

УДК 599.323.4

И. В. Загороднюк

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ И ДИАГНОСТИКА ГРЫЗУНОВ РОДА *MUS* ИЗ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ СООБЩЕНИЕ 1

Таксономічна ревізія та діагностика гризунів роду *Mus* зі Східної Європи. Повідомлення І. Загороднюк, І. В. — Аналіз таксономічної історії гризунів роду *Mus*, що населяють Молдавію, Україну та європейську частину Російської Федерації. Детально розглянуто підстави опису екологічних рас та встановлення відповідних їм таксонів видової групи, придатність назв усіх дотепер згадуваних форм. *Mus hortulanus*, як і *Mus nordmanni*, слід розглядати у складі виду *Mus musculus*. Курганцева миша — самостійний вид роду *Mus*, якому однозначно відповідає опис *M. sergii*, що розглядається тут як підвид виду *M. spicilegus*. Запропоновано схему взаємвідношень східноєвропейських форм, яка враховує попередні екологічні класифікації (раси «хатня», «степова», «садова», «курганцева») та різного гатунку таксономічної концепції (визнання видів *M. musculus*, *M. hortulanus*, *M. sergii* тощо). Розглянуто історію таксономії та систематичне положення відомих з прилеглих територій *Mus* «domesticus», *M. tataricus*, *M. spicilegus* та *Mus wagneri*, критерії встановлення таксономічної гетерогенності *Mus*.

Ключові слова: *Mus*, таксономія, номенклатура, поширення, Східна Європа.

Taxonomic Revision and Diagnostics of the Rodent Genus *Mus* from Eastern Europe. Communication 1. Zagorodniuk, I. V. — Taxonomic history of the genus *Mus* from the territory of Ukraine, Moldavia and European part of Russian Federation is studied. A detailed analysis of reasons for descriptions of ecological races (house, steppe, garden, mound-building mice) and the basis for established taxa as well as validity of all used species group names (*hortulanus*, *wagneri*, *sergii*, *tataricus*, *spicilegus*, *domesticus* etc., 17 taxa in a total). *Mus hortulanus* and *M. nordmanni* should be considered in the staff of the one species *Mus musculus*. One of the "steppe" races, called mound (hillock, or burrowing) mice, is the separate species of *Mus*; its ecological features completely correspond to the description of *M. sergii*. The later should be considered as conspecific taxa of Pannonian *M. spicilegus*. Proposed classification scheme agrees with traditional notions about ecological races and their taxonomic status in different systems. Taxonomic history and systematic position of the all taxa mentioned for the adjacent regions (*Mus* «domesticus», *M. tataricus*, *M. spicilegus* and *M. wagneri*) and the criteria for the establishing of *Mus* taxonomic heterogeneity are considered.

Key words: *Mus*, taxonomy, nomenclature, distribution, Eastern Europe.

В фауне Восточной Европы имеется несколько политипических групп грызунов, прогресс в таксономии которых за последние десятилетия привел к необходимости пересмотра практически всех сведений по распространению, экологии и сравнительной морфологии входящих в их состав видов. Одной из таких групп были и по-прежнему остаются «домовые мыши», традиционно рассматриваемые как единый политипический вид *Mus musculus* Linnaeus.

История таксономии надвида *Mus musculus* полна противоречий. В значительной мере это определилось морфологическим сходством описанных к настоящему времени форм и нежеланием «традиционных» таксономистов придавать значение нетрадиционным, в частности экологическим, признакам. Внедрение же в практику таксономических исследований сравнительных генетических методов анализа сопровождалось необоснованным установлением новых таксонов или использованием названий ранее установленных форм без необходимого анализа типовых материалов и оригинальных описаний.

Установление новых таксонов без согласования с результатами предшествующих исследований, трудные для понимания взаимоотношения различных школ, взаимно отрицающих реальность установленных таксонов и игнорирующих результаты номенклатурных и таксономических ревизий, отсутствие концептуальной и методологической основ для таксономических исследований — все это исключало возможность создания более или менее обоснованной таксономической концепции надвида. К тому же, из-за важного практического значения группа стала предметом многочисленных хозяйственных и плановых тем и кандидатских диссертаций, требующих многих «плановых» публикаций, создавших оглушительный информационный шум в этой области знания. В такой ситуации сами *Mus*, широко распространившиеся по всему земному шару и образовавшие огромное число экогеографических и комменсальных рас неясного систематического положения и таксономического ранга, фактически остаются одними из наименее изученных млекопитающих.

Фауна и систематика

Таксономии и биологии этой группы в Восточной Европе посвящено более десятка диссертаций (Писарева, 1948; Ладыгина, 1954; Котенкова, 1980; Лялюхина, 1984; Прилуцкая, 1984; Мазин, 1988; Лавренченко, 1990; Рафиев, 1990 и мн. др.), два всесоюзных совещания (1988 — Нальчик, 1989 — Москва), тематический сборник¹ (Домовая мышь, 1989), монография (Соколов и др., 1990), но мы до сих пор ясно не знаем, сколько таксонов видového ранга она включает (таксономия), как их правильно называть (номенклатура), где они распространены (биогеография), как идентифицируются (диагностика).

Эта работа является продолжением оригинальных исследований рода *Mus* (Межжерин, Загороднюк, 1989а; Загороднюк, 1992; Загороднюк, Березовский, 1994) и подводит итоги таксономического, номенклатурного и диагностического блоков исследования, выполненного в рамках исследовательского проекта «Таксономическая ревизия политипических групп грызунов Восточной Европы». Полученные результаты сгруппированы в пять разделов: экологические расы, спорные таксоны, таксономическая история, контрольный список фауны, диагностика. В этом сообщении рассмотрены три первых раздела.

Материал

Изучены коллекционные сборы из фондов зоологических музеев Киевского (ЗМКУ), Тартусского (ЗМТУ), Московского (ЗММУ) университетов, Института зоологии Национальной Академии наук Украины (ИЗК) и Зоологического института Российской Академии наук (ЗИН), Музея природы Харьковского университета (МПХУ). При уточнении списка таксонов и поиске информации об их типах использованы сведения из сводок Дж. Эллермана и Т. Моррисон-Скотта (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), О. Россолимо и И. Павлинова (1979, 1987) и результаты изучения коллекций и оригинальных описаний. Изучены типы и оригинальные описания *hapsaliensis* (ЗМТУ), *bicolor*, *borealis*, *formosovi*, *funereus*, *makovensis* (ЗММУ), найдены и исследованы лекотипы *hortulanus*, *tataricus*, *wagneri* (ЗИН), обозначен неотип *sergii* (ИЗК), исследованы типичные выборки всех установленных к настоящему времени таксонов *Mus* ex gr. "*musculus*" с территории Восточной Европы. Типовые местонахождения восточноевропейских и географически близких к ним форм рода *Mus* указаны на рисунке 1; промеры тела и черепа типов и выборки из топотипичных популяций анализируются во втором сообщении.

Общие замечания

Единства во взглядах на таксономию восточноевропейских форм рода *Mus* никогда не было. В фундаментальных сводках (Аргиропуло, 1940; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Reichstein, 1978; Павлинов, 1987 и др.) все они рассматриваются в составе *Mus musculus*, хотя исследователи, непосредственно изучавшие эту группу, настойчиво доказывали ее таксономическую гетерогенность и, в частности, видовую самостоятельность курганчиковой мыши (Вальх, 1927; Мигулин, 1937; Шарлемань, 1937 и др.).

Своеобразие современных представлений по таксономии восточноевропейских *Mus* описывают В. Соколов с соавторами (1990: 13): «Трижды курганчиковую мышь описывали в качестве самостоятельного вида: впервые (?) А. Нордман в 1840 г. описал ее (?) по экземпляру из Одесской области (?) под названием *M. hortulanus*..., затем Ш. Петеньи в 1882 г. — с Паннонской низменности, как *M. spicilegus*...; и наконец, Б. С. Вальх, изучив экземпляры (?) из ... Донецкой области, в 1927 г. присвоил (!) ей латинское название *M. sergii nova* (!)».

Группа трудна для изучения в связи с широкой географической изменчивостью всех традиционных систем признаков и морфологическим сходством установленных к настоящему времени форм, а также широким распространением и независимым сосуществованием комменсальных (синантропных) и «диких» (эксантропных) форм. Трудность в изучении группы представляет также то, что к роду *Mus* долгое время относили практически всех Muridae (*Sylvaemus*, *Micromys*, *Apodemus*, *Rattus*): типовые материалы для многих из них не сохранились, а оригинальные описания слишком схематичны.

В сферу данной работы включены следующие три группы таксонов: традиционные для всех сводок экологические расы «домовая», «степная» и «курганчиковая»; установленные с территории Восточной Европы таксоны — *hortulanus* Nordmann, *sareptanicus* Hiltzheimer, *funereus* Ognev, *borealis* Ognev, *hapsaliensis* Reinwaldt, *sergii* Valch, *arenarius* Migulin; описанные из сопредельных территорий и упоминаемые для Восточной Европы виды — *Mus wagneri* Eversmann, *Mus spicilegus* Petenyi, *Mus domesticus* Ruttu и др. (см. табл. 1).

¹ В 1990 году издан специальный выпуск журнала "Biol. J. Linn. Soc." (vol. 41), освещающий проблемы таксономии, диагностики и эволюции центрально- и западноевропейских популяций и группы в целом (статьи Г. Корбета, Дж. Бриттон-Давидиан, С. Герасимова с соавт., Л. Фрисман с соавт., А. Мунтяну, Дж. Ши с соавт., В. Ненса с соавт., Я. Зимы с соавт. и др.).

