

УДК 599.323.4

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС
СТЕПНЫХ ФОРМ МЫШЕЙ РОДА SYLVAEMUS
(FALZFEINI — FULVIPECTUS — HERMONENSIS — ARIANUS)**

И. В. Загороднюк¹, Г. Г. Боевскоров², А. Е. Зыков³¹Институт зоологии им. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б. Хмельницького

Киев, ГСП, Украина

²Якутский Институт биологии Сибирского отделения РАН, Якутск³Украинская республиканская санэпидстанция МЗ Украины, Киев

Получено 20 апреля 1995

Мінливість та таксономічний статус степових форм мишей роду *Sylvaemus* (*falzfeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*). Загороднюк І. В., Боевскоров Г. Г., Зыков О. Є. — Подано перопис " ", розглянуто таксономічну історію виду, уточнено діагноз, показано його поширення у степах від берегів Дніпра та Північного Кавказу до Копетдагу, Закавказзя, Персії та Анатолії. За результатами ідентифікації типових матеріалів встановлено синонімію виду, найдавнішою придатною назвою якого визнано . Розглянуто географічну мінливість розмірів тіла та діагностично вагомих ознак, а також таксономічну диференціацію виду з визнанням підвидів та (s. str.). Наведено детальні описи східноєвропейських популяцій .

Ключові слова: , таксономія, діагностика, мінливість, поширення.

Variation and Taxonomic Status of the Steppe Forms of Genus *Sylvaemus* (*falzfeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*). Zagorodnyuk I., Boyeskorov G., Zykov A. — Results of systematic revision with the analysis of taxonomic history of the steppe mice of group are given. Two new species that were established during the last decade, from East European plains and from the Asia Minor, are conspecific, as well as three another new taxa of specific rank, namely Caucasian from the Kopet-Dagh and Persian are. The oldest valid name of a new polytypic species is Blanford, 1881, and its synonymy includes Ogn., Ogn. & Hept., Svir., Svir., Mez. & Zag., Filippucci et al. The set of diagnostic morphological characters comprises fur coloration and shape of breast spot, proportion of body and skull, shape and proportions of and shape of post-palatine cut, etc. The former hypothesis on the natural hybridization of is erroneous for the so-called hybrids between and are not ones but the separated species as a matter of fact. Being intermediate in most morphometric features, is a one of most separated species by the complex of meristic characters. The species is distinguished by wide geographical variability of most metric characters. Its the body and skull sizes are increased eastward and in mountains, and is the most small-sized subspecies. The range of a species covers the south-eastern sector of the former range. Its extensive range occurs plain and mountain steppes from the Bosphorus in the west up to the Kopet-Dagh on the east, and from the southern Ukraine on the north up to the southern regions of Iran. The range of the species is not overlapped with the range. Within the following subspecies are recognized, namely and (s. str.). Precise taxonomic and biogeographical descriptions of the East-European populations are given. In the Eastern Europe is presented by two isolated subspecies, namely smaller and pale-colored dwelling the left bank of the Lower Dnipro and the Crimea), and more large and bright inhabiting pre-Caucasian steppe and the Northern Caucasus northward up to the Don river and the Kuma-Manych Lowland.

Key words: , taxonomy, diagnostics, variability, distribution.

Устоявшиеся взгляды на систематическое положение, таксономический статус, объем и распространение ряда палеарктических групп грызунов в последние десятилетия подверглись основательному пересмотру. Со времени выхода в свет сводки Дж. Эллермана и Т. Моррисон-Скотта (Ellerman, Morrison-Scott, 1951) в группе *Sylvaemus*, традиционно включающей пару *S. sibiricus* и *S. uralicus*, установлено 8 новых видов (табл. 1). В их числе и *S. krasovskii*, описание которого увидело свет на страницах этого журнала (Межжерин, Загороднюк, 1989).

В определенной мере прогресс достигнут благодаря внедрению сравнительно-генетических методов анализа изменчивости, подтвердивших правильность ряда предшествующих таксономических решений. Большинство “новых” видов ранее уже рассматривались как самостоятельные и установлены первоначально на основании морфологических данных. Более близкое знакомство с группой показывает, что все эти виды не следует рассматривать в качестве т. н. “видов-двойников”, поскольку наряду с установленной генетической дискретностью характеризуются устойчивыми морфологическими отличиями (Воронцов и др., 1992; Загороднюк, 1993).

Несмотря на очевидный прогресс в разработке таксономии и диагностики видов группы “лесные мыши”, новая таксономическая схема рода и новые определительные ключи попросту не признаются старшими коллегами и региональными исследовательскими группами, включая зоологов большинства заповедников, областных санэпидстанций, станций защиты растений и мн. др. локальных зоологических центров. Практически во всех известных нам коллекциях *S. sibiricus* (auct.) по-прежнему хранится как “единый и неделимый”, и абсолютное большинство коллекций фаунистов остается при ортодоксальных взглядах времен первого (Ellerman, Morrison-Scott, 1951) и второго (Corbet, 1978) “Чеклистов” в ожидании возможного отката таксономистов на прежние позиции¹.

К настоящему времени прежний политипический вид *S. sibiricus* по ряду объективных критериев подразделен на несколько самостоятельных видов. Собственно *S. sibiricus* распространен к востоку не далее восточных областей Украины и Белоруссии (Загороднюк, 1993). Восточнее и юго-восточнее его замещают

Таблица 1. Виды *Sylvaemus*, установленные после 1950 г. (Ellerman, Morrison-Scott, 1951)

Table 1. *Sylvaemus* species established after 1950 (Ellerman, Morrison-Scott, 1951)

Таксон, автор и год описания	Регион (страна)	Обоснование самостоятельности
Kratochvil, Rosicky, 1952	Словакия	Kratochvil, Zeida, 1962
Mezhzherin, Zagorodnjuk, 1989	Украина	Межжерин, Загороднюк, 1989
Heinrich, 1952	Австрия	Storch, Lutt, 1989
Filippucci et al., 1989	Израиль	Filippucci et al., 1989
Sviridenko, 1936	Зап. Кавказ	Межжерин, 1991
Vorontsov et al., 1992	Азербайджан	Воронцов и др., 1992
Blanford, 1881	Иран	Musser, Carleton, 1993 *
Barret-Hamilton, 1900	Афганистан	Межжерин, 1996 **

Примечание: * видовая самостоятельность установлена провизорно; ** доказательства видовой самостоятельности этой формы (? алловид *S. krasovskii*) спекулятивны и не основаны на анализе типовых материалов, топотипичных популяций или оригинальных описаний.

¹ В третьем евразийском “Чеклисте” (Павлинов и др., 1995) часть упоминаемых здесь видов признана, в том числе как отдельные виды *S. krasovskii* и *S. uralicus*. Подобная этой точка зрения принята в последнем всемирном “Чеклисте” Д. Вильсона и Д. Ридера (Musser, Carleton, 1993), максимально учитывающем работы и мнения восточноевропейских коллег.

