепа
5,75—7,00 5,20±0,07 5,23	7,80—9,60 8,65±0,09 5,39	14,35—17,55 15,75±0,17 5,27	3,40—4,10 3,75±0,04 4,84	8,90—10,30 9,55±0,07 3,80
6,15—7,70 6,70±0,17 7,91	8,10—9,60 8,80±0,16 5,83	15,0—17,7 15,95±0,29 5,79	3,55—4,05 3,80±0,05 4,50	10,0—11,05 10,60±0,11 3,38
6,05—7,60 6,60±0,05 5,31	7,90—10,00 9,05±0,07 5,24	13,5—18,6 16,30±0,17 7,07	3,40—4,00 3,70±0,02 3,66	8,65—11,30 10,05±0,09 5,95

ней (Огнев, 1950; Кривошеев, 1963), как о форме с более мелким черепом. Несколько большая ширина скулы полевки Миддендорфа, наоборот, совпадает с этими данными.

С возрастом различия между сравниваемыми формами по

Таблица 6

Индексы краниологических признаков у полевок I возрастной группы, %

Группа	Лицевая часть черепа	Мозговая часть черепа	Длина зубного ряда	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
Полевка Миддендорфа (n=72)							
lim	56,98—61,60	38,40—43,02	21,61—24,63	30,06—32,65	54,70—59,92	12,82—15,83	33,15—37,8
$M \pm m$	59,53 \pm 0,19	40,53 \pm 0,19	23,31 \pm 0,12	31,20 \pm 0,11	56,77 \pm 0,21	14,46 \pm 0,12	35,60 \pm 0,19
Cv	1,85	2,72	2,85	1,98	2,19	4,97	3,12
Северосибирская полевка (n=62)							
lim	58,58—58,80	41,20—49,92	20,30—25,09	27,12—32,08	48,92—58,03	12,98—16,63	34,28—41,58
$M \pm m$	57,17 \pm 0,33	42,93 \pm 0,35	23,52 \pm 0,19	29,79 \pm 0,20	54,69 \pm 0,37	15,01 \pm 0,15	38,87 \pm 0,29
Cv	3,41	4,82	4,83	3,95	3,95	5,77	4,46
Гибриды первого поколения (n=180)							
lim	57,27—61,06	38,94—42,73	22,03—25,44	29,76—31,91	53,64—58,44	11,89—16,45	33,08—39,82
$M \pm m$	59,94 \pm 0,15	41,03 \pm 0,15	23,72 \pm 0,14	31,11 \pm 0,09	55,12 \pm 0,19	14,06 \pm 0,18	36,49 \pm 0,27
Cv	1,50	2,19	3,41	1,64	2,07	7,70	4,39
Гибриды второго поколения (n=170)							
lim	53,86—61,49	38,51—46,14	20,7—24,38	28,81—32,46	52,26—58,95	12,29—15,29	34,48—39,38
$M \pm m$	58,63 \pm 0,30	41,36 \pm 0,31	22,83 \pm 0,15	30,45 \pm 0,15	55,58 \pm 0,27	13,63 \pm 0,12	36,48 \pm 0,20
Cv	3,09	4,39	3,84	2,86	2,86	5,21	3,20

некоторым признакам (скуловая ширина, межглазничная ширина) сглаживаются; различия по кондилобазальной длине, напротив, заметно возрастают (табл. 7). Трансгрессия всех исследованных показателей сохраняется и во II возрастной группе, причем она настолько велика, что ни один из этих показателей не может быть использован в качестве диагностического признака для отнесения отдельного экземпляра к одной из форм.

Гибриды первого поколения по ряду признаков занимают промежуточное положение (высота черепа, длина мозговой части), по другим сближаются с одной из исходных форм (по скуловой ширине и длине диастемы — с полевкой Миддендорфа, по кондилобазальной длине и длине зубного ряда — с северосибирской). Длина лицевой части гибридов достоверно больше, чем у обеих исходных форм. Межглазничный промежуток, наоборот, достоверно меньше, хотя разница в абсолютных значениях между этой группой и полевкой Миддендорфа очень невелика. Во второй возрастной группе гибриды первого поколения по всем признакам, кроме высоты черепа, сохраняющей промежуточное значение, приближаются к северосибирской полевке. У гибридов второго поколения уменьшается длина зубного ряда и диастемы, несколько снижается длина лицевой части черепа, а межглазничная ширина полностью совпадает с ее размером у полевки Миддендорфа.