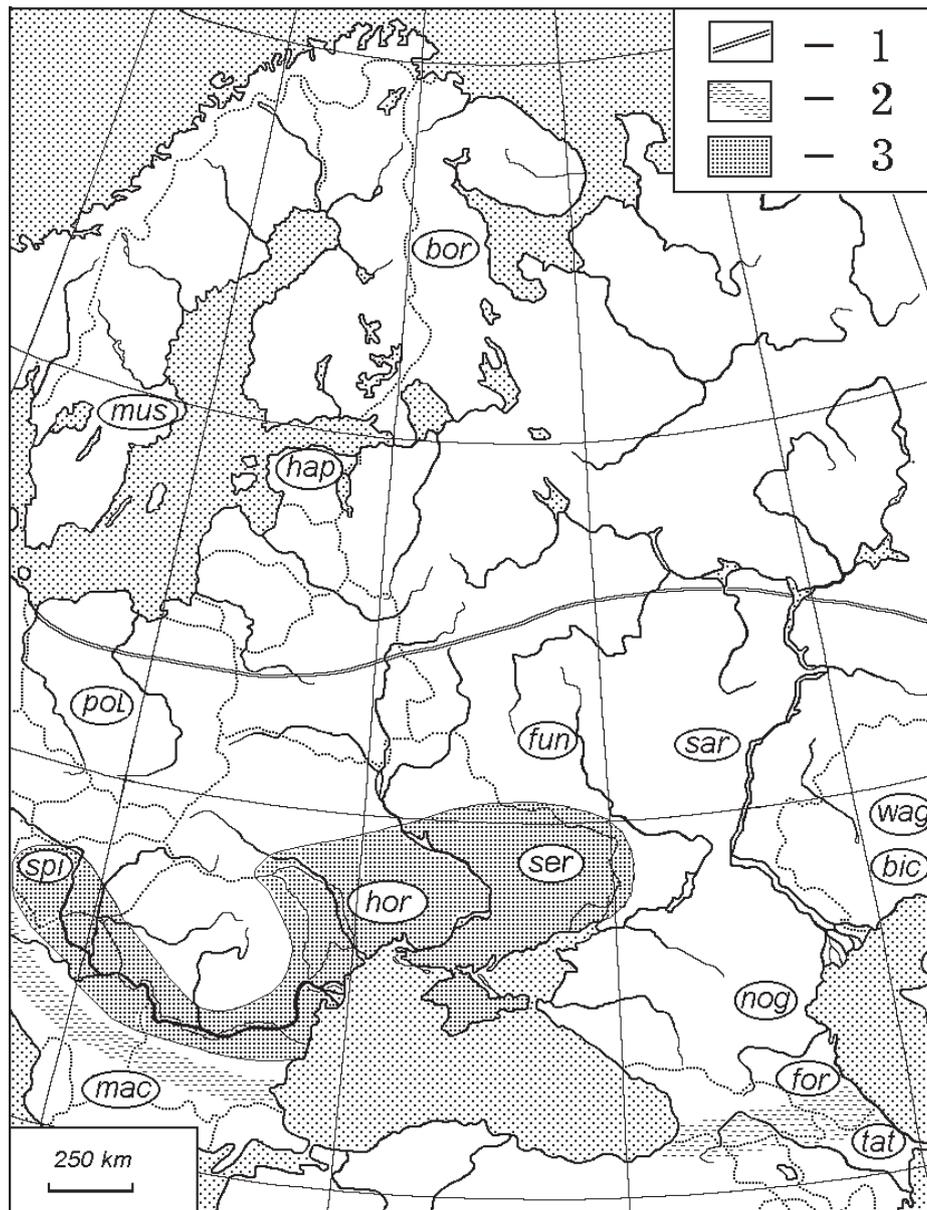


Рис. 1. Типовые местонахождения восточноевропейских форм группы *Mus musculus* (s. l.), северная граница сезонных экзоантропных популяций *Mus musculus* (1), зона интерградации *musculus—domesticus* (2) и область распространения курганчиковых мышей (3). Типовые местонахождения обозначены тремя первыми буквами латинских названий таксонов.

Fig. 1. Type localities of the East-European representatives of the *Mus musculus* group, northern border of *M. musculus* seasonal ekzoanthropic populations (1), zone of *musculus—domesticus* intergradation (2), and area of mound-building mice distribution (3). Type locality names abbreviated with three first characters of the taxa names: *bic* — *bicolor* (Kazakhstan, Gurjev), *bor* — *borealis* (Karelia, Kem'), *for* — *formosovi* (Daghestan, Kurush), *fun* — *funereus* (Russia, Bobrov), *hap* — *hapsaliensis* (Estland, Haapsalu), *hor* — *hortulanus* (Ukraine, Odessa, = *nordmanni*), *mac* — *macedonicus* (Macedonia, Valandovo), *mak* — *makovenski* (Azerbaijan, Zakataly), *mus* — *musculus* (Sweden, Uppsala), *nog* — *nogaiaorum* (Daghestan, Kizlyar), *pol* — *polonicus* (Poland), *sar* — *sareptanicus* (Russia, Sarepta), *ser* — *sergii* (Ukraine, Artyomovsk), *spi* — *spicilegus* (Hungary, Budapest), *tat* — *tataricus* (Azerbaijan, Bank), *wag* — *wagneri* (Kazakhstan, Dzhangala).

Экологические расы

В отличие от всех иных групп восточноевропейских млекопитающих, в таксономической истории *Mus* огромное значение — как позитивное, так и негативное — имела разработка экологической классификации популяций этого надвида, предопределившая весь ход последующих собственно таксономических и соответствующих им номенклатурных решений. К числу таких форм относятся расы «домовая» («домашняя»), «степная»¹ и «курганчиковая» («дикие»). Расы указаны здесь в порядке их описания и признания, однако при оценке их таксономической однозначности (а равно и оценке давности их проникновения в регион) этот порядок следует изменить на обратный. Так, комменсальные «домовые» и синантропные «степные» мыши являются эволюционно молодой группой, проникли в регион недавно (вместе с человеком), но представлены неопределенным множеством установленных к настоящему времени таксонов (*Mus musculus*, *M. wagneri*, *M. hortulanus*, *M. tataricus*, *M. spicilegus* auct.). «Курганчиковые» мыши, напротив, характеризуются небольшим естественным ареалом с четко определенными границами, являются неизменным элементом (лесо)степных фаунистических комплексов, при этом им однозначно соответствует только один таксон — *Mus sergii* Valch.

Синантропные формы. Под названием «домовые» подразумеваются, прежде всего, все комменсальные популяции, к которым относится абсолютное большинство установленных с территории Восточной Европы таксонов, и которые во всех случаях относятся к т. н. биохимическому типу "*M. m. musculus*" (Межжерин и др., 1992), нередко обозначаемому также "*Mus I* Bonh.". *Mus musculus*, по указанию К. Линнея, «живет в домах» (Linnaeus, 1758: 62). С учетом современных данных по таксономии и ареалогии пары *musculus*—*domesticus* информации в этом немало².

Действительно, комменсальный *Mus musculus* — фоновый вид любого поселка, независимо от его размера и географического положения (Прилуцкая, 1989). К числу синантропов (т. е. *Mus musculus* s. str.) относится большинство восточноевропейских форм (таблица 1), в частности, *Mus hortulanus* Nordm. из Одессы, *Mus spicilegus hapsaliensis* Reinw. из Эстонии, *Mus musculus borealis* Ognev из Карелии. Как синантропная, по материалам из Дагестана описана *M. m. formosovi* Нерт.; последняя, как и *M. m. tataricus* Sat., по ряду морфологических особенностей близка к группе темнобрюхих длиннохвостых "*Mus musculus domesticus*, seu *Mus I*" sensu Bonhomme et al. (1984).

Степные формы. Впервые на биологические особенности степных *Mus "musculus"* обратил внимание А. Браунер (1899, 1913). Этот исследователь предложил разграничить вид *Mus musculus* на две экологических расы: «мышь домовая» (*M. m. musculus*) и «мышь степная, или курганчиковая» (*M. m. hortulanus*). Иными словами, состоялся новый акт таксономического дробления вида: от комменсальной *Mus musculus* отделены дикоживущие популяции, и для их обозначения использовано имя *Mus hortulanus* Nordm.³

¹ Название «степная мышь» используется также для обозначения закавказских *Mus* ex gr. *spicilegus*, обычно называемых "*M. m. tataricus*" (Кохия, 1960; Шидловский, 1962, 1976) и предложено для "*Apodemus falzfeini*" из группы *Sylvaemus sylvaticus* (Межжерин, Загороднюк, 1989б).

² Публикация, в которой обоснованно фиксировано типовое местонахождение *M. musculus*, мне неизвестна, хотя во всех современных сводках в качестве такового уверенно указывается «Швеция, Уппсала». Из работы К. Линнея это не следует, но в целях стабилизации номенклатуры, в том числе «биохимической», такое стихийно сложившееся мнение можно и следует принять, тем более, что это не потребует дополнительных оговорок.

³ При изучении коллекции ИЗК установлено, что среди одновременных сборов «степных» *Mus* с косы Бирючий о-в (Азов) синантропные формы (особи!) обозначены как «*M. musculus*, домашняя мышь», а их вероятные сибсы из экзантропных поселений — как «*M. hortulanus*, степная мышь». И это типично для сборов и публикаций со времен А. Браунера до наших дней.

Таблица 1. Восточноевропейские и географически близкие таксоны группы *Mus musculus* и их экологическая характеристика

Table 1. East-European and geographically related taxa of *Mus musculus* group and their ecological type

Год	Название таксона	автор(ы)	Область	Экологическая раса
1758	<i>musculus, Mus</i>	Linnaeus	Скандинавия	комменсальная
1840	<i>hortulanus, Mus</i>	Nordmann	Причерноморье	синантропная
1840	<i>nordmanni, Mus</i>	Keyserling, Blasius	Причерноморье	неизвестно
1848	<i>wagneri, Mus</i>	Eversmann	Прикаспий	степная
1882	<i>spicilegus, Mus</i>	Petenyi	Паннония	курганчиковая?
1889	<i>bicolor, Mus musculus</i>	Tichomirov, Kortchagin	Прикаспий	степная
1908	<i>tataricus, Mus musculus</i>	Satunin	Дагестан	синантропная
1912	<i>sareptanicus, Mus wagneri</i>	Hilzheimer	Поволжье	степная
1924	<i>borealis, Mus musculus</i>	Ognev	Карелия	комменсальная
1924	<i>funereus, Mus musculus</i>	Ognev	Черноземье	синантропная
1927	<i>sergii, Mus</i>	Valch	Донбасс	курганчиковая
1927	<i>hapsaliensis, Mus spicilegus</i>	Reinwaldt	Прибалтия	комменсальная
1930	<i>formosovi, Mus musculus</i>	Heptner	Дагестан	комменсальная
1934	<i>nogaiorum, Mus musculus</i>	Heptner	Дагестан	степная
1934	<i>polonicus, Mus spicilegus</i>	Niezabitowski	Польша	комменсальная
1938	<i>arenarius, Mus musculus hortulanus</i>	Migulin	Причерноморье	степная
1992	<i>makovensis, Mus abbotti</i>	Orlov et alii	Закавказье	степная

Несмотря на очевидные противоречия в работах А. Браунера по степным *Mus*, эти взгляды получили широкое распространение и фактически сохранились до наших дней (см. "*Mus hortulanus*"). Исследования А. Браунера проводились, главным образом, на юге Украины и, следовательно, их результаты не распространяются на более восточные районы, где обитают формы из группы "*wagneri*". Последняя объединяет «диких» *Mus*, распространенных от Поволжья до среднеазиатских пустынь.