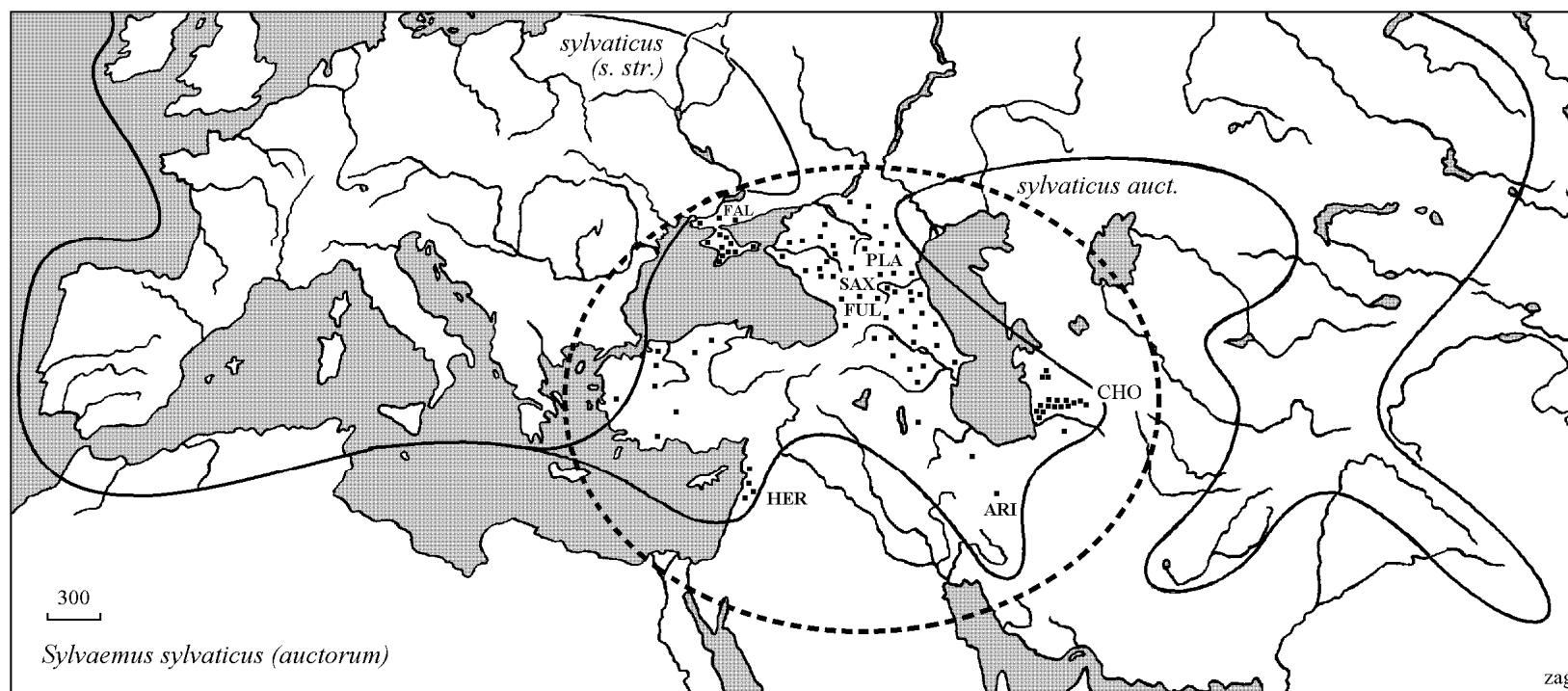


Рис. 1. Ареал надвида “*Sylvaemus sylvaticus (auctorum)*” в области Древнего Средиземья и распространение степных форм группы *Sylvaemus sylvaticus (auctorum)* (южная Украина) — (Кавказ) — (Копетдаг) — (Персия) — (Малая Азия). Контурь ареала прежнего политипического вида *Sylvaemus sylvaticus (auctorum)* приводятся по карте из сводки Дж. Корбета (Corbet, 1978), восточная граница ареала *Sylvaemus sylvaticus (auctorum)* s. str. — по И. Загороднюку (1993). Буквами обозначены типовые местонахождения таксонов, относимых здесь к виду *Sylvaemus sylvaticus (auctorum)*.

Fig. 1. Range of supraspecies “*Sylvaemus sylvaticus (auctorum)*” in the Mediterranean region and the distribution of the steppe forms of the group *Sylvaemus sylvaticus (auctorum)* (southern Ukraine) — (Caucasus) — (Kopet-Dagh) — (Persia) — (Asia Minor). Limits of range of the former polytypic species *Sylvaemus sylvaticus (auctorum)* is given after the review of Corbet (1978), eastern border of the range is given after Zagorodnyuk (1993). Type localities of the taxa that are included here into the species *Sylvaemus sylvaticus (auctorum)* are designed by three first letters of their names.

иные виды, в частности (Pallas), более известный прежде как . Значительную часть юго-восточного сектора прежнего ареала (auct.) населяет вид , впервые установленный нами из южной Украины (Межжерин, Загороднюк, 1989) и в дальнейшем идентифицированный в составе фауны Копетдага (Зыков, 1991) и Кавказа (Боескоров, 1992; Воронцов и др., 1992). При этом кавказские популяции были переопределены как относящиеся к ранее установленному, но впоследствии забытому виду (Свириденко, 1936), а морфологически близкие формы из Малой Азии описаны как еще один вид — (Filippucci et al., 1989). Неопределенным остается статус ранее широко упоминаемой в литературе формы , заведомо не конспецифичной виду (s. str.) и являющейся наиболее давним таксоном этой группы за пределами истинного ареала собственно мыши лесной.

Настоящая работа призвана разрешить ряд вопросов, связанных с установлением и уточнением таксономических и ареалогических отношений с морфологически сходными представителями рода . Эта серия таксонов, именуемая нами (в противоположность s. str.) степными мышами (Межжерин, Загороднюк, 1989), охватывает ряд видов и подвидовых форм , населяющих область Древнего Средиземья и известных как etc.

Материал и методика. В основу работы положены результаты полевых исследований авторов в различных районах Восточной Европы (И. Загороднюк), Кавказа (Г. Боескоров) и Копетдага (А. Зыков) в течение 1988–1995 гг., а также результаты обработки коллекций ряда зоологических музеев. Изучены коллекции Национального природооведческого музея НАН Украины (UNHM, Киев, И. Загороднюк), Зоологического музея Московского государственного университета (ZMMU, И. Загороднюк, Г. Боескоров), Зоологического музея Киевского национального университета (ZMKU, И. Загороднюк), Британского музея естественной истории (BMNH, Лондон, при содействии В. Ткача), Музея природы Харьковского государственного университета (MNKU, И. Загороднюк), Лаборатории млекопитающих Зоологического института РАН (ZISP, Санкт-Петербург, Г. Боескоров, И. Загороднюк) и Биологического музея им. Тимирязева (BMT, Москва, Г. Боескоров). При работе с коллекциями особое внимание уделено поиску и анализу типовых материалов (в т. ч. лектотипов) всех таксонов рода .

В качестве эталонных использованы типовые серии и выборки из топотипичных популяций всех “новых” видов, выделенных из состава прежнего вида “лесная мышь”: (Загороднюк, 1993), (Загороднюк, Федорченко, 1993), (Filippucci et al., 1989), (Межжерин, Загороднюк, 1989), (Zagorodnyuk, Tkach, 1996), и (Боескоров, 1992), (Зыков, 1991), которые в разных работах рассматриваются как самостоятельные виды, а также ряда других форм из Восточной Европы, Кавказа и Передней Азии (всего около 15 форм), таксономических ранг которых никогда не поднимали до видового уровня. Тестирование эффективности установленных нами диагностических систем проводили на выборках, предварительно типированных по электрофоретическим спектрам белков совместно с С. Межжериным (Межжерин, Загороднюк, 1989; Воронцов и др., 1989; Межжерин, Зыков, 1991 и др.).

Все измерения и морфологические описания выборок проводятся по схеме, соответствующей принятой в наших прежних публикациях (Боескоров, 1992; Загороднюк, 1993; Загороднюк, Федорченко, 1993). Приводимая в статье синонимия составлена на основании изучения оригинальных описаний таксонов и исследования типовых материалов. Предварительные частные списки синонимов, представленные ранее (Загороднюк, 1992, 1993; Zagorodnyuk, 1996; Zagorodnyuk, Tkach, 1996), перепроверены и включены в эту работу практически без изменений. Подробные ареалогические описания составлены только для восточноевропейских форм степных мышей, а именно южноукраинской “ ” и кавказской “ ”.

Новейшая таксономическая история степных форм “sylvaticus”

К началу современного периода развития териологии никто не сомневался в незыблемости традиционных представлений о существовании двух вездесущих

и плюс фантомного . Некогда широко известные таксоны , и мн. др. остались лишь в пыльных списках синонимов, полезных разве что для чтения старых научных трудов и наведения порядка в коллекционных сборах вековой давности.