Относительные значения (индексы) основных краниологических показателей. Различия между сравниваемыми формами по кондилобазальной длине черепа затрудняют оценку различий между ними по другим признакам, поскольку они могут быть коррелятивно связаны с изменением общих размеров черепа. Более удобны в этом отношении относительные размеры различных отделов черепа, отражающие различия в пропорциях.

Анализ индексов основных краниологических показателей позволяет установить своеобразие пропорций черепа у каждой из исследованных форм, значительно слабее проявляющееся при сопоставлении абсолютных величин. Прежде всего полевка Миддендорфа отличается достоверно большим, чем северосибирская, индексом диастемы (табл. 8). Поскольку диастема связана положительной коррелятивной зависимостью с лицевой частью черепа, этот вид характеризуется и большим индексом всего лицевого отдела. Более заметной при сопоставлении индексов становится и «широкоскулость» полевки Миддендорфа. Северосибирская полевка отличается достоверно большим индексом мозговой части черепа, высоты черепа и межглазничной ширины.

С возрастом различия по относительным показателям между сравниваемыми формами по ряду признаков сглаживаются (табл. 9). Вполне достоверным остается больший индекс скуло-

Индексы краниологических признаков у полевок II возрастной группы, %

Группа	Лицевая часть черепа	Мозговая часть черепа	Длина зубного ряда	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
Полевка Миддендорфа ($n=25$)							
lim	56,51—60,82	39,18—43,86	19,19—24,25	29,26—32,73	55,30—58,91	12,36—14,67	32,8—36,93
$M \pm m$	$59,11 \pm 0,22$	$40,90 \pm 0,24$	$22,43 \pm 0,26$	$31,23 \pm 0,18$	$56,92 \pm 0,19$	$13,50 \pm 0,12$	$34,56 \pm 0,21$
Cv	1,89	2,97	5,86	2,89	1,65	4,44	3,10
Северосибирская полевка ($n=10$)							
lim	53,61—59,65	40,35—46,39	20,99—25,84	28,67—32,01	53,38—55,96	12,12—14,44	35,14—38,87
$M \pm m$	$57,83 \pm 0,65$	$42,18 \pm 0,65$	$22,99 \pm 0,52$	$30,30 \pm 0,36$	$54,86 \pm 0,28$	$13,08 \pm 0,25$	$36,39 \pm 0,40$
Cv	3,57	4,90	7,22	3,77	1,61	6,07	3,51
Гибриды первого поколения ($n=45$)							
lim	55,17—60,62	39,38—44,83	21,09—24,60	28,81—32,79	52,75—63,48	11,38—15,81	29,83—37,87
$M \pm m$	$58,69 \pm 0,18$	$41,30 \pm 0,18$	$22,60 \pm 0,12$	$30,92 \pm 0,13$	$55,87 \pm 0,36$	$12,68 \pm 0,15$	$34,49 \pm 0,27$
Cv	2,10	2,98	3,51	2,91	4,34	1,00	1,82

вой ширины у полевки Миддендорфа и высоты черепа у северосибирской.

Гибриды первого поколения занимают промежуточное положение по индексам длины мозговой части и высоты черепа, по индексам лицевой части и диастемы сближаются с полевкой Миддендорфа, а по индексам длины зубного ряда и скуловой ширины — с северосибирской. Индекс лицевой части черепа у гибридов первого поколения выше, чем у любой из исходных форм, однако различия с полевкой Миддендорфа статистически недостоверны. Индекс межглазничной ширины у гибридов первого поколения, наоборот, ниже, чем у исходных форм, но не отличается достоверно от такового у полевки Миддендорфа.

Гибриды второго поколения по индексу лицевой части черепа занимают промежуточное положение между исходными формами, как и по большинству остальных показателей. Индекс межглазничного промежутка, несмотря на то что его абсолютное значение совпадает с таковым у полевки Миддендорфа, остается заметно меньшим, чем у исходных форм.