Курганчиковые мыши. Подчеркивая, что сооружение курганчиков с запасами пищи не присуще синантропным формам, А. Браунер (1928) вместе с тем отмечал, что эта особенность реализуется не всегда¹. Однако остается неоспоримым факт, что курганчики сооружаются только «степными, или курганчиковыми» мышами (*sensu Brauner*), а способность строить курганчики является устойчивой биологической особенностью последних даже при содержании их в неволе (Писарева, 1948; Соколов и др., 1990). Более того, ареал «степных» мышей охватывает всю степную зону Палеарктики, а курганчики описаны только для европейских, в частности южно-украинских, форм (рис. 1).

Следовательно, эти особенности не могут быть зональной особенностью *Mus musculus*, но должны рассматриваться как признаки отдельного таксона, характеризующегося собственными экологией и ареалом. Очевидно, что «домовые мыши никогда не сооружают курганчики, а курганчиковые никогда не поселяются в домах» (Загороднюк, Березовский, 1994: 113). Именно это стало основанием для установления Б. Вальхом (1927) нового вида *Mus sergii*, описание которого основано прежде всего на экологических особенностях. Впоследствии А. Мигулин (1937, 1938), Н. Шарлемань (1937) и М. Писарева (1948) на морфологичес-

¹ Рассматриваемая А. Браунером асканийская популяция в действительности относится к *M. musculus*; курганчиковая мышь в асканийской степи несомненно отсутствует (Межжерин, Загороднюк, 1989а; И. Полищук, личн. сообщ.).

Фауна и систематика

ком материале обосновывают видовую самостоятельность *Mus sergii*; но ключевым диагностическим признаком остается «курганчик», сооружаемый для складирования зимних запасов. Поэтому, а также в связи с редкостью вида в коллекциях, для «музейных» таксономистов он остается выдумкой экологов (напр., *spicilegus* sensu Miller в Европе, *hortulanus* s. *Argyropulo*¹ в бывшем СССР).

Спорные таксоны

В специальной литературе накопилось огромное число упоминаний различных таксонов группы "*musculus*", установленных или рассматриваемых как самостоятельные виды и/или группы подвидов (рис. 2). В сводке И. Павлинова (1987) для территории СССР указываются в качестве вероятных самостоятельных видов 5 форм *Mus musculus* s. l., в том числе *musculus*, *domesticus*, *abbotti* и *hortulanus*, тогда как наиболее вероятный претендент на видовую самостоятельность (*Mus sergii*), напротив, рассматривается в числе одного из многочисленных синонимов. В связи с противоречиво трактуемым таксономическим рангом и рядом номенклатурных проблем следует особо рассмотреть статус следующих форм: *wagneri* и *hortulanus* из группы «степных», *sergii* и *spicilegus* из группы «курганчиковых», *domesticus* и *tataricus* из группы синантропных мышей.

***Mus wagneri* Eversmann (1848).** «Вагнерова мышь» — одна из наиболее часто упоминавшихся в начале века степных форм группы "*musculus*" из восточных районов исследуемого региона (Южный Урал, Северный Кавказ, Средняя Азия). Для восточной Украины *Mus wagneri* приводится в определительной таблице Б. Вальха (1914) как короткохвостая (3/4 длины тела) форма с желто-бурой спиной и белым брюхом. По указываемым Б. Вальхом пропорциям, это — *Mus* ex gr. "*musculus—sergii*", по окраске — cf. *Sylvaemus uralensis*. Аналогично, *Mus wagneri sareptanicus* Hilzheimer из Поволжья по описанию (тип неизвестен) — типичный *Mus musculus*, тогда как *Mus wagneri major* Severtsov (тип также неизвестен) идентифицирован как *S. uralensis*. Вагнерову мышь в соответствии с ее переописанием (Огнев, Гептнер, 1929) необходимо рассматривать в составе степных форм группы *M. musculus*: это относительно крупные короткохвостые палево-бурые мыши с коричнево-рыжими боками и белым брюхом. По справедливому замечанию С. Огнева и В. Гептнера (1929) *M. w. sareptanicus* «до наглядности очевидный синоним *M. m. wagneri*».

А. Тихомиров и А. Корчагин (1889) вслед за Э. Эверсманом устанавливают новый таксон этой же группы, *Mus musculus* var. *bicolor*, и фактически в его диагнозе приводят особенности *wagneri*, в частности, буро-серый окрас спины и чисто-белый, резко отграниченный окрас брюха, L=90, Ca=150–90=60, Pl=17 мм. Однако, упоминая эту форму, авторы, во-первых, тут же для «киргизской степи» указывали также *musculus* и *wagneri* и, во-вторых, явно не располагали оригинальными описаниями и типовыми материалами ни *Mus musculus*, ни *Mus wagneri*, ни, тем более, *Mus severtsovi*. Однако установленная ими форма должна рассматриваться именно как идентичная *wagneri*, либо как переходная между *wagneri* и среднеазиатскими *severtsovi*.

Зона интерградации групп подвидов *wagneri* и *musculus* проходит по Поволжью и Южному Уралу (см. также: Лавренченко, 1994). В Дагестане встречаются как те, так и другие; при этом дикие светлоокрашенные формы типа *nogaiorum* очевидно должны быть отнесены к группе *wagneri*, тогда как заметно более крупные длиннохвостые и темноокрашенные синантропы типа *formosovi* близки к группе *tataricus*. В любом случае, упоминания находок *M. wagneri* для восточ-

¹ В отношении последней формы замечу, что курганчиковую мышь А. Аргиропуло, похоже, не видел, что следует из отсутствия в то время сборов собственно курганчиковой мыши и в ЗИН, и в МГУ, и в ИЗК. Более того, в ИЗК имеется несколько особей *M. musculus* из окрестностей Киева, собранных А. Аргиропуло и определенных им как "*M. m. hortulanus*".

ной Украины в работах Б. Вальха и его коллег с учетом результатов анализа этих описаний и сохранившихся в музеях коллекций представляют исключительно исторический интерес и могут быть столь же успешно отнесены к *Mus musculus*, как и к *Sylvaemus uralensis*.

*Mus hortulanus*¹ Nordmann. В литературе прочно закрепилось ошибочное мнение об однозначной позиции А. Браунера в отношении таксономии и номенклатуры «степной, или курганчиковой мыши»². В своей первой работе (Браунер, 1899), которая рассматривается всеми как исходная в таксономии восточноевропейских *Mus*, этот исследователь подчеркивает, что «это не домовая мышь (*Mus musculus*) и не садовая (*Mus hortulanus* Nord.),... не подходит она частью и под описание... *bicolor*». Но далее: «позволю себе высказать предположение, что... *hortulanus*,... *bicolor*,... *bactrianus* и... *tomensis*... принадлежат к одному и тому же виду, представляя только местные разновидности. Вопрос только в том, считать ли их разновидностями домашней мыши (*Mus musculus*), или принадлежащими к виду *Mus hortulanus*? На этом глубочайшем противоречии работа заканчивается. В последующем издании к названию статьи «Степная или курганчиковая мышь» А. Браунер (1913) дает пояснительную сноску "*Mus hortulanus*, Nord.", а в «Палласии» (Brauner, 1924) уже в названии работы обозначает вид как "*Mus musculus hortulanus*". Несмотря на очевидные таксономические и номенклатурные противоречия, с этого времени название *hortulanus* широко используется в фаунистических и таксономических исследованиях³.

Диагноз: «Supra-fusco rufescens, lateribus et subtus griseo-lutescens; cauda longitudinae 3/4 corporis; auriculae longitudinae capitis dimidio breviores. Long. corporis 3", long. caudae 2"2"». И далее: «Размеры тела — как у *Mus musculus* крупного размера... Последний из трех верхних моляров самый маленький, средний в 2 раза больше... Этот новый вид мыши найден... только в ботаническом саду Одессы» (Nordmann, 1840: 46).

На размеры «садовой мыши» (L=3"=76,2 мм) впервые обратили внимание Б. Вальх (1927) и А. Мигулин (1937). В самом деле, курганчиковые мыши (*Mus sergii*) не достигают таких крупных размеров, как домовые (*M. musculus*) и садовые (*M. hortulanus*). Более того, в отличие от курганчиковой мыши, у *Mus musculus* M³ заметно меньше M² (Межжерин, Загороднюк, 1989а), что и отмечено А. Нордманом. Следовательно, уже по описанию форму *Mus hortulanus* следует идентифицировать как *Mus musculus*, а не как *Mus sergii* (Загороднюк, 1992; данная работа).

¹ Название производится от латинского *hortulanus* (садовник, а также садовый, огородный), что соответствует описанию этого таксона (ботанический сад Одессы) и уже само по себе мало подходит под обозначение «степных мышей». Ботанический сад Одессы уже во времена А. Нордмана был в городской черте. Домовые мыши летом здесь обычны, по А. Нордману — многочисленны.

² В «мокрых» фондах ИЗК выявлена серия из 27 экз. тушек "*Mus hortulanus*", собранных и этикетированных А. Браунером в 1898–1906 гг. в различных районах Херсонской, Николаевской, Одесской обл. и Молдавии (банка N 94). Переопределение этой серии позволило идентифицировать 22 экз. *Mus musculus*, один *Sylvaemus sylvaticus*, два *S. uralensis* и только один (+1 cf.) *M. spicilegus*.

³ *Mus nordmanni* Keyserling et Blasius (1840) — формально самостоятельный вид, а фактически — дублирование описаний А. Нордмана. Ситуация аналогична паре "*Sminthus loriger* Nathusius in Nordmann, 1840" и "*Sminthus nordmanni* Keyserling et Blasius, 1840". В сводке И. Павлинова (1987: 149) название Нордмана для мышевок (*loriger*) не имеет приоритета и приводится после "*nordmanni*", а в случае с *Mus* — на первом месте, но со ссылкой на иную работу (Arch. Naturg.); Дж. Эллерман (Ellerman, Morrison-Scott 1951: 523) цитирует "Voyage" и в аннотации к *Sicista* отмечает "I follow Ognev in adopting the name *nordmanni*, although Miller (1912) adopted *loriger* and listed *nordmanni* as synonym".