В результате проводимых в середине 80-х гг. исследований по уточнению видового состава и систематического положения грызунов заповедника “Аскания-Нова” установлено неожиданное для конца XX ст. и для одной из наиболее изученных териологами частей континента таксономическое явление. Показано, что по ряду признаков, традиционно применяемых в диагностике (пропорции тела и черепа, размеры и особенности строения зубов, резцовых отверстий и заднего отдела твердого неба), асканийская популяция не может быть отождествлена ни с , ни с (Загороднюк, Песков, неопубл. данные), наличие которых предполагалось для юга Украины. Последующие генетические тесты подтвердили это (Межжерин, 1987), и асканийская мышь была описана в качестве нового вида (Межжерин, Загороднюк, 1989).

Аналогичные исследования были проведены М.-Г. Филиппуччи, Ш. Симсоном и Э. Нево в отношении мышей Израиля, в результате чего было установлено наличие нового -подобного вида, названного (Filippucci et al., 1989). По ряду морфологических особенностей (длинный хвост, узкое грудное пятно, короткое резцовое отверстие) новый вид казался подобен , но большие размерные и географические отличия не позволяли говорить об их тождестве. Впоследствии этот вид диагностирован в сборах из Западной Анатолии (Filippucci et al., 1996).

Одновременное изучение лесных мышей Кавказа также позволило установить существование нескольких генетически дискретных форм. Среди множества установленных в результате этих исследований номерных форм одна (известная как “форма 3-2, дзегамская” по: Воронцов и др., 1989; формы “-1” и “2” по: Наджафова, 1989; цитотип “Центромерный” по: Козловский и др., 1990) оказалась морфологически заметно обособленной, но генетически идентичной виду (Боескоров, 1992).

Проводимые в те же годы исследования фауны Копетдага показали, что форма “ ” морфологически отлична от европейских и должна быть отнесена к иному виду, предположительно к (Зыков, 1991). Последующие исследования подтвердили генетическую тождественность копетдагской лесной мыши () асканийскому виду (Межжерин, Зыков, 1991).

Эти результаты потребовали многих номенклатурных изменений. Сперва, с учетом результатов проведенной нами ревизии копетдагских мышей было предложено изменить названия вида (по принципу приоритета) на (Зыков, 1991; Загороднюк, 1992). Это было подтверждено и результатами ревизии типовых материалов: типы копетдагской “ ” и северокавказской “ ” определены как идентичные типам южноукраинской “ ” (карточки ревизии типов ZMMU, 1990, И. Загороднюк). Последнее было учтено при ревизии кавказских (Воронцов и др., 1992) и восточноевропейских (Загороднюк, 1993) форм лесных мышей, которых, начиная с 1992 г., предложено вновь рассматривать в ранге самостоятельного от рода (Загороднюк, 1992; 1993; Загороднюк, Межжерин, 1992; Загороднюк, Федорченко, 1993).

В результате интенсивных таксономических исследований мышей из южных частей ареала “лесной мыши” от северной Африки (s. str.: Filippucci, 1992) до Центральной Азии (s. l.: Межжерин, Михайленко, 1991) нами сформулирована гипотеза о тождестве мелких длиннохвостых желтогрудых форм,

Таблица 2. Таксоны *S. "sylvaticus"*, установленные в пределах ареала степной мыши (по алфавиту)
 Table 2. Wood mice taxa having the type locality inside the range of the steppe mouse (alphabetic order)

Таксон	Музей	Типы	Номера типовых экз.	Идентификация
Blanford	BMNH	синтип	74.11.21.22	
Dahl	—	(утрачены)	(описание и топотипы)	
Ognev, Heptner	ZMMU	голотип	27429	
Ognev	ZMMU	голотип	27310	
	ZMMU	паратипы	27299–'301, '305, '306, '308, '316, '337, '344	
Mezherin et Zag.	UNHM	голотип	11125	
	UNHM	паратипы	11121–'124, '126–'131	
Ognev	ZMMU	голотип	26596	
	ZMMU	паратипы	26597–'598, '610, 27424	
	ZISP	паралектотип	13831	
Sviridenko	UNHM	голотип	8170	=
	UNHM	паралектотипы	8096, 8098–8100	=
Ognev	ZMMU	голотип	27317	
Krassovski	ZMMU	лектотип	26605	
	ZMMU	паралектотип	26608	
	BMT	паралектотип	9511	
Barrett-Hamilton*	BMNH?	?	материалы недоступны	
Thomas	BMNH	тип	2.10.1.14	

Примечание: название Var.-Ham. непригодно, преокупировано Pallas.

населяющих область Древнего Средиземья (aff). Их очевидная географическая изолированность от африканских, европейских и центральноазиатских форм позволила в целом оконтурить ареал этого таксономического комплекса (рис. 1). С учетом всех известных нам сводок (с некоторыми рекомбинациями) этот конгломерат -подобных форм включает в качестве самостоятельных видов

(табл. 1). Последний из них, (описан в 1875 г. как) — самый древний таксон этой группы, но со времени сведения его названия в синонимы никем специально не рассматривался, и его типовые материалы даже не упоминались. Musser & Carleton (1993) рассматривают форму как самостоятельный от всех других вид, тогда как Н. Воронцов с соавт. (1992) отождествляют ее с , по нашим данным является представителем группы (Zagorodnyuk, Tkach, 1996).

Таксономия и синонимия

При изучении коллекций , хранящихся в зоологических музеях Киева, Лондона, Харькова, Москвы и Петербурга (ZMKU, UNHM, BMNH, MNKU, ZMMU, BMT, ZISP), разысканы и изучены типовые материалы всех таксонов, относимых ранее к " " (s. l.). Главное внимание уделено таксонам, чьи типовые местонахождения находятся в пределах реконструированного нами ареала (=) (рис. 1). Таковыми оказались и Ognev (1924), Ognev & Heptner (1928), Krassovsky (1929), Blanford (1881), Thomas (1902) и др. Типы двух первых () на основании приведенных ниже диагностических особенностей отнесены к (Pallas) (= auct.). Последующие три (и) идентифицированы как (табл. 2).

¹ П. Свириденко (1936) отмечает некоторые признаки (в т. ч. округлую форму "венечного" шва), приближающие ее к , но таксономические выводы из этого не делает; И. Павлинов с соавт. (1995) включает без комментариев в синонимы (=).

К числу описанных до 1924 г. (времени описания) таксонов, которые на основании близости их типовых местонахождений к ареалу потенциально могут быть включены в синонимию последнего, относятся иранские Blanford, 1875 (= Blanford, 1881; пров. Исфахан) и Thomas, 1902 (terra typica — Sheoul (= р. Шуль?), остан Фарс). Типовые экземпляры этих таксонов выявлены в фондах Британского музея и переисследованы нами (Zagorodnyuk, Tkach, 1996). Эти две формы, ранее объединяемые в единый “белобрюхий” подвид (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), отнесены нами к двум разным видам: (M¹³=3,25) идентифицирована как (Pall.), а (M¹³=3,78) — как конспецифичная.

Следует отметить, что долгое время существовали определенные трудности в интерпретации таксона . G. Barrett-Hamilton (1900) указывает на несоответствие описания этой формы с морфологией ее типов и на идентификацию одного из них как cf . Однако приведенные им и нами (loc. cit.) уточнения этого описания эту проблему снимают. Название “ ” следует считать старейшим пригодным для обозначения степных мышей. Устанавливается следующая синонимия для вида, включающего Mezh. & Zag., 1989 (всего 9 названий).