Следует отметить, что пределы изменчивости индексов трансгрессируют столь же значительно, как и абсолютных показателей.

Изменчивость M^3 . В систематике серых полевок большое значение имеет строение коренных зубов, в частности, третьего верхнего коренного (M^3). С другой стороны, в ряде работ (Мартьянова, 1963; Ангерманн, 1973; Stein, 1958; Zimmermann, 1958) анализируется внутривидовая изменчивость структуры M^3 . С этой точки зрения изучение изменчивости M^3 у сравниваемых форм приобретает особый интерес.

При изучении M^3 у северосибирской полевки и полевки Миддендорфа обращает на себя внимание чрезвычайная изменчивость его жевательной поверхности. Изменчивость проявляется, во-первых, в варьировании числа эмалевых петель, во-вторых, в числе входящих и выступающих углов на наружной и внутренней стороне зуба — складчатости. Кроме того, встречаются различные варианты объединения эмалевых петель.

Количество эмалевых петель на всем просмотренном материале варьирует от одного до шести. В исходном случае их пять (Огнев, 1950). При уменьшении их количества два или несколько замкнутых пространств объединены в одно, в предельном случае жевательная поверхность зуба представлена одним общим сплошным пространством, контуры которого ограничены эмалью так, что оно не подразделяется на отдельные петли соответственно выступающим углам. Можно отметить также и противоположную тенденцию к увеличению количества петель от исходного до шести. В этом случае последнее зубное поле подразделяется на два. При одинаковом количестве эмалевых петель встречаются различные варианты их объединения.

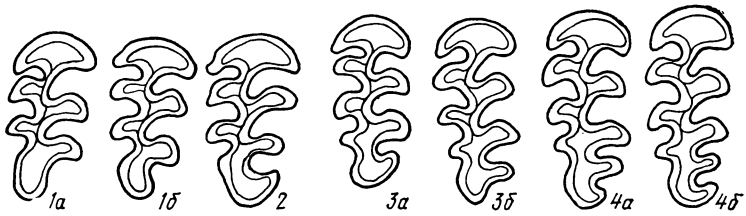


Рис. 4. Изменчивость степени складчатости у полевок Миддендорфа и северосибирской.

1a, 1b — *f. simplex*; 2 — *f. typica*; 3a, 3b — *f. duplicata*; 4a, 4b — *f. variabilis*.

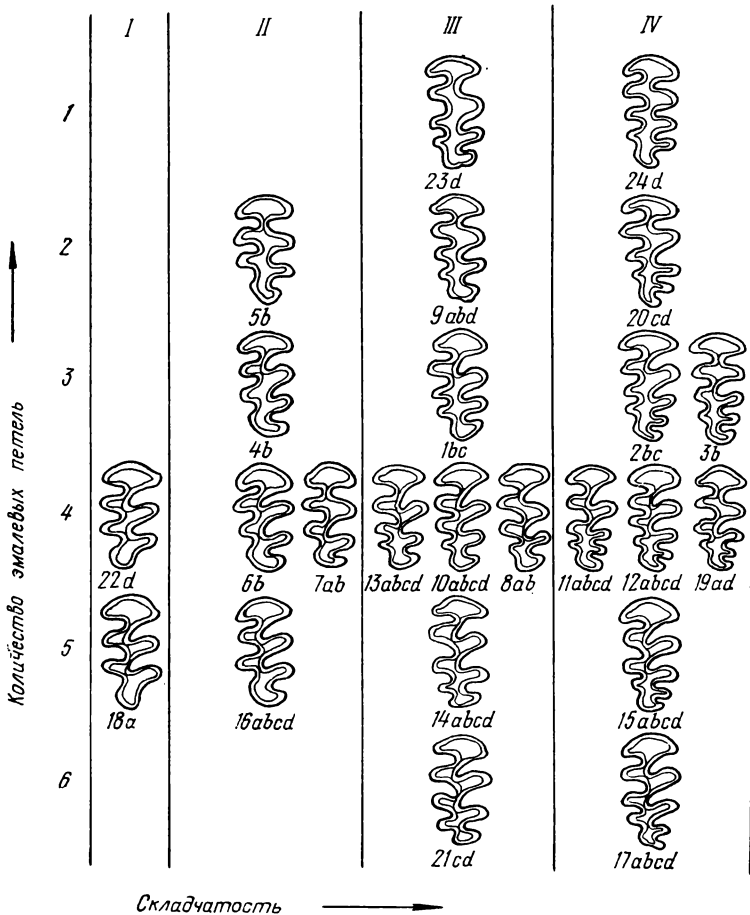


Рис. 5. Морфотипы M^3 у полевок Миддендорфа (a), северосибирской (d) и гибридов первого (b) и второго (c) поколений.