Фауна и систематика

***Mus sergii* Valch.** Противоречивые описания «степной, или курганчиковой мыши» (Браунер, 1899) стали главной причиной разночтений териологов в отношении таксономии и диагностики степных форм. Особенно путано *Mus* описываются в определителе Б. Вальха (1914); однако именно Б. Вальх (1927) описывает курганчиковую мышь как самостоятельный вид, *Mus sergii*. При этом справедливо подчеркивается, что описаний, позволяющих идентифицировать этот вид, в литературе его времени не было, что А. Браунер необоснованно смешал воедино «степных» (собственно домовых) и курганчиковых мышей, что описание *M. hortulanus* в работе А. Нордмана относится к домовым мышам.

Важно отметить, что описание *Mus sergii* — единственное за всю таксономическую историю рода, однозначно относящееся к виду «курганчиковая мышь». Вальх описал вид корректно, но с использованием главным образом экологических признаков (сооружение курганчиков), без обозначения типов¹. Ясная позиция Б. Вальха (1927) в отношении статуса курганчиковой мыши нашла поддержку у всех, кто практически работал с этим видом (таблица 3). Фундаментальной работой того времени стала диссертация М. Писаревой (1948), которая может служить основой любого современного исследования рода *Mus* изучаемого региона.

***Mus spicilegus* Petenyi** (in: Chyzer, 1882) — один из пяти таксонов *Mus* s. str. (также *M. acervator*, *acervifex*, *canicularis*, *caniculator*), установленных как самостоятельные виды. Фактически все эти названия — субъективные синонимы, их типы неизвестны. После выхода в свет сводки Дж. Миллера (Miller, 1912) название "*spicilegus*" широко использовалось для обозначения экзантропных *Mus* ex gr. "*musculus*" Центральной Европы, как в ранге особого подвида *M. musculus*, так и в ранге самостоятельного вида. Мигулин (1937 и др.) опирался именно на работу Дж. Миллера, обосновывая обособленность *M. sergii* от центрально-европейских *M. spicilegus* Petenyi sensu Miller.

В качестве внутривидовых форм *M. spicilegus* установлены все 5 известных подвигов *Mus spretus* (от *hispanicus* Miller, 1909 до *rifensis* Cabrera, 1923), а также 4 таксона *Mus musculus* из Центральной Европы: *germanicus* Noack, 1918 и *heroldii* Krausse, 1922 из Германии, *hapsaliensis* Reinwaldt, 1927 из Эстонии, *polonicus* Niezabitowski, 1934. С выходом классического Чеклиста (Ellermann, Morrison-Scott, 1951) *M. spicilegus* вместе с *M. sergii* стал одним из 15 подвигов *M. musculus*. Известны многочисленные употребления этого названия как подвигового при описании крупных экзантропных форм Центральной и Восточной Европы, например, в исследовании В. Симионеску (1982 и др.) по домовым мышам Румынии и сопредельных стран².

¹ Поэтому утверждение «изучив экземпляры из... Артемовска..., присвоил ей... название...» (Соколов и др., 1990) некорректно; Б. Вальх не упоминает ни типы, ни города, да и Артемовск тогда был Бахмутом. В коллекции ИЗК имеется серия из 65 экз. *Mus*, собранных С. Вальхом в 1927–1930 гг. на хут. Горы-Могилы Артемовского уезда: за исключением нескольких особей сбора 1927 г. ("*Mus*"), все обозначены как "*M. musculus*" и один (1929) как "*M. sergii*?"; все определены мною как *M. musculus*. Анализ работ Б. Вальха свидетельствует, что с этим видом он прежде не работал (отсюда путанные определительные ключи), и на даче в Горы-Могилах вид изучал не он, а сын Сергей (отсюда название).

² Ситуация с румынскими популяциями особенно запутанна. В. Симионеску (Simionescu, 1982 и др.) считает, что *M. m. musculus* в Румынии отсутствует, в домах и в диком виде в лесной зоне Карпат, Прикарпатья и Трансильвании, а также в дельте Дуная живут *M. m. spicilegus*, а в степной зоне (Мунтения, Молдавия и Ольтения) — *M. m. hortulanus*. При этом взгляды М. Хамара и А. Попадопол необоснованно пересмотрены: "mice store great amounts of food in burrows... were erroneously attributed to *spicilegus*". Находя существенные отличия между т. н. "*hortulanus*" и "*spicilegus*", В. Симионеску считает их подвиговыми; «контрольная» выборка *hortulanus* из Украины (ЗМКУ) — очевидные *M. musculus* (s. str.), а описания упомянутых «подвидов» — торжество взглядов А. Аргиропуло и Дж. Миллера.

Все неожиданно переменялось после описания курганчиков «домовых» мышей из Паннонии (Festetics, 1961; Engels, 1980) и получения генетических доказательств видовой самостоятельности курганчиковой (т. е. сооружающей курганчики) мыши из Центральной Европы (Thaler et al., 1981 и др.). Следуя традиции обозначать центрально-европейские экзантропные формы *Mus* как "*M. m. spicilegus*" (Miller, 1912; Schwarz, Schwarz, 1943), название Ш. Петеньи использовано для обозначения этого вида мышей, вкл. «биохимическую» форму "*Mus4*" (Bonhomme et al., 1983, 1984).

Mus domesticus Rutty обычно указывается для Западной Европы как вид, географически замещающий домовую мышь, *Mus musculus*. В специальной литературе он многократно описан как биохимическая форма "*Mus1*", или "*Mus musculus* f. *domesticus*" (Bonhomme et al., 1983 и мн. др.). Однако, название *Mus domesticus* Rutty, 1772 непригодно (nom. nud.) и должно быть замещено старейшим пригодным для этого таксона названием *brevirostris* Waterhouse, 1837 (Marshall, Overstreet, 1990 — цит. по рукописи; данная работа); этот таксон представляет собой группу подвидов "*brevirostris*" вида *Mus musculus* s. l.

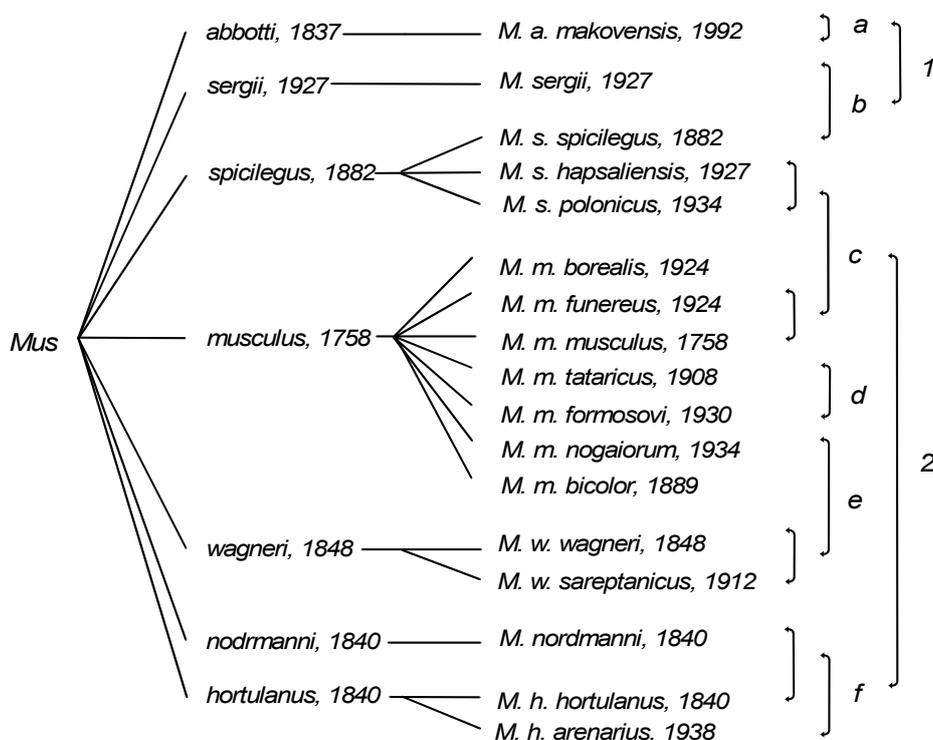


Рис. 2. Таксономическая соподчиненность видов и подвидов рода *Mus*, установленных с территории Восточной Европы и сопредельных регионов. Слева — исходя из оригинальных описаний, справа — по результатам проведенной ревизии типовых материалов и оригинальных описаний.

Fig. 2. Taxonomic hierarchy of the *Mus* taxa established in Eastern Europe and adjacent regions. Left — according to original descriptions, right — based on results of current revision:

1 — *Mus spicilegus* s. l., 1a — *M. spicilegus* gr. "*macedonicus*", 1b — *M. spicilegus* gr. "*spicilegus*"; 2 — *Mus musculus* s. l., 2c — *M. m. musculus*, 2d — *M. m. formosovi*, 2e — *M. m. wagneri*, 2f — *M. m. hortulanus*.

Фауна и систематика

Мыши этого биохимического типа широко расселились в историческое время по всему миру и могут быть выявлены в исследуемом регионе в портовых поселках (завоз), а также вблизи медико-биологических стационаров (одичавшие «линейные» мыши). В ряде работ предполагается их присутствие в районе Нижнего Дуная (Kratochvil, 1986), Молдавии (Мазин, 1989) и в Закавказье (Mezhzherin, Kotenkova, 1992), однако, во всех случаях однозначных свидетельств присутствия этой формы не установлено, хотя всеми отмечаются «следы» отдаленной гибридизации "*musculus*" x "*domesticus*".

К числу диагностических особенностей "*domesticus*" относятся длиннохвость (Ca/L около 100% против 70–80% у *M. m. musculus*) и темная окраска брюха. Подобно окрашенные особи выявлены мною в сборах из Тростянецкого дендропарка (МПХУ), а также в Луганском заповеднике в окрестностях его центральной усадьбы у пос. Станично-Луганское и на участке Провальская степь (ИЗК, leg. А. Федорченко). Все эти находки темноокрашенных мышей географически близки (восточная Украина); темная окраска характерна для типа *M. m. funereus* из Воронежской обл. Для многих из них характерны белесые пятна на брюхе, как, например, для типов *M. m. formosovi* из Дагестана. Отметим, что это типично для гибридов *musculus* x *domesticus* (С. Межжерин, личн. сообщ.), однако по генным маркерам форма "*domesticus*" в регионе не идентифицирована и оснований включать ее в список фауны нет.