Sylvaemus arianus Blanford, 1881, stat. rev.¹

1875. Blanford (Blanford, 1875: 311) — Иран, пров. Исфахан, Кохруд севернее Исфахана (между Исфаханом и Тегераном, 7000 футов); синтип в BMNH N 74.11.21.22; 4 синтипа хранится в Индийском Музее в Калькутте (Barrett-Hamilton, 1900: 413). Nom. praecox., non Temminck, 1845 ().
1881. Blanford (1881: 162) — nom. nov. pro Blanford.
1924. Ognev (Огнев, 1924: 47) — Грузия, р-н Душети, Коби. Типы в ZMMU, голотип N 26596, паратипы N 26597-26598, 27424; паралектотип N 13831 в ZISP (окр. Ларса, 1923 г.).
1928. Ognev et Heptner (Ogneff, Heptner, 1928: 263) — Туркменистан, Махтум-Кала, окр. Ашхабада. Тип в ZMMU, N 27429.
1929. Krassovsky (Красовский, 1929: 85–86) — Ингушетия, Назранский р-н, Бишт. Лектотипы (обозначаются здесь) в ZMMU: N 26605, 26608; паралектотип N 9511 в ВМТ. Название инфраподвидовое, непригодно.
1936. Sviridenko (Свириденко, 1936: 101) — первое пригодное название для Krassovsky.
1936. Sviridenko (Свириденко, 1936: 101–102) — Ставрополье (“Терский окр.”), Леокумское. Тип, по Свириденко, № 3754 (= 8170 в UNHM).
1989. Mezhzherin et Zagorodnyuk (Межжерин, Загороднюк, 1989: 55) — Украина, Херсонская обл., Аскания-Нова. Типы в UNHM, N 11121–11131.
1989. Filippucci, Simson, Nevo (Filippucci et al., 1989: 374) — Израиль (северная часть), гора Гермон. Тип № HER 26 и три паратипа № HER 12, 13 и 15 в Музее Еврейского университета (Иерусалим) (Filippucci et al., 1989).
- Этимология: Согласно оригиналу, “Ariana, one of the ancient names for Persia and the neighbouring countries to the eastward” (Blanford, 1881: 162). Упомянутые В. Бланфордом (loc. cit.) находки этого вида в районе Памирского горного узла — Вахан (Афганистан), Гилгит (Индия) и Кашгар (Китай) — по-видимому, следует относить к другому виду, s. l. (рис. 1).

Морфологические особенности и диагностика

По размерным показателям вид наиболее близок к и представляет один из относительно небольших по своим размерам видов . Вид демонстрирует необычайно широкую географическую изменчивость размеров тела, и точкой отсчета для описания диагностических особенностей и изменчивости мы выбрали типовую серию (UMNH).

В первоописании обращено внимание на то, что новый вид относится к числу наиболее мелких, сравнимых с “ ”, видов . Именно эта особенность южно-украинской формы послужила главной причиной того, что заметно более крупные формы из Кавказского перешейка (Предкавказье, Кавказ и Закавказье) и южной

¹ В качестве близкого к мы рассматриваем Topachevski (Топачевский, 1973) из позднеплиоценовых отложений Крыма (Тарханкут).

² С. Межжерин (1991: 34) относит форму Sviridenko к Sviridenko, что противоречит ее описанию (Свириденко, 1936) и морфологическим особенностям типов (кол. ZMMU). Кроме того, распространение формы (см. карту в статье С. Межжерина) не охватывает горные районы Ингушетии — типовое местонахождение .

Таблица 3. Отличительные особенности *Sylvaemus arianus* (по Загороднюк, 1993, с дополнениями)
 Table 3. Distinction peculiarities of *Sylvaemus arianus* (after Zagorodniuk, 1993, with additions)

Признак	(s. str.)	dif.	()	dif.	()	dif.	()
Экстерьер:							
Pl, длина лапки	21—23	=	19—21	<	20—23	<	23—24
Au, длина уха	15—17	=	13—15	<	14—16	<	15—17
Горловое пятно:							
обычные размеры	10x5	<	0x0	<<	20x5	>	10x8
частота присутствия (%)	50—70	<	0—5	<<	95—100	=	95—100
Размеры черепа:							
СВL, длина	22—24	<	20—23	<	22—24	<	24—25
НКВ, высота	8,6—9,2	<<	8,0—8,5	<<	8,5—9,0	=	8,7—9,0
Коренные зубы:							
M13, длина верхн. ряда	3,6—3,9	=	3,2—3,5	<	3,7—3,9	<<	3,9—4,1
TM1, доп. бугорки на M1	2—3	<	1—2	<	3—4	=	3—5
Резцовые отверстия:							
LFI, длина	5,1—5,5	>	4,4—4,8	>	4,5—5,0	<<	5,0—5,4
VFI, ширина	1,7—1,9	>	1,4—1,6	<	1,5—1,7	<<	1,8—2,1
Форма отдельных структур:							
Заднебная вырезка	U-образная	<<	U-образная	<<	П-образная	>>	U-образная
Лобно-теменной шов	V-образный	<<	V-образный	<<	U-образный	>>	V-образный

Примечание: все промеры даны в миллиметрах; указаны наиболее часто встречающиеся значения; у ярко выражена географическая изменчивость, здесь приведены промеры для выборки из Восточной Европы — Приазовья и Северного Кавказа.

Туркмении (Копетдаг, Хорасан) не могли рассматриваться в качестве конспецифичных асканийской форме. Однако дальнейшие сравнительно-генетические исследования, подтвердившие наличие вида в этих регионах (loc. cit.), позволили создать генетически типированные морфологические серии и установить необычайно широкую изменчивость мерных признаков по ареалу степных мышей.

Последнее потребовало поиска качественных признаков. При удивительном однообразии в целом изучаемый вид оказался одним из наиболее обособленных морфологически. Все смежные пары в ряду " различаются, главным образом, благодаря хиатусу по двум-трем метрическим признакам (размеры горлового пятна, длина лапки, уха, зубного ряда, слухового барабана, резцового отверстия). Изменчивость в этом ряду однонаправленна, и межвидовые отличия соответствуют онтогенетическим, основанным на фиксации во взрослом состоянии различных стадий индивидуального развития (Zagorodnyuk, 1993).

На этом фоне выступает совершенно обособленно, имея (подобно крупным -подобным формам) не по размерам длинный хвост и большое число дополнительных бугорков на молярах, неповторимые у других видов размеры и форму горлового пятна в виде "галстука", округлую ("полулунную") форму лобно-теменного шва, широкую заднебную вырезку с неокруглой П-образной вершиной, абсолютно и относительно короткие диастему и резцовые отверстия (табл. 3). Все изученные нами экземпляры независимо от географического положения выборки (и практически независимо от возраста) характеризуются рядом общих признаков, которые рассматриваются нами в качестве диагностических для вида :

- ♦ размеры тела средние для рода и в целом несколько превышают типичные для пары размеры, длина верхнего ряда коренных зубов от 3,6 до 4,1 мм, обычно 3,7—3,9;
- ♦ хвост длинный, обычно равный длине тела или превышающий ее (100—105 %), относительная его длина всегда больше у более крупных форм (всегда длиннее тела);
- ♦ грудное пятно практически всегда имеется, обычно в виде длинного равномерно-узкого "галстука" размером до 25x5 мм, нередко очень длинное и достигает брюха;
- ♦ лобно-теменной шов округлый, полулунный, часто неровный (волнистый), без типичного для представителей этого рода резкого V-образного изгиба в центре черепа (по его оси);
- ♦ резцовые отверстия небольшие и относительно узкие, в среднем (4,5—5,0) x (1,5—1,7) мм, самые короткие у южноукраинской и более длинные у восточных форм;

- ◆ заднебная вырезка широкая с П-образной вершиной и параллельными крыловидными костями; стилевидный отросток в ее вершине обычно хорошо развит (М-морфотип);
- ◆ дополнительные бугорки по наружному (буккальному) краю 1-го и 2-го нижних коренных зубов (M_1 — M_2) многочисленные, обычно их число составляет 3—4 на M_1 и 2—3 на M_2 .

С учетом этих данных, используя предложенную ранее схему для идентификации восточноевропейских (Загороднюк, 1993), мы предлагаем следующую таблицу для диагностики (рис. 2). В число сравниваемых видов включены симпатричные с ним (Украина, Кавказ) и (Кавказ). При пользовании схемой важно учесть, что на юге Украины ареал степной мыши смыкается с ареалами (материковое Приазовье) и (южный Крым), что на Копетдаге род монотипичен, и что промеры тела наименьшие у южноукраинской формы и существенно увеличиваются в восточном направлении.