I — *f. simplex*, II — *f. typica*, III — *f. duplicata*, IV — *f. variabilis*.

По степени складчатости также наблюдается очень большое разнообразие (рис. 4). Если выделять самостоятельными классами все представленные на рисунке варианты, то в сочетании с различным количеством эмалевых петель на изученном материале можно выделить 41 морфотип M^3 . Такое количество морфоти-

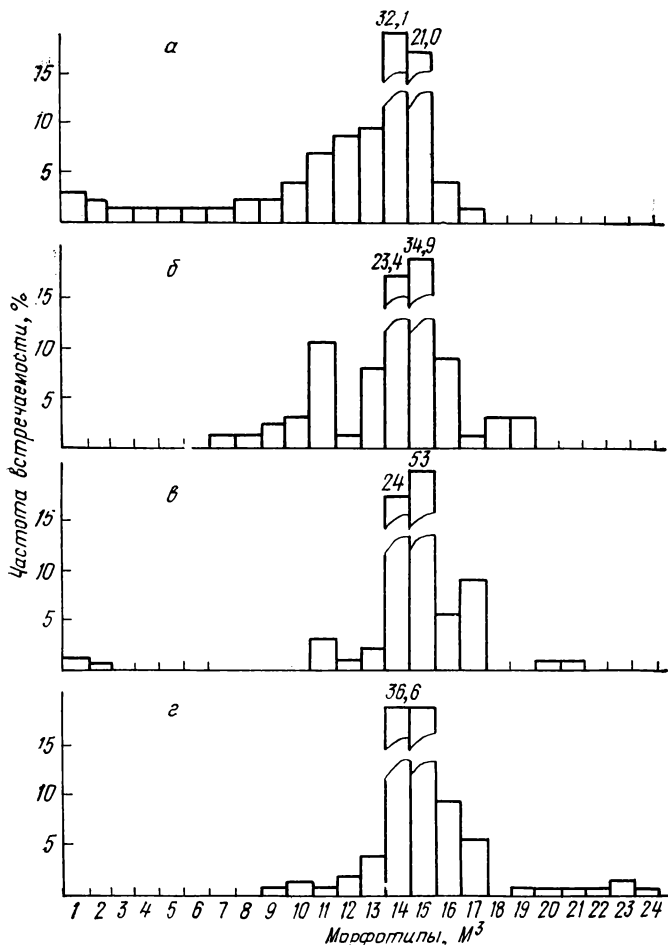


Рис. 6. Частота встречаемости морфотипов M^3 у полевок северо-сибирской (α), Миддендорфа (β) и гибридов первого (γ) и второго (δ) поколений.

пов затрудняет анализ, поэтому все переходные по степени складчатости формы были разделены на четыре класса, соответствующие четырем типам строения M^3 у *Microtus arvalis*, по Реригу и Бернеру (Rörig, Börner, 1905), т. е. f. *simplex*, f. *typica*, f. *duplicata* и f. *variabilis* (см. рис. 4).

При таком подходе к анализу изменчивости M^3 на изученном материале было выделено 24 морфотипа M^3 . Выделенные морфотипы оказалось возможным расположить в двухмерной схеме в соответствии с отмеченными выше направлениями изменчивости (рис. 5). Помещение конкретного морфотипа в конкретную графу производится в соответствии со степенью складчатости; горизонтальные