Широкая хромосомная и генная изменчивость "*domesticus*" (вкл. формы *castaneus* и *bactrianus*), ее перигляциальное географическое распространение и широкие зоны трансгрессии генов "*domesticus*" в ареал *M. musculus* (s. str.) заставляют признать, что по существу *M. musculus* является «обедненным» генетическим вариантом "*domesticus*", распространившимся на территории Восточной Европы и Сибири (фактически, всей территории прежнего СССР) в постгляциальную эпоху вслед за человеком (см. рис. 1). Повсеместно в пределах ареала собственно *M. musculus* (т. е. вне ареала т. н. "*domesticus*"), в том числе и на равнинах Восточной Европы, естественные экзантропные популяции домовых мышей отсутствуют.

***Mus tataricus* Satunin.** Установлен К. Сатуниным (1909) в ранге подвида при изучении фауны Степного Закавказья по сборам из «Банковского промысла». Типовое местонахождение — пос. Банк в низовьях Куры — свидетельствует, что эта форма синантропна и, более того, не может рассматриваться как ксерофил. Однако во всех последующих публикациях (Кохия, 1960; Шидловский, 1962, 1976 и др.) название *tataricus* используется при описании «степных» мышей. Под последними подразумевают экзантропных *Mus musculus* s. l., одно время необоснованно обозначавшихся как *M. abboti* (Лавренченко, Орлов, 1988 и др.). Закавказские степные мыши относятся к группе *Mus spicilegus*, а именно *Mus macedonicus* Petrov et Ruzic, 1983, который представлен в Закавказье подвидом *Mus abboti makovensii* (Орлов и др., 1992): *Mus (spicilegus) macedonicus makovensii* Orlov et alii, 1992. При этом тип "*Mus abboti* Waterhouse, 1837" не имеет ничего общего с *Mus* ex gr. "*musculus*" (Auffray et al., 1990).

По приводимым К. Сатуниным описаниям окраски и размеров (лектотип "I" найден в ЗИН) форма *tataricus* несомненно должна рассматриваться в составе *Mus musculus* s. l. Для нее характерны крупные размеры тела (см. сообщ. 2), темная окраска спины и «аспидно-черное» брюхо, относительно длинный хвост (у трети экземпляров больше длины тела). Это свидетельствует о ее родстве с формами группы "*domesticus*", в частности с дагестанскими *M. m. formosovi*, и об ее обособленности от закавказских *M. spicilegus*.

Фактически таксономическая история *M. tataricus* (вкл. *makovensii*) в Закавказье с опозданием в полстолетия повторяет историю с *M. hortulanus* (вкл. *sergii*) в Восточной Европе: и там, и тут «степная» мышь (группа "*spicilegus*") долгое время рассматривается как экологическая раса домовая, и для ее обозначения необоснованно используется название таксона из сестринской группы *M. "musculus"*.

Таксономическая история

Начальный период развития таксономии восточноевропейских *Mus* охватывает времена исследований К. Линнея, П. Палласа, Э. Эверсмана, А. Нордмана и Ш. Петеньи. Установленные ими таксоны — *Mus Linnaeus*, 1758, *Mus musculus Linnaeus*, 1758, *Mus hortulanus Nordmann*, 1840, *Mus wagneri Eversmann*, 1848, *Mus spicilegus Petenyi in Chyzer*, 1882 — стали основой таксономических исследований региона и предметом многочисленных последующих ревизий с установлением новых таксонов и изменениями их ранга. Однако имелось два существенных ограничения в разработке общей таксономической концепции группы.

Первое из них связано с тем, что *Mus* в первоначальном толковании эквивалентен подотряду Muroidea или, по крайней мере, семейству Muridae в современном их понимании. Узкая трактовка рода, более строго очерчивающая группу "*musculus*", сформировалась лишь к началу нынешнего века (Огнев, 1913; Вальх, 1914 и др.). Второе ограничение определялось отсутствием строгих критериев видовых границ, следствием чего стало принятие концепции политипического вида-космополита *Mus musculus*, уже в 1950 г. включавшего 112 (!) таксонов, объединяемых в 15 подвидов, в том числе 4 "wild race", 4 "outdoor type", 2 "indoor type" и 5 точно не обозначенных (Ellerman, Morrison-Scott, 1951).

В приложении к восточноевропейским формам практическая реализация этой концепции началась с опубликования «Фауны СССР» по Muridae (Аргиропуло, 1940), ознаменовавшей начало долгого периода отрицания многих таксонов, среди которых оказались род *Sylvaemus*, группа *Apodemus fulvipectus* и рассмотренный выше *Mus sergii*. Вид, зимние запасы которого спасли в годы голодомора 30-х гг. тысячи человеческих жизней, был затерян среди многочисленных синонимов и подвидов *M. musculus* s. lato (Кузнецов, 1965; Громов, 1981; Honacki et al., 1982; Павлинов, 1987; Reichstein, 1978; Пантелеев и др., 1990). Потребовались многие годы, диссертации, совещания, монографии, а также «метод электрофореза»¹ и статьи в «толстых» журналах фактически только для того, чтобы понять А. Браунера и Б. Вальха!

Эколого-географическое районирование. Отправной точкой современного периода таксономической истории восточноевропейских *Mus* стал выход статьи А. Браунера (1899) «Степная, или курганчиковая мышь», в которой *M. musculus* подразделен на две экологические расы: собственно «домовую» и дикую, названную «степная, или курганчиковая». Статья получила широкую известность, и практически все исследователи приняли эти взгляды, а вместе с ними и отмеченные выше противоречия как в таксономии, так и номенклатуре. Важную роль на первом этапе исследований сыграло развитие сети Станций защиты растений от вредителей (СТАЗР), вокруг которых сосредоточились лучшие кадры териологов (Вальх, 1914; Виноградов, 1914; Шарлемань, 1915; Аверин, 1915; Мигулин, 1917, 1927 и др.). Однако анализ их публикаций показывает, что приводимые описания *M. hortulanus*, *M. musculus*, *M. m. hortulanus* и *M. wagneri*, иногда сопровождаемые упоминаниями курганчиков (напр., Виноградов, 1914) или трудными для понимания определительными таблицами (напр., Вальх, 1914), можно так же успешно относить к *Mus*, как и к *Sylvaemus* (напр., "*hortulanus*" в работе Н. Шарлеманя, 1915).

¹ Очевидно, что «метод штангенциркуля», «метод бинокля», «метод карты» (в той же терминологии) и иные проверенные десятилетиями «методы» работы имеют не меньшую разрешающую способность, но требуют знания группы и общих направлений морфологической изменчивости. Следует вспомнить и признать, что большинство восточноевропейских видов-двойников грызунов (в их числе *Mus "domesticus"*, *Mus sergii*, "*Pitymys" taticus*", "*Apodemus" fulvipectus*" и др.) первоначально установлены на основании морфологических особенностей, но окончательно признаны спустя десятилетия после «независимых» сравнительно-генетических исследований.

Фауна и систематика

Таблица 2. Распределение полиморфных изоферментных и белковых локусов у четырех форм восточноевропейских *Mus ex gr. musculus**

Table 2. Occurrence of polymorphic isoenzyme and protein loci in four ecological forms of East-European *Mus ex gr. musculus*

Выборка мышей (n)	Est1			Est2			Est3				Est4		Idh1		Aat2		Me1		Ldg1			Hbb		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	d	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	c	
«домовые», Киев (31)	+	p	-	-	+	-	p	-	+	-	+	-	-	+	p	+	+	p	-	+	+	p	-	
«садовые», Аскания (33)	+	p	-	-	+	p	p	-	+	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	+	-	-	
«степные», Аскания (22)	+	p	-	-	+	p	p	-	+	-	+	-	-	+	-	+	+	p	-	+	+	p	p	
«курганчиковые», Херсон (18)	-	-	+	+	-	-	-	p	+	+	-	+	+	-	-	+	+	p	p	+	+	-	-	

* другие 18 локусов из 27 исследованных оказались инвариантными; p — редкий.

Выход в 1927 г. статьи Б. Вальха «О новом виде мыши», с одной стороны, сразу и убедительно разрешил таксономические и номенклатурные проблемы, с другой — обеспечил мягкий переход от эколого-географической классификации к собственно таксономической классификационной парадигме. Эта работа, казалось, завершила эпоху произвольного «районирования» *M. musculus* s. l., однако получила поддержку только у тех исследователей, кто непосредственно работал со степными формами *Mus*. В регулярно издававшихся сводках — и европейских, и союзных — все оставалось без изменений (таблица 3).

Противоречия браунеровской концепции и их простое устранение посредством принятия концепции широкого политипизма (Аргиропуло, 1940; Serafini, 1965) определили дальнейшее развитие экологической классификации и подразделение популяций, а фактически ареала, по эколого-географическому принципу: северные облигатно-синантропные формы, сезонные дикие популяции умеренных широт, южные (степные) экзантропные популяции (Тупикова, 1947). В дальнейшем эта система взглядов становится доминирующей: экогеографический принцип сохраняется как при таксономической характеристике *Mus musculus* s. l. (Кузнецов, 1965; Громов, 1981 и др.), так и при его ареалогическом описании (Прилуцкая, 1984, 1989): фактически «подвиды» и границы между ними определяются природными зонами¹.

Критерии таксономической гетерогенности *Mus*. Период новоописаний *Mus* завершен в 40-е гг. За это время для рассматриваемой территории установлено 17 таксонов, в том числе 7 видов. Главными критериями их таксономической обособленности служили неясные отличия в окраске и общих размерах. Диаграмма их таксономических отношений представлена на рисунке 2.

Современный период таксономической истории группы отмечен выходом статей А. Мигулина (1937), Н. Шарлеманя (1937) и М. Писаревой (1948), указавших на наличие устойчивых морфологических отличий между курганчиковыми и остальными («домовыми» и «степными») *Mus*. Более того, М. Писарева (см. также Соколов и др., 1990) установила наследственный характер способности *Mus sergii* строить курганчики: в отличие от *M. musculus*, мыши, взятые из курганчиков, неизменно приступали к сооружению курганчиков в виварии. Это подтверждало предположения о том, что в зимнее время «степные» мыши становятся «домовыми», тогда как «курганчиковые» круглогодично живут в природе и, более того, по данным А. Мунтяну (Muntyanu², 1990) и А. Михайленко (1993), зимой впадают в спячку.