Распространение и внутривидовая дифференциация

По ландшафтно-биотопической приуроченности может быть отнесен к группе обитателей открытых и полукрытых ландшафтов, что отражено в предложенном русском названии “мышь степная” (Межжерин, Загороднюк, 1989). Известные к настоящему времени места находок степной мыши представлены несколькими географическими популяциями и показаны на карте (рис. 1). Во всех случаях известные места находок степной мыши не перекрываются с ареалом собственно (рис. 1). Восточная граница ареала последней проходит по восточной Украине и западу России и подробно описана ранее (Загороднюк, 1993). Смыкание ареалов степной и лесной мышей, по-видимому, имеется только в районе Нижнего Днепра и в западной Анатолии¹.

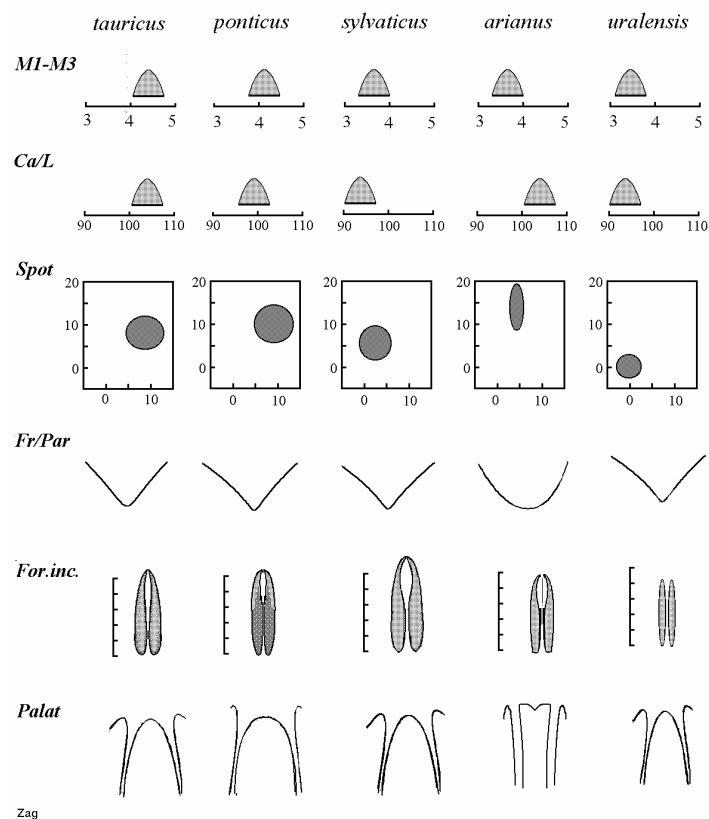


Рис. 2. Диагностические особенности в сравнении с ареалогически близкими видами рода : M1-M3 — длина верхнего ряда моляров (мм), Ca/L — относительная длина хвоста (% от длины тела), Spot — размер грудного пятна (длина x ширина), Fr./Par. — форма лобно-теменного шва, For. inc. — размер и форма резцовых отверстий (шкала 5 мм), Palat. — форма заднебной вырезки.

Fig. 2. Diagnostic features of in comparison with geographically adjacent species of : M1-M3 — length of the upper row of molars (mm), Ca/L — relative length of a tail (% of the body length), Spot — size of breast spot (length x width), Fr./Par. — form of the seam between frontal and parietal bone, For. inc. — size and form of the (scale 5 mm), Palat. — shape of postpalatine cut.

¹ В статье М.-Г. Филиппуччи с соавт. (Filippucci et al., 1996) отмечена единственная на сегодняшний день находка в Турции, попадающая в область распространения

Места находок в значительной степени совпадают с распространением полевок подрода *Arg.* (род *Arg.*) — (Межжерин, Загороднюк, 1989; Zagorodnyuk, 1996). Если такое совпадение не является случайным, то логично обнаружение вида в большинстве районов Малой и Передней Азии. Имеющиеся данные позволяют утверждать, что ареал степной мыши охватывает большую часть прежнего ареала в области Древнего Средиземья.

Ареалогическая и морфологическая дифференциация позволяет рассматривать изученные нами популяции в ранге подвидов. Имеющиеся в нашем распоряжении данные по малоазийским и иранским популяциям крайне фрагментарны. Однако их рассмотрение в ранге подвидов представляется обоснованным уже потому, что и имеют не смыкающиеся с другими формами () ареалы, и обе эти формы до сих пор рассматриваются как самостоятельные виды.

Южная Украина (*Sylvaemus arianus falsfeini*). В этом регионе вид известен по нескольким находкам (к востоку от Днепра) в степном Приазовье, Присивашье и на большей части Крыма, прежде всего его равнинной части (Межжерин, Загороднюк, 1989). Южноукраинская популяция степной мыши характеризуется наиболее узким изолированным ареалом, обособившимся, по-видимому, относительно недавно от предкавказского участка (Загороднюк, 1993). Наиболее мелкий подвид, длина лапки 19—21,5 мм, кондилобазальная длина черепа до 24 мм, длина зубного ряда 3,5—3,9 мм. Ареалогическими и таксономическими аналогами являются южноукраинские изоляты емуранчика, песчаного слепыша и общественной полевки, которые также не проникают на правобережье Днепра и характеризуются малыми размерами тела.

Кавказ (*Sylvaemus arianus fulvipectus*). Первая современная находка вида в регионе (как ") относится к окр. Владикавказа (Межжерин, Загороднюк, 1989). В дальнейшем вид отмечен более чем в 20 местонахождениях в пределах Дагестана, Армении, Грузии и Азербайджана (Воронцов и др., 1992). Ареал подвида охватывает Кавказский перешеек, в т. ч. Предкавказье и Закавказье. Детальное описание горных и предкавказских популяций этого вида ранее приведено в статье П. Свириденко (1936). Средний по размерам подвид, более близкий к туркменскому, чем южноукраинскому, длина лапки до 23 мм, длина черепа до 24 мм у предгорных форм и 23—25 мм у горных; длина верхнего ряда коренных 3,7—4,1 мм. Подробное описание морфологии приведено при ревизии кавказских форм (Боевский, 1992; Воронцов и др., 1992). Возможно, в дальнейшем кавказские формы будут подразделены на 2—3 подвида (см. ниже).

Малая Азия (*Sylvaemus arianus hermonensis*). По-видимому, один из наиболее распространенных и многочисленных видов грызунов. По крайней мере, следуя данным М.-Г. Филиппуччи с соавт. (Filippucci et al., 1996), в западной Анатолии зарегистрирован в 8 из 13 обследованных пунктов, а число биохимически идентифицированных экземпляров (n=40) составило 30 % всех . С учетом данных о распространении вида в Закавказье в дальнейшем несомненно будет выявлен на всем протяжении полуострова от Западной Анатолии и Израиля до восточной части Турции. Исходя из известных находок степной мыши в Западной Анатолии и наличии ряда трансбосфорских видов, можно предположить наличие вида в Греции. Подобно — мелкий подвид, длина лапки до 21,5 мм, кондилобазальная длина черепа до 23,5 мм, зубного ряда до 3,8 мм, грудное пятно нередко редуцировано (в половине случаев отсутствует). Формально выделен из состава , подробное описание израильской и анатолийской популяций приведено в работах Filippucci et al. (1989, 1996).

Копетдаг (*Sylvaemus arianus chorassanicus*). Здесь вид достоверно обнаружен только в сборах из горных систем Западного и Южного Туркменистана (хр. Большой Балхан, Копетдаг). В Копетдаге зарегистрирован более чем в 30 местонахождениях по всему топоклину этой горной системы (Зыков, 1991). Ареал подвида охватывает горы и предгорья Копетдага и Хорассана¹ и в целом соответствует области распространения (Зыков, Загороднюк, 1988). Наиболее крупный подвид, длина лапки 20—23 мм, кондилобазальная длина черепа до 25 мм, зубного ряда 3,7—4,1 мм. У отдельных особей за счет развития стилевидного отростка неба наблюдается тенденция к раздвоению задненебной вырезки. Подробное описание этой формы приведено в фауно-систематическом обзоре грызунов Копетдага (Зыков, 1991).