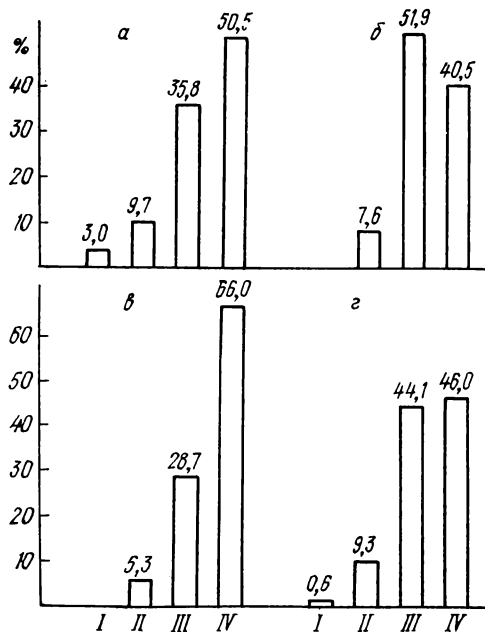


Рис. 7. Частота встречаемости морфотипов M^3 с различной степенью складчатости: а — у полевок Миддендорфа, б — северосибирской, в — гибридов первого и второго поколений.

I — f. simplex; II — f. typica; III — f. duplicata; IV — f. variabilis.

втором поколении, где появляются еще три новых морфотипа (22—24).

Более детальное сравнение изменчивости M^3 у полевок Миддендорфа и северосибирской удобно провести по каждому из факторов (степень складчатости и количество петель эмали) в отдельности.

Частота встречаемости морфотипов M^3 с различной степенью складчатости у изученных групп полевок представлена в виде гистограммы (рис. 7). Для обеих исходных форм характерно преобладание морфотипов с осложненной структурой,

ряды соответствуют количеству эмалевых петель. Гистограмма (рис. 6) показывает частоту встречаемости различных морфотипов M^3 у полевок Миддендорфа, северосибирской и двух поколений гибридов. Видно, что хотя у каждой из исходных форм есть специфические морфотипы M^3 (1—6 для северосибирской, 18 и 19 для полевки Миддендорфа), но встречаются они довольно редко: к одиннадцати общим морфотипам относится 94,2% экземпляров северосибирской полевки и 91,2% полевки Миддендорфа.

При гибридизации как в первом, так и во втором поколении преобладают морфотипы, общие для родительских форм; однако уже в первом поколении появляются морфотипы, которых не было у исходных форм (20, 21). Они сохраняются и во

что уже отмечалось С. И. Огневым (1950). Полевка Миддендорфа обладает более широким диапазоном изменчивости M^3 по степени складчатости. У нее представлены все формы от *f. simplex* до *f. variabilis*, причем чаще встречается последняя. У северосибирской полевки на нашем материале *f. simplex*

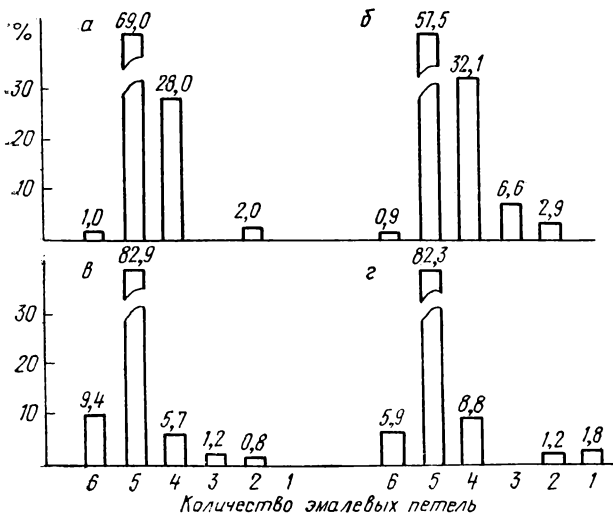


Рис. 8. Распределение морфотипов M^3 по количеству эмалевых петель у полевок: а — Миддендорфа, б — северосибирской, в — гибридов первого и г — второго поколений.

обнаружить не удалось. Имеется некоторая разница и в частоте. У северосибирской полевки в количественном отношении наиболее широко представлена *f. duplicata*. С. И. Огнев (1950) указывает на отсутствие *f. simplex* у обеих форм полевок. По нашим данным, *f. simplex* обнаружена только у полевки Миддендорфа и то типично выражена только в одном экземпляре. Два других случая, отнесенные нами к *f. simplex*, скорее представляют собой переходную стадию к *f. typica* (см. рис. 4, 1б), но четвертый зубец на внутренней стороне выражен не явно. В первом поколении гибридов *f. simplex* не проявилась.