¹ Принцип эколого-географического районирования положен в основу подразделения географических популяций большинства широкоареальных видов грызунов фауны прежнего СССР (см., Громов, Баранова, 1981 и др.); в ряде случаев доминирует административно-территориальный принцип с неясным лозунгом «и у нас есть свой подвид» (см. Загороднюк, 1989).

² sic!, recte Munteanu.

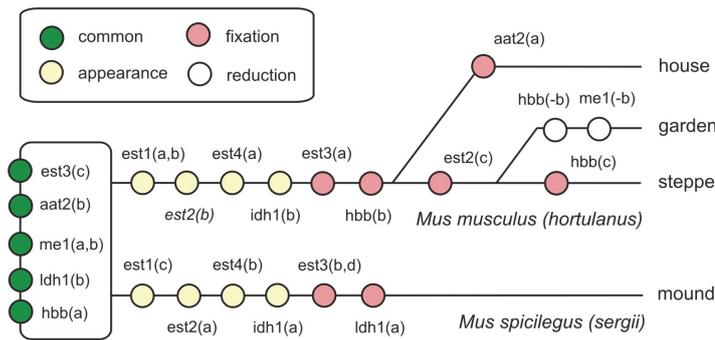


Рис. 3. Кладистические отношения четырех экологических рас «домовой мыши» по результатам анализа аллельного состава 27 белков (см. табл. 2).

Fig. 3. Cladistic relations of four ecological races of «house mouse» based on the analysis of allele composition of 27 proteins (see table 2).

В последнее десятилетие прежние таксономические системы прямо или косвенно тестированы генетиками при изучении географической и популяционной изменчивости *Mus*, в частности при анализе распространения *t*-гаплотипов (Klein et al., 1984; Мазин, 1988), электрофоретической подвижности белков (Thaler et al., 1981; Межжерин, 1987), распределения гетерохроматина и морфологии Y-хромосомы (Коробицина и др., 1990; Булатова, 1990). И хотя эти исследования проводились без строгой привязки к таксонам (различные «номерные» биохимические формы, необоснованное и неверное использование для обозначения выборок латинских названий), их анализ подтверждает справедливость традиционных морфологических и экологических критериев.

В частности, проведенное нами исследование восточноевропейских *Mus* «*musculus*» позволило подтвердить наличие высокой степени таксономической обособленности двух экологических рас, а именно домовой (включая степных и «садовых») и курганчиковых (из курганчиков) мышей. При высоком уровне изоморфизма (18 локусов из 27 исследованных инварианты) обе формы отличались по аллельному составу четырех локусов (Межжерин, Загороднюк, 1989; табл. 2). Один из возможных вариантов кладограммы представлен на рисунке 3¹: 2/3 внутрigrупповой изменчивости определяют межвидовые отличия и менее 1/3 изменчивых локусов отличают внутривидовые популяции, при этом основная часть внутривидовой изменчивости определяется утратой (редкостью) отдельных аллелей. Дополняя эти данные результатами, приводимыми в работе А. Милишниковой с сотр. (1989), отметим, что по направлению к северу изменчивость надвида закономерно убывает: если в Азербайджане и Монголии выявляется 61–66% совокупного аллельного богатства, то в Таллине, Московской обл., Молдавии и Абакане — лишь 46–56%. Иными словами, формирование восточноевропейских популяций происходило с очевидной потерей генетической изменчивости, градиенты которой соответствуют путям заселения Восточноевропейской равнины в постгляциальную эпоху.

Систематические отношения восточноевропейских *Mus*. Система таксономических отношений различных форм домашних мышей представлена в виде диаграммы (рис. 2), отражающей иерархию таксонов в исходном (авторском) их толковании и их соподчиненность по результатам проведенной ревизии. Представляет несомненный интерес сопоставление «западной» и «восточной» классификаций в их развитии.

Исходное в классификациях западных коллег подразделение домашних мышей на формы *domesticus* (indoor, = *Mus1*) и *spicilegus* (outdoor, = *Mus2*, = *musculus* s. str. в принятом здесь объеме) привело к признанию полувидового ранга этих двух рас (Hunt, Selander, 1973 и мн. др.). В дальнейшем из состава *M. m. spicilegus* исключен (с установлением видового ранга) западно-средиземноморский *Mus spretus* (= *Mus3*; Britton-Davidian, Thaler, 1978; gr. "*spicilegus*"

¹ «Анализ» филогенетических отношений на основе «дистанций» Нея и иных подобных показателей списочного сходства (т. е. ориентированных на сравнение полифилетических множеств типа фаунистических списков) дает привратное толкование степени родства видов, крайним случаем чего является распространенное в последнее время желание части генетиков использовать в качестве меры филогенетической дистанции число фиксированных генных отличий, отбрасывая прочь синапоморфии и исключая из анализа симплезиоморфии.

Фауна и систематика

в признаваемом здесь объеме), и показана видовая самостоятельность балканских (Греция) дикоживущих короткохвостых "*spicilegus*" (= *Mus4*; Bonhomme et al., 1978; = *Mus macedonicus*, ex gr. "*spicilegus*" по принятой здесь классификации). Последующее генетическое тестирование сооружающих курганчики мышей из Румынии (Брэила) позволило идентифицировать их как представителей группы *Mus4* (*Mus spicilegus*), но отнести эту выборку к особой «северной» форме *Mus4b* (Thaler et al., 1981), традиционно именуемой восточноевропейскими коллегами "*M. m. hortulanus*" либо более точным и реже употребляемым именем *M. sergii* (*Mus spicilegus sergii* в принимаемом здесь объеме).

Соотношение экологических и таксономических классификаций. Распространенные схемы классификации восточноевропейских *Mus*, как экологические, так и таксономические, сведены в таблице 3. Анализ литературы позволяет утверждать, что противоречия во взглядах на таксономию восточноевропейских *Mus* определялись тремя причинами: 1) смешением в одну группу всех степных форм и их противопоставление синантропным; 2) приданием диагностического веса способности строить курганчики с одновременным признанием того, что эта особенность реализуется не всегда, и что по другим признакам расы неразличимы; 3) неоднозначностью взглядов на систематическое положение *M. hortulanus* и необоснованным использованием его названия для обозначения то курганчиковой, то всех степных форм.

В соответствии с классическим «районированием» *M. musculus* (Тупикова, 1947; Прилуцкая, 1989) все популяции этого надвида, населяющие Восточную Европу севернее 50-й параллели, априори относятся к комменсальным формам. Как видно из представленных на карте данных (рис. 1), эта область охватывает типовые местонахождения *musculus*, *hapsaliensis*, *borealis* и *polonicus*. Типовые местонахождения *funereus* и *sareptanicus* расположены в зоне формирования сезонных экзантропных популяций, а *tergae* типича дагестанских *formosovi-nogaiorum*, южноукраинских *hortulanus-sergii* и южноуральских *wagneri-bicolor* относятся к области распространения экзантропных "*M. musculus*". К последним географически близки «степные» *sergii* и *spicilegus*.

Таблица 3. Соотношение между экологическими расами и традиционно признаваемыми таксонами и изменение взглядов на таксономический ранг и номенклатуру восточноевропейских *Mus*

Table 3. Relationship between ecological races and traditional taxa, and changes in views on taxonomic rank and nomenclature of East-European *Mus*

Экологическая раса	Браунер, 1899 ¹	Вальх, 1927 ²	Аргиропуло, 1940 ³	Лялюхина, 1984 ⁴	Загороднюк, 1992 ⁵
«Домовые мыши»	<i>Mus musculus musculus</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Mus musculus musculus</i>	<i>Mus musculus musculus</i>	<i>Mus musculus musculus</i>
«Степные мыши»	<i>Mus musculus hortulanus</i>				
«Курганчиковые мыши»	<i>Mus musculus hortulanus</i>	<i>Mus sergii</i>	<i>Mus musculus hortulanus</i>	<i>Mus hortulanus</i>	<i>Mus spicilegus sergii</i>

¹ В работах А. Браунера (1913, 1924, 1928 и др.) ранг формы *hortulanus* изменялся от видового до подвидового, последней точки зрения до выхода работы Б. Вальха (1927) придерживались все исследователи (Шарлемань, 1915; Мигулин, 1917; Храевич, 1925 и др.).

² Схема Б. Вальха полностью соответствует современным взглядам и была принята большинством исследователей (Мигулин, 1929; 1937; 1938; Шарлемань, 1937; Писарева, 1948; Ладыгина, 1964; Сокур, 1960; Корнеев, 1965).

³ Возврат к схеме Браунера принят в ряде специальных публикаций и во всех сводках 50–80-х гг. (Наумов, 1940; Виноградов, Громов, 1952; Громов, 1981; Павлинов, 1987 и др.).

⁴ После защиты этой диссертации начался новый период изучения группы с признанием видовой самостоятельности *M. hortulanus*, что отражено в последних сводках (Домовая мышь, 1989; Соколов и др., 1990).

⁵ Схема классификации, принятая в работах автора (Загороднюк, 1992; Zagorodniuk, 1993; Загороднюк, Березовский, 1994 и др.).

Обосновывая видовую самостоятельность *Mus sergii*, М. Писарева (1948) впервые предположила ее конспецифичность с *Mus spicilegus*. При рассмотрении предполагаемых пределов распространения курганчиковой мыши нею обращено внимание на описание курганчиков *M. m. spicilegus* с Балкан (Martino, 1930). Типы *M. spicilegus* и *M. sergii* неизвестны, и традиционное морфологическое сравнение для установления их идентичности невозможно. Однако обе формы — *sergii* и *spicilegus* — отличаются от *M. musculus* (s. l.) небольшими размерами тела, способностью строить курганчики с запасами корма на зиму, изящной структурой скуловой дуги, непрерывным географическим распространением, а также особенностями электрофоретических спектров белков (Orsini et al., 1983; Bonhomme et al., 1984; Межжерин, Загороднюк, 1989а). Все это однозначно указывает на конспецифичность восточноевропейской *sergii* и паннонской *spicilegus*. При этом название Петеньи (1882 г.) имеет приоритет перед *M. sergii* (1927 г.).