¹ По-видимому, именно этот вид обитает в прилежащих к Копетдагу Хорасанских горах и Эльбурсе. Goodwin (1940) рассматривал бледноокрашенных лесных мышей из открытых скалистых биотопов Хорасана как " (?=), противопоставляя их яркоокрашенным " (?=) из широколиственных лесов северного макросклона Эльбурса (останы Гилян и Мазендеран, Иран).

Передняя Азия (*Sylvaemus arianus arianus*). Данные крайне фрагментарны. Сходных по окраске с хорасанскими мышей отмечал Д. Лей (Lay, 1967) для восточной части Эльбурса (Doab, пров. Тегеран). По-видимому, к этому виду необходимо относить регистрацию (по аллозимам) отличного от вида на севере Ирана (Darviche et al., 1979). К числу находок мы относим и типовой экзemplяра из пров. Исфахан (Zagorodnyuk, Tkach, 1996). Ареал, по-видимому, охватывает Переднюю Азию от Закавказья до центрального Ирана. Средний по размерам тела и черепа подвид, кондилобазальная длина черепа типа — 23,7 мм, длина верхнего ряда коренных зубов — 3,8 мм, в описании отмечено отсутствие грудного пятна.

Географическая изменчивость

Для рассмотрения географической изменчивости проведено сравнение географически удаленных выборок. Имеющийся в нашем распоряжении морфологический материал (в анализ включены только промеры вповне взрослых особей) объединен в три выборки: “Украина” (), “Кавказ” () и “Копетдаг” (). Из представленных в таблице 4 данных видно, что географической изменчивости подвержены все изученные нами мерные признаки, как промеры тела, так и промеры черепа.

Украинские характеризуются наименьшими для вида промерами тела и черепа. Особи из Кавказа заметно крупнее. В частности, у них заметно больше длина лапки (Pl) и длина верхнего ряда коренных зубов (M^{1-3}) — признаки, имеющие высокую значимость при диагностике . Максимальные величины большинства промеров имеют туркменские . При наличии ярко выраженной географической изменчивости размерных показателей диагностика вида в целом затруднительна при использовании только меристических признаков. Именно высокая географическая изменчивость мерных признаков долгое время служила преградой к объединению рассматриваемых популяций в один вид.

Показательно, что наряду с увеличением показателей с запада на восток, различия в размерах исследованных пропорциональны расстоянию между популяциями. Так, зверьки из Закавказья по размерам близки к туркменским

Таблица 4. Измерения тела и черепа географических форм *S. arianus* (только взрослые особи)

Table 4. Body and skull measurements in geographic forms of *S. arianus* (adult specimens only)

Код	Измерение	Украина	Кавказ	Копетдаг
	Промеры тела:	n=13	n=19	n=6
L	длина тела (с головой)	86,8 (78—95)	89,5 (80—102)	95,5 (85—109)
Ca	длина хвоста	88,6 (80—96)	94,2 (75—105)	104,0 (95—120)
Pl	длина лапки (без когтей)	20,3 (19,3—21,6)	21,6 (20,1—23,2)	21,5 (20,0—23,0)
Au	длина уха	14,1 (13,5—14,9)	15,7 (14,3—15,7)	15,8 (14,0—18,0)
	Промеры черепа:	n=32	n=25	n=6
CVL	кондилобазальная длина	22,4 (21,4—23,8)	23,2 (21,9—25,0)	23,5 (22,8—25,1)
IOB	межглазничная ширина	4,0 (3,8—4,3)	4,2 (3,9—4,4)	4,1 (4,0—4,3)
BKV	ширина в области булл	10,6 (10,1—11,2)	10,9 (10,6—11,4)	10,8 (10,6—11,2)
Zyg	скуловая ширина	11,8 (10,7—12,8)	11,9 (11,0—13,3)	11,8 (11,4—12,7)
NKV	высота в области булл	8,6 (8,2—9,1)	8,8 (8,1—9,4)	8,6 (8,3—9,0)
BOc	ширина между мышелками	5,8 (5,5—6,1)	6,0 (5,1—6,3)	6,0 (5,7—6,2)
LBu	длина слухового барабана	4,7 (4,4—5,0)	4,9 (4,6—5,2)	4,8 (4,7—5,0)
HRo	высота рострума	5,9 (5,6—6,5)	6,0 (5,7—6,4)	5,8 (5,6—6,2)
M13	длина верхних моляров (кор.)	3,7 (3,5—3,9)	3,9 (3,7—4,1)	3,9 (3,7—4,0)
M11	ширина между M^1 (наружн.)	5,0 (4,8—5,2)	5,2 (4,9—5,4)	5,3 (5,1—5,5)
Dia	длина диастемы (верхней)	6,3 (5,6—6,9)	6,5 (6,2—7,0)	6,5 (6,2—7,2)
LNa	длина носовых костей	8,9 (8,1—9,6)	9,2 (8,5—9,9)	9,2 (8,8—9,9)
LFI	длина резцовых отверстий	4,3 (4,2—4,5)	5,0 (4,3—5,5)	5,2 (4,8—5,3)
BFI	ширина резцовых отверстий	1,6 (1,5—1,8)	1,7 (1,6—1,8)	1,7 (1,6—1,8)

. Крупные размеры тела характерны и для горных , что, возможно, следует рассматривать как проявление правила Бергмана. С другой стороны, все известные нам экземпляры этой формы относятся к наиболее старшей возрастной группе.

Рассматриваемый вид оказался одним из наиболее широко изменчивых среди всех : в Приднепровье он является наиболее мелким, сравнимым с “ ”, тогда как на Копетдаге вид сравним с “ ”. При этом географической изменчивости подвержены в основном мерные признаки, тогда как меристические — стабильны.

Примечательно, что наиболее мелкие находятся в зоне симпатрии с двумя сходными по размерам видами (). В горах западного и южного Туркменистана, где обнаружены наиболее крупные по размерам особи является единственным представителем .

Восточноевропейский выглядит среди всех форм степной мыши наиболее ювенильным. Для него характерны самые малые размеры тела, для этого же подвида характерны короткие резцовые отверстия при относительно длинном зубном ряде. Эти особенности, очевидно являются вторичными, характеризующими южноукраинскую популяцию как краевую, изолированную и пedomорфную. По-видимому, исходным морфологическим типом степных мышей являются представители более крупных по размерам тела популяций Кавказа, Закавказья и Передней Азии. Об этом же свидетельствуют и характерные для более крупных “ ”-подобных видов такие признаки степной мыши, как большая относительная длина хвоста и большое число добавочных бугорков на нижних молярах.

Положение в системе рода *Sylvaemus*

Формально вид, включая большинство его подвидовых форм, выделен из состава (L.) и, следовательно, должен рассматриваться как наиболее близкий к нему. Вместе с тем, как отмечено выше, практически форма была выделена из “ . Кавказскую ранее уже рассматривали в ранге самостоятельного вида с тремя подвидами (Свириденко, 1936), впоследствии сближали с желтогорлой мышью, а на карточке ревизии типа имеется запись Н. Лариной с определением его как гибрида x (см. ниже); форма вовсе географически обособлена от всех других видов рода .

В исследованиях кавказских биохимические формы 3p (=) и 3f (=) первоначально не дифференцировали (Воронцов и др., 1989), но впоследствии их разделили (Боекоров, 1992; Воронцов и др., 1992), хотя генетические дистанции между ними все же наименьшие среди всех кавказских форм. По результатам исследования аллозимной изменчивости генетические дистанции (по Нею) составили: от D=0,31, от и D=0,43, от D=0,47 (по данным из: Межжерин, 1990). М.-Г. Филиппуччи (1992) указывает на морфологическое сходство и близкое родство с (D=0,06).