Характер количественного распределения морфотипов по степени складчатости больше напоминает таковой у полевки Миддендорфа: *f. variabilis* также встречается чаще остальных. Второе поколение гибридов обнаруживает вновь некоторое расширение изменчивости по степени складчатости, выщепляется, хотя и в единственном экземпляре, *f. simplex*. Такой характер наследования *f. simplex* согласуется с мнением, высказанным К. Циммерманом (Zimmermann, 1935), что это рецессивная мутация. Преобладание *f. variabilis* во втором поколении стано-

вится менее явным. Частоты *f. duplicata* и *f. variabilis* практически уравнивают друг друга.

Распределение морфотипов по количеству эмалевых петель у сравниваемых групп полевков также обнаруживает как сходные моменты, так и некоторое своеобразие (рис. 8). У обеих форм количество петель эмали варьирует от двух до шести, а по частоте встречаемости преобладают зубы с пятью и четырьмя эмалевыми петлями; однако у полевки Миддендорфа не было обнаружено ни одного морфотипа с тремя эмалевыми петлями. В первом поколении гибридов картина качественно не изменяется, но несколько уменьшается доля морфотипов с объединенными петлями. В основном имеются зубы исходного типа с пятью петлями эмали, встречаются и морфотипы с тремя эмалевыми петлями. Для второго поколения гибридов, с одной стороны, характерно расширение границ изменчивости эмалевых петель — появляются однопетельные зубы, которые не были отмечены ни у одной из родительских форм; с другой стороны, гибриды второго поколения, как и полевка Миддендорфа, не имеют морфотипов с тремя эмалевыми петлями.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Довольно значительные различия в плодовитости полевков Миддендорфа и северосибирской не превышают, однако, хронологической и географической изменчивости этого показателя для разных популяций многих видов полевков. Плодовитость помесных и гибридных пар не выходит за пределы этого показателя у исходных форм, но заметно приближается к одной из них — полевке Миддендорфа.

Отсутствие нарушений половой аттракции подтверждается очень близкими по значению сроками появления пометов после формирования пар во всех вариантах скрещивания. Гибридизация не вызывает ни снижения плодовитости (что подтверждается наблюдениями за гибридными пометами трех поколений), ни нарушения эмбрионального и постэмбрионального развития. Все это позволяет уверенно констатировать полное отсутствие генеративной изоляции между полевками Миддендорфа и северосибирской.

Различия в окраске между северосибирской полевкой и полевкой Миддендорфа вполне достоверны по средним показателям, а зона интерградации очень невелика. Окраска номинального подвида (см. табл. 4 и рис. 1) значительно ближе к окраске северосибирской полевки, чем уральского подвида, а по средним показателям достоверно отличается от обеих исследованных форм. Таким образом, зона интерградации значительно увеличивается за счет номинального подвида. Гибриды по окраске занимают промежуточное положение между родительскими формами и практически не отличаются от номинального под-

вида. Это позволяет утверждать, что различия по окраске между исследованными формами не выходят за пределы подвидовых, тем более, что известны случаи значительно больших различий между несомненными подвидами (Шварц и др., 1960).

Статистически достоверные различия краниологических характеристик исследуемых форм невелики в абсолютном выражении и могут быть обнаружены лишь при сравнении значительных выборок; кроме того, лимиты всех признаков настолько трансгрессируют, что ни один из них не может иметь диагностического значения. Различия такого уровня обычны для подвидов. Гибриды по большинству признаков занимают промежуточное положение между исходными формами и лишь по двум выходят за их пределы (да и то отклонения эти в значительной степени сглаживаются с возрастом). Это также приводит нас к убеждению, что различия между полевкой Миддендорфа и северосибирской не превышают подвидового ранга.

Сказанное относится и к индексам краниологических показателей: вследствие значительной трансгрессии ни один из них не может быть использован в качестве диагностического.

Несмотря на то что каждая из сравниваемых форм полевок имеет специфические морфотипы M^3 , более 90% животных в каждой из них обладает морфотипами, общими для всех форм.