Заключение. В течение последних двух десятилетий представления о едином политипическом виде *Mus musculus* (Schwarz, Schwarz, 1943; Ellerman, Morrison-Scott, 1951) сменили представления о дифференциации надвида на полу-и/или аллоиды (Reichstein, 1978; Marshall, Sage, 1981), а, далее, их сменили представления о сложной системе таксономической иерархии надвида *Mus musculus*, включающей подвиды, аллоиды, виды, группы видов (Bonhomme et al., 1984 и мн. др., Macholan, 1990; данная работа). Из всего спектра установленных к настоящему времени таксонов восточноевропейских *Mus* видовая самостоятельность подтверждена для *M. musculus* (домовые мыши) и *M. spicilegus* (курганчиковые мыши); остальные таксоны необходимо рассматривать в составе этих двух видов; формы "*domesticus*" (*Mus1*, гр. "*musculus*") и *macedonicus* (*Mus4a*, гр. "*spicilegus*") в фауне региона не выявлены. Ретроспективный анализ показывает, что только в работах Б. Вальха, А. Мигулина и М. Писаревой (loc. cit.) взгляды на таксономию восточноевропейских *Mus* ex gr. "*musculus*" соответствуют современным.

Это исследование позволяет признать существование в фауне Восточной Европы и прилежащих регионов двух видов *Mus*, объединяющих 17 номинальных таксонов и три экологических расы. За одним исключением, все восточноевропейские формы *Mus* относятся к *M. musculus*; *M. sergii* представляет иную группу, *M. spicilegus*. Главнейшими трудностями при разработке таксономии группы оказались, с одной стороны, попытки обосновать видовую самостоятельность курганчиковой мыши (*M. sergii*), и, с другой, — попытки привести в соответствие описания многочисленных таксонов (в их числе *hortulanus*) с немногими экологическими расами (прежде всего «степной»). Список восточноевропейских форм, их синонимия, таксономические отношения, типовые материалы и диагностические признаки анализируются во втором сообщении.

Я искренне признателен всем коллегам, оказавшим помощь в организации и проведении этого исследования: А. Михайленко (Молдавская республиканская СЭС, Кишинев), А. Федорченко, (Институт зоологии НАН Украины, Киев), Н. Товпинцу (Крымская республиканская СЭС, Симферополь), Е. Котенковой (Институт экологии и эволюции животных РАН, Москва) и мн. др. Особую благодарность хочу высказать проф. Н. Воронцову (Институт биологии развития РАН, Москва), инициировавшему это исследование, И. Павлинову (Зоологический музей Московского Университета), Дж. Бриттон-Давидиан, Ф. Кацефлису (Университет Монпелье), А. Милютину (Зоологический музей Тартусского университета), Г. Боескорову (Всемирный музей мамонта, Якутск), А. Кандаурову (Институт зоологии Грузинской АН, Тбилиси), М. Махолану (Институт физиологии и генетики животных Чешской АН, Брно), Г. Барановой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), И. Полищуку (Биосферный заповедник «Аскания-Нова»), Л. Лавренченко (Институт экологии и эволюции животных РАН, Москва), проф. К. Ковальскому и А. Надаховскому (Институт систематики и эволюции животных Польской АН, Краков) за предоставленные материалы, копии статей, комментарии и многочисленные полезные замечания, высказанные при обсуждении результатов этого исследова-

Фауна и систематика

дования и просмотре рукописи статьи, проф. И. Сокуру (Институт зоологии НАН Украины), предоставившего и прокомментировавшего многочисленные оттиски статей давних авторов, и Ю. Некрутенко («Вестник зоологии»), под руководством которого автор прошел трудную школу проведения историко-таксономических исследований.

Исследование проведено в рамках проекта «Кариотипическая и морфологическая дифференциация политипических групп мелких млекопитающих Восточной Европы» (Международный научный фонд Дж. Сороса, № U6S000).

- Аверин В. Г.* Краткий обзор вредных и полезных млекопитающих Харьковской губернии // Бюл. о вредителях сельск. хоз-ва и мерах борьбы с ними. — Харьков, 1915. — N 1. — С. 13–34.
- Аргиропуло А.И.* Род *Mus* L. — мыши / Сем. Muridae — мыши. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — С. 76–94. — (Фауна СССР. Т. 3: Млекопитающие. Вып. 5).
- Браунер А.А.* Степная или курганчиковая мышь // Зап. Импер. о-ва сельск. хоз-ва Юж. России. — Одесса, 1899. — N 10. — С. 68–71.
- Браунер А.* Степная или курганчиковая мышь // Школьные экскурсии и школьный музей. — 1913. — N 4. — С. 1–3.
- Браунер А.* Список млекопитающих Аскании-Нова // Степной заповедник Чапли — Аскания Нова / Под ред. М.Н. Колюшко, Б.К. Фуртунова. — М.; Л.: Гос. изд-во, 1928. — С. 183–194.
- Булатова Н. Ш.* У-хромосома как маркер систематической и исторической дифференциации симпатричных форм домовых мышей // Докл. АН СССР. — 1990. — 314, N 1. — С. 249–251.
- Вальх Б.С.* Къ вопросу объ ожидаемомъ нашествии мышей и мерахъ къ ихъ уничтожению (съ определительной таблицей) // Бюл. о вредит. сельск. хоз-ва и мерахъ борьбы с ними. — Харьков, 1914. — N 2. — С. 33–44.
- Вальх Б.С.* О новом виде мыши (*Mus sergii* sp. nova) // Тр. Харк. тов-ва досл. прир. — 1927. — 50, вып. 2. — С. 49–50.
- Виноградов Б.С.* Грядущая опасность (появление мышей в ... Харьковской губ. и ... Екатеринославской губ.) // Бюл. о вредит. сельск. хоз-ва и мерахъ борьбы с ними. — Харьков, 1914. — N 5. — С. 15–18.
- Виноградов Б.С., Громов И.М.* Грызуны фауны СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 298 с. — (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР; Вып. 48).
- 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.
- Домовая мышь:* Сб. материалов Второго рабочего совещ. по домовым мышам. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. — 356 с.
- Загороднюк И.В.* Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевок рода *Terricola* Восточной Европы // Вестн. зоологии. — 1989. — N 5. — С. 3–14.
- Загороднюк И.В.* Обзор рецентных таксонов *Muroidea* (Mammalia), установленных для территории Украины (1758 — 1990) // Вестн. зоологии. — 1992, N 2. — С. 39–48.
- Загороднюк И.В.* Идентификация восточноевропейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестн. зоологии. — 1993. — N 6. — С. 37–47.
- Загороднюк И.В., Березовский В.И.* *Mus spicilegus* (Mammalia) в фауне Подолии и северная граница ареала этого вида в Восточной Европе // Зоол. журн. — 1994. — 73, вып. 6. — С. 110–119.
- Корнесс О.П.* Визначник звірів УРСР (Видання друге). — К.: Рад. школа, 1965. — 236 с.
- Коробицина К.В., Якименко Л.В., Фрисман Л.В.* К вопросу о систематике домовых мышей фауны СССР: цитогенетические данные // Эволюц. генетич. исслед. млекопитающих. — Владивосток, 1990. — Ч. 1. — С. 55–78.
- Котенкова Е.В.* Химическая коммуникация домовой мыши (*Mus musculus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980. — 28 с.
- Кохия С.С.* Биология степной мыши (*Mus musculus tataricus* Sat.) в Кахети // Тр. ин-та зоол. АН ГССР. — 1960. — 17, вып. 2. — С. 131–149. — (груз. яз.).
- Кузнецов Б.А.* Отряд Грызуны. Ordo Rodentia // Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. — М.: Просвещение, 1965. — С. 236–346.
- Лавренченко Л.А.* Систематический анализ надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1990. — 25 с.
- Лавренченко Л.А.* Анализ крамеровских признаков домовых мышей *Mus musculus* sensu lato (Rodentia, Mammalia): многомерный подход // Зоол. журн. — 1994. — 73, вып. 7–8. — С. 169–178.
- Лавренченко Л.А., Орлов В.Н.* *Mus abbotti* в фауне СССР // Грызуны: Тез. докл. 7 Всесоюзн. совещ. — Свердловск, 1988. — 1. — С. 111–112.
- Ладыгина Н.М.* Сезонные и географические изменения эколого-географических особенностей домовых мышей и их связь с условиями существования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Харьков: НИИ биол. Харьк. ун-та, 1954. — 16 с.
- Ладыгина Н.М.* К сравнительной характеристике курганчиковой и домовой мышей // Вопр. ген. и зоол. — Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1964. — С. 67–74.
- Лялюхина С.И.* Сравнительное исследование биологии домовой (*Mus musculus* L.) и курганчиковой (*Mus hortulanus* Nordm.) мышей в ареале совместного обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1984. — 24 с.