Иная структура сходственных отношений по числу и, главное, по локализации ядрышкообразующих районов хромосом (Ц — центромерные, Т — теломерные): у 6—10Ц; 2—8 Ц + 1—7 Т; 2—12 Ц + 1—8 Т; 8—12 Т; 4—10 Т; 4—10 Т + 1—2 Ц (Козловский и др., 1990; Боекоров и др., 1995). Обращает внимание некоторое противоречие цитогенетических и биохимических данных. В частности, генетически близкая к кавказская (которых первоначально рассматривали как единую биохимическую форму “3”), существенно отлична от по локализации NORs, по этому же признаку (теломерные NORs) близка к паре — . Подобно , является единственным видом (s. str.) с исключительно прицентромерной локализацией ядрышкообразующих районов (Боекоров и др., 1995).

Ключом к выяснению структуры сходственных отношений является также анализ морфологической изменчивости, проводимый путем сопоставления онтогенетических стадий развития и их фиксации в филогенезе (по: Загороднюк, Федорченко, 1993; Zagorodnyuk, 1993, 1996). Рассматриваемые формы по степени развития морфологических признаков (общие размеры, относительная длина хвоста, степень развития горлового пятна, усложнение жевательной поверхности моляров, “зрелость” черепа и др.) и по силе проявления сенильных черт образуют следующий ряд:

→ → → → → →

Виды, начинающие этот ряд (от до), характеризуются рядом особенностей, отличающих их от остальных: имеют наиболее широкие ареалы, они наиболее дифференцированы экологически, наиболее близки к предположительно исходному неспециализированному типу (“uralensis”). Остальные виды (от до), напротив, имеют многие черты эволюционной продвинутости (молодости): относительно небольшие ареалы, горные или лесные биотопы, крупные размеры тела, ярко выраженное горловое пятно, большое число дополнительных бугорков на нижних молярах; для них характерна смена центральных на теломерные.

При крайне сложной таксономической истории , включающей долгий период отрицания его видовой самостоятельности, идентификацию как гибрида х и др., этот вид (в новом его понимании) оказался одним из наиболее обособленных в пределах не только группы “ ”, но и всех (s. str.). по всему комплексу признаков может рассматриваться как один из наиболее древних видов рецентных . Косвенным свидетельством в пользу древности может служить форма заднебного отдела черепа. У отдельных особей из Копетдага В. А. Топачевским (1973) отмечена тенденция к раздвоению заднебной вырезки за счет развития стилевидного отростка неба. Стилевидный отросток не развит у других видов рода , но характерен для вымершей “ ” “Torachewski из позднеплиоценовых отложений Крыма — наиболее вероятного предка .

Отсутствие палеонтологических данных по другим территориям не позволяет рассматривать Крым в качестве центра становления . Однако, учитывая широкую сухопутную связь Крыма со смежными территориями Приазовья и Северо-западного Предкавказья, логично предполагать, что становление связано со степной зоной (включая нагорные степи) Малой и Передней Азии и Закавказья. Его современное распространение на равнинах Восточной Европы и в Крыму следует рассматривать как недавнее явление, имевшее место не ранее, чем в голоцене.

На рисунке 3 показана схема вероятных кладистических отношений европейских auct. (, и s. str.), построенная по стандартным алгоритмам на основе данных из соответствующих публикаций по аллозимной изменчивости мышей (Межжерин, Зыков, 1991; Filippucci, 1992). Все аллельные варианты были рассмотрены с одинаковым весом, в качестве “внешней группы” рассмотрен типовой вид рода — . В обоих случаях в результате обработки матриц получены безальтернативные кладограммы, имеющие вид односторонне ветвящихся древ (по типу “гребенки”: рис. 3, А, В).

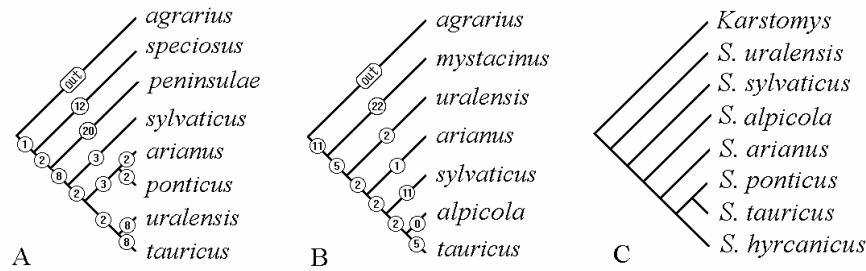


Рис. 3. Кладистические отношения западно-палеарктических *S. auct.* на основании данных по аллозимной изменчивости мышей, представленных в статьях С. Межжерина и А. Зыкова (1991, А: 148 аллелей 36 локусов), М.-Г. Filippucci (1992; В: 119 аллелей 33 локусов) и вероятная схема таксономических отношений *S. auct.* (С). Индийские *S. auct.* и не рассматриваются. Цифрами отмечено число апоморфий (только аллели, характерные для каждой клады в целом).

Fig. 3. Cladistic relations among West Palearctic *S. auct.* based on the data of allozyme variation after Mezherin & Zykov (1991, A: 148 alleles of 36 loci) and Filippucci (1992, B: 119 alleles of 33 loci), and possible scheme of taxonomic relations within *S. auct.* (C). Indian *S. auct.* do not analysed. Numbers indicate the numbers of apomorphies (only alleles known for each cluster in a whole).

Обе схемы отличаются от приведенных в цитируемых статьях (в которых представлены расчеты на основе “дистанций” Нея¹), однако в целом хорошо согласуются с распределением у рассмотренных видов традиционных диагностических признаков. Среди них — изменение числа корней на молярах и числа сосков, увеличение размеров тела и его частей, усложнение морфологии зубов, повышение контрастности окраски, формирование “желтогорлости” и др. Очевидно, что *S. auct.* является умеренно специализированным видом и его положение на кладограмме совпадает с его местом в приведенном выше ряду таксонов, ранжированных по степени проявления признаков специализации *S. auct.*. По аллозимным спектрам, как и в случае с морфологией, *S. auct.* крайне слабо сходна с другими видами номинативного подрода *S. auct.*.

Описание восточноевропейских популяций *S. auct.*

В фауне Восточной Европы *S. auct.* представлен двумя географически изолированными и морфологически отличными подвидами — более мелким по размерам тела и черепа бледно-окрашенным южноукраинским *S. auct.* и предкавказско-северокавказским *S. auct.*.

Mezhzherin et Zagorodnjuk, 1989

S. auct. sp. n. (Межжерин, Загороднюк, 1989: 55);
S. auct., comb. nov. (Загороднюк, 1992: 45); *S. auct.*, comb. n. (Загороднюк, 1993: 43; 1994: 73; Zagorodnyuk, 1993: 120); *S. auct.*, comb. n. (Громов, 1995: 293);
S. auct. Blanford, syn. n. (Zagorodnyuk, Tkach, 1996: 20);
S. auct., comb. n. (Zagorodnyuk, 1996: 170).

Типовое местонахождение: Херсонская обл. Украины, заповедник Аскания-Нова.

Типовые материалы: типовая серия из 11 экз. N 11121—11131 (шкурки, черепа; leg. И. Жежерин) в коллекции UNHM (Киев), большая серия топотипов (более 50 черепов) в коллекции Отдела популяционной экологии и биогеографии Института зоологии НАНУ (Киев).

¹ Согласно работе М. Филиппуччи (см. также Filippucci et al., 1989), (“*S. auct.*”) является сестринской группой по отношению к (“*S. auct.*”) и противопоставляется паре (“*S. auct.*”) + (“*S. auct.*”), а (“*S. auct.*”) — наиболее обособленный вид *S. auct.*. Ограничения использования дистанций Нея и других мер списочного сходства обсуждались неоднократно и рассмотрены нами ранее при ревизии таксономии восточноевропейских *S. auct.* (Загороднюк, 1996). Принципиальным отличием двух подходов является то, что наибольший вклад в совокупную “дистанцию по Нею” вносят отличия в частотах аллелей вплоть до их фиксации в альтернативном состоянии, тогда как кладистическая идея основана на установлении исходно общих признаков (синапоморфий) независимо от частоты их проявления в изучаемых выборках.