Новые морфотипы, появляющиеся у гибридов, распадаются на две группы: первая — результат рекомбинации числа петель и степени складчатости (20, 21, 22-й морфотипы) из «запаса изменчивости» родительских форм; вторая связана с появлением нового типа жевательной поверхности (23, 24-й морфотипы). Вместе с тем доля их настолько невелика, что не исключает возможности обнаружения их у исходных форм.

Нам неизвестны литературные источники, содержащие данные по изменчивости M^3 на внутривидовом уровне у этих форм. Однако высокий процент общих морфотипов и характер образования новых при гибридизации подтверждает близкое сходство полевок Миддендорфа и северосибирской. Как уже говорилось, данная точка зрения подтверждается анализом кариотипов этих форм (Гилева, 1972).

На основании изложенного мы пришли к убеждению, что полевка Миддендорфа и северосибирская полевка представляют подвиды одного вида — *Microtus middendorffi*, Poljakov, 1881, включающего три подвида: *Microtus middendorffi middendorffi*, Poljakov, 1881; *Microtus middendorffi ryphaeus*, Heptner, 1948; *Microtus middendorffi hyperboreus*, Vinogradov, 1933.

ЛИТЕРАТУРА

- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*). — Проблемы эволюции, т. 3. Новосибирск, «Наука», 1973.
Башенина Н. В. Внутривидовая дифференциация *Microtus arvalis* Pallas, 1773 и ее связь с историей ареала. — Внутривидовая изменчивость

наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (Урал. фил. АН СССР).

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., «Просвещение», 1965.

Большаков В. Н., Васильев А. Г., Васильева И. А. Характер изменчивости краниологических признаков закаспийской и обыкновенной полевки. — Научн. докл. высш. школы, «Биол. науки», 1973, № 11.

Гилева Э. А. Хромосомный полиморфизм у двух близких субарктических полевков (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа). — Докл. АН СССР, 1972, т. 203, № 3.

Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных Южного Ямала. — Материалы к познанию флоры и фауны СССР, нов. сер. отд. зоологии, 1941, вып. 4.

Корзинкина Е. М. Экология и динамика численности мышевидных грызунов Южного Ямала. — Труды Арктического ин-та, 1946, вып. 194.

Кривошеев В. Г. Морфобиологические особенности северосибирской полевки (*Microtus hyperboreus* Vinogr.). — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 5.

Ляпунова Е. А., Кривошеев В. Г. Гетероморфизм хромосом *Microtus hyperboreus* и *Microtus Middendorffi* и систематическое положение этих видов. — Тезисы к II Всесоюзному совещанию по млекопитающим. Новосибирск, 1969.

Мартынова М. Д. О вариациях строения коренных зубов у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas). — Научн. докл. высш. школы, «Биол. науки», 1963, № 2.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны, т. 7. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Покровский А. В., Кривошеев В. Г., Гилева Э. А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевков (*Microtus Middendorffi*, Poljakov, 1881; *M. hyperboreus*, Vinogradov, 1933). — Экология, 1970, № 1.

Покровский А. В., Смирнов В. С., Шварц С. С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций. — Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, 1962, вып. 29.

Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала. — Изв. АН СССР, 1933, вып. 4.

Шварц С. С. К экологии полевки Миддендорфа. — Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Полевка Миддендорфа. — Млекопитающие Ямала и Полярного Урала, т. 1. Свердловск, 1971.

Шварц С. С., Копейн К. И., Покровский А. В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевки *Microtus gregalis* Pallas, *M. g. major*, Ogniew и их помесей. — Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 6.

Шварц С. С., Покровский А. В., Овчинникова Н. А. Экспериментальное исследование принципа основателя. — Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, 1966, вып. 51.

Rösig G., Börner C. Studien über Gebiss mitteleuropäischer rezenter Mäuse. — Arb. Keis. Biol. Anst. Land-Forstwirtschaft, 1905, Bd 2.

Stein O. H. W. Über den Selektionswert der Simplexzahnform bei der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas). — Zool. Ib. (Syst.), 1958, Bd 86, H. 1/2.

Zimmermann K. Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmause. — Arch. Naturgesch. N. F., 1935, Bd 4.

Zimmermann K. Selektionwert der Simplexzahnform bei der Feldmaus. — Zool. Ib. (Syst.), 1958, Bd 86, H. 1/2.