- Мазин С. М. Распространение t-гаплотипов по ареалу домашней мыши (*Mus musculus* s. str.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1988. — 19 с.
- Мазин С. М. Анализ t-полиморфизма *Mus musculus* s. str. // Домашняя мышь. — М., 1989. — С. 123–127.
- Межжерин С. В. Сравнительный анализ электрофоретических спектров белков и ферментов трех форм домашних мышей // Докл. АН СССР. — 1987. — 297, N 2. — С. 503–505.
- Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Морфологические, кариологические и генетические различия домашней (*Mus musculus musculus*) и курганчиковой (*Mus musculus hortulanus*) мышей // Домашняя мышь. — М., 1989а. — С. 99–114.
- Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 1989б. — N 4. — С. 55–59.
- Межжерин С. В., Котенкова Е. В., Зыков А. Е., Михайленко А. Г. Морфологическая и генетическая изменчивость западнопалеарктических домашних мышей *Mus musculus* s. lato // Синантропия грызунов и ограничение их численности (Материалы всесоюз. совещ.). — М., 1992. — С. 231–255.
- Мигулин А. А. Млекопитающие Харьковской губернии. — Харьков, 1917. — 74 с.
- Мигулин А. А. Мыши северо-восточной Украины (б. Харьковской губ.) // Тр. Харк. тов-ва досл. прир. — 1927. — 50, вып. 2. — С. 16–53.
- Мигулин О. О. Визначник звірів України. — Харків: Держ. вид-во України, 1929. — 96 с.
- Мигулин О. О. Курганчикова миша (*Mus sergii* Valch) як вид // Зб. праць Зоол. муз. — 1937. — N 20. — С. 115–120. — (Тр. Ін-ту зоол. та біол. АН УРСР; 18).
- Мигулин О. О. Підрид миші хатні — *Mus* Linn., 1758 р. / Звірі УРСР (матеріали до фауни). — К.: Вид-во АН УРСР, 1938. — С. 324–333.
- Михайленко А. Г. Мелкие млекопитающие и иксодовые клещи в природных очагах туляремии и некоторых других зоонозов Молдовы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Саратов, 1993. — 24 с.
- Наумов Н. П. Экология курганчиковой мыши *Mus musculus hortulanus* Nordm. // Тр. ИЭМЭЖ АН СССР. — 1940. — 3, вып. 1. — С. 33–76.
- Огнев С. И. Fauna mosquensis. Опыт описания фауны Московской губ. — М., 1913. — т. 1: Млекопитающие, ч. 1. — 310 с.
- Огнев С. И., Геттнер В. Г. Род *Mus* / Млекопитающие Среднего Копет-Дага и прилегающей равнины // Тр. науч.-исслед. ин-та зоол. — Москва: МГУ, 1929. — 3, вып. 1. — С. 92–98.
- Орлов В. Н., Наджафова Р. С., Булатова Н. Ш. Таксономическая обособленность *Mus abbotti* (Muridae, Rodentia) Азербайджана // Зоол. журн. — 1992. — 71, вып. 7. — С. 116–122.
- Павлинов И. Я. Род *Mus* Linnaeus, 1758 — Домашние мыши / Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. — С. 222–224. — (Сб. Тр. зоол. муз. МГУ: 25).
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. — М.: Наука, 1990. — 374 с.
- Писарева М. Е. К экологии и систематике курганчиковой мыши // Сб. работ биол. фак-та / Днепропетр. ун-т: Научн. зап. — 1948. — 32. — С. 68–71. (Работа защищена как диссертация в 1938 г.).
- Прилуцкая Л. И. Домашняя мышь на территории СССР: опыт кадастровой оценки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1984. — 26 с.
- Прилуцкая Л. И. Современный ареал домашней мыши в СССР // Домашняя мышь. — М., 1989. — С. 15–27.
- Рафиев А. Н. Белковый полиморфизм домашних мышей (род *Mus*) на территории СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1990. — 19 с.
- Россолимо О. Л., Павлинов И. Я. Каталог типовых экземпляров млекопитающих, хранящихся в Зоологическом Музее МГУ // Сб. тр. зоол. муз. МГУ. — 1979. — 18. — С. 5–43.
- Сатуниин К. А. Материалы къ познанию млекопитающих Кавказского края и Закаспийской области. VIII. Экскурсія Кавказского музея въ степи и предгорья Восточнаго Закавказья весною 1907 г. // Изв. Кавк. муз. — Тифлис, 1909. — 4. — С. 41–67.
- Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домашней и курганчиковой мышей. — М.: Наука, 1990. — 208 с.
- Сокур І. Т. Савці фауни України та їх господарське значення. — К.: Держучпедвидав, 1960. — 211 с.
- Тихомиров А. А., Корчагин А. Н. Списки и описание коллекции млекопитающих музея. № 1-й / Списки и описание предметов, находящихся в зоологическом музее Императорского Московского университета, отд. 4 // Изв. Импер. о-ва любит. естествозн., антроп., этногр. — 1889. — 56, вып. 4. — С. 19–27. — (Тр. лабор. при зоол. муз. Импер. Моск. ун-та; 4, вып. 4).
- Тушикова Н. В. Экология домашней мыши средней полосы СССР // Материалы по грызунам. — М.: Изд-во МОИП, 1947. — Вып. 2. — С. 5–61.
- Храневич В. Нарис фауни Поділля. Ч. 1. Савці та птахи. — Вінниця, 1925. — 129 с. — (Кабінет виуч. Поділля; вип. 7).
- Шарлемань Э. В. Краткий определитель мышей и полевок южной полосы Европ. России // Бюл. о вредит. сельск. хоз-ва и мерах борьбы с ними. — Харьков, 1915. — N 2. — С. 6–16.
- Шарлемань Н. Забытый вид мыши // Природа. — 1937. — N 4. — С. 122–125.
- Шидловский М. В. Определитель грызунов Закавказья. — Тбилиси: изд-во АН ГССР, 1962. — 171 с. — (2-е изд.: Тбилиси: Мецниереба, 1976. — 256 с.)
- Auffray J.-Ch., Marshall J. T., Thaler L., Bonhomme F. Focus on the nomenclature of European species of *Mus* // Mouse genome. — 1990. — 88. — P. 7–8.

Фауна и систематика

- Bonhomme F., Britton-Davidian J., Thaler L., Triantaphyllidis C.* Sur l'existence en Europe de quatre groupes de Souris (genre *Mus* L.) du rang espece et semispece, demontree par la genetique biochimique // C. R. Acad. Sc. Paris. — 1978. — **287** (ser. D). — P. 631–633.
- Bonhomme F., Catalan I., Gerasimov S. et al.* Le complexe d'especes du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. 1. Genetique // Z. Saugethierk. — 1983. — **48**, H. 2. — S. 78–85.
- Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J. et al.* Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus* // Biochem. Genet. — 1984. — **22**, N 3–4. — P. 275–303.
- Brauner A.* Ueber die Steppenmaus, *Mus musculus hortulanus* Nordm. // Pallasia (Zeitschrift fur Wirbeltierkunde vornehmlich des Palaarktischen Faunengebiets). — 1924. — **2**, N 1. — S. 42–43.
- Britton-Davidian J., Thaler L.* Evidence for the presence of two sympatric species of mice (genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics // Biochem. Genet. — 1978. — **16**. — P. 213–225.
- Chyzer C.* Relique Petenyiana // Termesztrajzi Fuzetek. — Budapest, 1882. — **11** (цит. по: Ellerman, Morrison-Scott, 1951 и Соколов и др., 1990).
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S.* Genus *Mus* Linnaeus, 1758 / Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. — Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. — P. 602–613.
- Engels V. A.* Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmausen (Genus *Mus* L.) aus dem Mittelmeergebiet // Z. Saugetierk. — 1980. — **45**. — S. 366–375.
- Eversmann E.* Einige Beitrage zur Mammologie und Ornitologie des russischen Reichs // Bull. Soc. Imper. Nat. Moscou (Бюл. МОИП). — 1848. — **21**. — P. 191.
- Festetics V. A.* Ahrenmausugel in Osterreich // Z. Saugetierk. — 1961. — **26**, N 2. — S. 112 (цит. по Соколов и др., 1990).
- Honacki J. H., Kinnman K. E., Koepl J. W.* (eds.). Mammals species of the World. — Lawrence: Allen Press and Assoc. Coll., 1982. — 694 p.
- Hunt W. G., Selander R. K.* Biochemical genetics of hybridization in European house mice // Heredity. — 1973. — **31**. — P. 11–33.
- Keyserling A. G., Blasius J. H.* Ordn. IV. Glires / Die Wirbelthiere Europa's. — Braunschweig: F. Vieweg und Sohn, 1840. — S. 30–43.
- Klein J., Sipos P., Figueroa F.* Polymorphism of t-complex genes in European wild mice // Genet. Res. — 1984. — **44**. — P. 39–46.
- Kratochvil J.* *Mus abbotti* — eine kleinasiatisch-balkanische Art (Muridae — Mammalia) // Folia Zool. — 1986. — **35**, N 1. — S. 3–20.
- Linnaei C.* Systema naturae. Regnum animaliae. — London, 1956 (1758). — 823 p.
- Macholan M.* Systematika a evolucionni vstany mezi taxony mysi domacich (Mammalia, Rodentia) // Biol. listy. — 1990. — **55**, N 3. — P. 216–229.
- Marshall J. T., Sage R. D.* Taxonomy of the house mouse // Symp. Zool. London. — 1981. — **47**. — P. 15–25.
- Martino V.* Kljuc za odredivanie Glodara // Glas. Min. poljopriorede. — Beograd, 1930. — **29**. — P. 1–26.
- Mezhzherin S. V., Kotenkova E. V.* Biochemical systematics of house mice from the Central Palearctic region // Zeits. Syst. Evolut. — 1992. — **30**. — P. 180–188.
- Miller G.* Catalogue of the mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collections of the British Museum. — London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1912. — 1019 p.
- Muntyanu A. I.* Ecological features of an overwintering population of the hillock mouse (*Mus hortulanus* Nordm.) in the south-west of the U.S.S.R. // Biol. J. Lin. Soc. — 1990. — **41**. — P. 73–82.
- Nordmann A.* Observations sur la Faune Pontique. Mammalia // Voyage dans la Russie meridionale et la Crimée. — Paris: E. Bourdin et Cet., 1840. — **3**. — P. 1–65.
- Orsini P., Bonhomme F., Britton-Davidian J. et al.* Le complexe d'especes du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. 2 // Zeits. Saugethierk. — 1983. — **48**, H. 2. — S. 86–95.
- Reichstein H.* *Mus musculus* — Hausmaus // Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Saugetiere Europas. — Wiesbaden: Acad. Verlag, 1978. — **2/1** (Nagetiere, 1). — P. 421–451.
- Reinwaldt E.* Der Formenkreis *Mus spicilegus* Petenyi / Beitrage zur Muriden-Fauna Estlands mit Berücksichtigung der Nachbargebiete // Acta Com. Univ. Tartu. — 1927. — **A12**, N 1. — P. 48–59.
- Schwarz E., Schwarz H.* The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linnaeus // J. Mammalogy. — 1943. — **24**. — P. 59–72.
- Serajinski W.* The subspecific differentiation of the Central European house mouse (*Mus musculus* L.), in the light of their ecology and morphology // Ecol. Polska (s. A). — 1965. — **13**, N 17. — P. 305–348.
- Simionescu V.* A study concerning the systematics of species *Mus musculus* Linnaeus, 1758 (Rodentia, Murinae) in Romania and a contribution to the diagnosis of subspecies *hortulanus* and *spicilegus* // Anal. Stiint. Univ. "Al. I. Cuza" din Iasi (ser. noua, sect. 2 a — biol). — 1982. — **28**. — P. 104–109.
- Thaler L., Bonhomme F., Britton-Davidian J., Hamar M.* The house mouse complex of species: Sympatric occurrence of biochemical groups *Mus* 2 and *Mus* 4 in Rumania // Z. Saugetierk. — 1981. — **46**, N 3. — S. 169–173.
- Zagorodniuk I. V.* Polytypical Muroidea from eastern Europe: taxonomy, distribution and diagnostics // Rodens & Spatium IV (Abstract Intern. Conf., Mikolajki). — Warszawa, Inst. Ecol. PAS, 1993, p. 120.

Институт зоологии НАН Украины (252601, Киев)

Получено 22.04.94