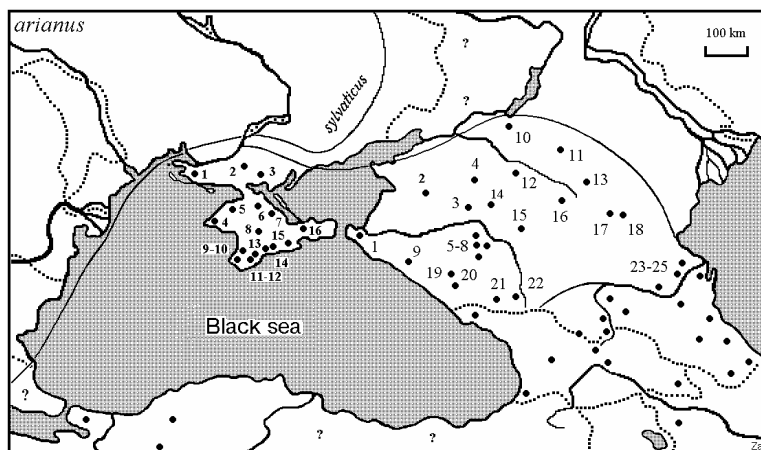


Рис. 4. Детали географического распространения степной мыши (*Sylvaticus arianus*) на территории Восточной Европы и прилегающих районов Кавказа и южного Причерноморья. Сплошной линией обозначена юго-восточная граница ареала. Цифрами отмечены известные места регистрации степной мыши в Украине (№ 1–16, см. текст) и северо-кавказском регионе (№ 1–25, см. текст). Ненумерованные пункты находок в южном Дагестане, Грузии, Азербайджане и Армении — по П. Свириденко (1936) и Н. Воронцову с соавт. (1992), находки в Анатолии — по данным М. Филиппуччи с соавт. (Filippucci et al., 1996).

Fig. 4. Details of the geographical distribution of the steppe mouse (*Sylvaticus arianus*) in the territory of the Eastern Europe and adjacent regions of the Caucasus and the Southern Black Sea Region. Southern-eastern limits of the species' range is marked by the solid line. Numbers mark the sites of the known records of the steppe mouse in Ukraine (N 1–16, see text) and in the Northern Caucasus region (N 1–25, see text). Records of the species in the southern part of Daghestan, Georgia, Azerbaijan and Armenia are given after Sviridenko (1936) and Vorontsov with co-authors (1992), records of the species in the western part of Turkey after Filippucci et al. (1996).

Таксономическая история: до описания *Sylvaticus arianus* какие-либо указания на наличие в фауне Украины особого вида лесных мышей, кроме *Sylvaticus arvensis*, отсутствовали (Межжерин, Загороднюк, 1989). Упоминания *Sylvaticus arvensis* в работах давних авторов крайне неоднозначны (Загороднюк, 1996). До настоящего времени форма *Sylvaticus arianus* является единственным установленным с территории Украины (т. е. всей южноукраинской части ареала степной мыши) таксоном *Sylvaticus arianus* (Загороднюк, 1992). Какие-либо свидетельства относительно более высокого, чем подвидовой, уровня ее обособленности от других (в т. ч. кавказских *Sylvaticus*) форм отсутствуют.

Распространение: географически замещает *Sylvaticus arvensis* на юго-востоке его ареала; область распространения охватывает степное Приазовье и Крымский полуостров и в целом совпадает с распространением *Sylvaticus arvensis*. Эта часть ареала простирается от современного до древнего (р. Молочная) устья Днепра, в Крыму на большей части его территории, исключая горные леса, от Тарханкута до Керчи (Загороднюк, 1993, 1994).

Места обнаружения и численность: большинство находок приурочено к степным участкам и биотопам опушечного типа, численность высокая только в Степном Крыму (доминант), на материковой части Украины и в Горном Крыму относительно редок и заметно уступает по численности другим видам мелких млекопитающих.

Находки и известные коллекционные экземпляры: Херсонская обл.: 1 — Черноморский заповедник (Селонина, 1996); 2 — Аскания-Нова, типовое местонахождение *Sylvaticus arianus* (UNHM, n=2, 1949, Сокур; n=11, 1987, Жежерин — типовая серия *Sylvaticus arianus*; в кол. ОПЭБ серия из примерно 50 черепов); 3 — с. Партизаны Генического р-на (UNHM, n=2, 1951, Сокур); 3а — Партизанская ЛОС (лесоопытная станция) (UNHM, n=1, 1950, leg.?). Крымская АР: 4 — мыс Тарханкут, окр. с. Оленевка (ОПЭБ, 1986, n=2, Загороднюк); 5 — окр. пос. Раздольное (n=2, 1986, Загороднюк); 6 — окр. Джанкоя (n=7, MNKU); 7 — Охотское Нижнегорского р-на

(UNHM, n=1, 1954, Антонович), 8 — окр. Симферополя (сборы Н. Товпинца, n=5); 9 — В.-Садовое (около Бельбека) Севастопольского р-на (UNHM, n=1, 1955, Смогоржевский); 10 — Севастополь, юго-вост. окр. (1988, n=1, кол. ОПЭБ, leg. А. Цвельх); 11 — Соколиное (около Бельбека) Куйбышевского р-на (UNHM, n=1, 1957, Бондаренко); 12 — южн. скл. г. Ай-Петри в 15 км от Ялты (UNHM, n=2, 1958, Черноус); 13 — Рыбачье Алуштинского р-на (UNHM, n=3, 1958, Черноус), 14 — Лучистое (UNHM, n=1, 1958, Черноус); 15 — Карадагский зап-к (Пограничная бухта, южн. скл. г. Мал. Карадаг, биобаза) (UNHM, n=4, 1981, 1984, Бескаравайный); 16 — основание Арабатской стрелки, Кировский р-н (Н. Товпинец, личн. сообщ.).

Отличия от близких форм: по большинству промеров тела и черепа занимает промежуточное положение между _____ и _____; от _____ отличается короткими ушами (до 15 мм) и короткими резцовыми отверстиями (до 4,5 мм), от _____ — наличием горлового пятна в виде “галстука”, от обоих видов — наиболее длинным хвостом ($Ca \geq L$), большим числом добавочных бугорков на M^1 (3–4), П-образной формой заднечелюстной вырезки и равномерно-округлой формой шва между лобными и теменными костями. По сравнению с кавказским подвидом имеет наименьшие значения всех метрических признаков, в частности, длины задней ступни, ширины и высоты черепа, длины верхнего ряда коренных и длины диастемы.

Ognev, 1924

_____, ssp. n. (Огнев, 1924: 47–48);
_____, nat. n. (Красовский, 1929: 85–86); nom. nud.: инфраподвидовое назв.);
_____, stat. n. (Свириденко, 1936: 99–102); _____, stat. n. (Свириденко, 1936: 101);
101: первое пригодное название для _____ Кras.); _____, ssp. n. (Свириденко, 1936: 101); _____ (Межжерин, Загороднюк, 1989: 55);
(=? _____) (Межжерин, 1991: 36); _____, comb. n. (Воронцов и др., 1992: 127); _____ (Громов, 1995: 293); _____, comb. n. (Zagorodnyuk, Tkach, 1996: 20; Zagorodnyuk, 1996: 170).

Типовые материалы: типовая серия _____ в количестве 5 экз. (шкурки, черепа) хранится в кол. ZMMU (№ 26596–26598, 27424) и ZISP (N 13831, из Ларса), голотип — N 26596 (с авт. № 522) от 15.08.1923, leg. С. Огнев. Лектотипы _____ выявлены нами в кол. ZMMU (N 26605, 26608). Тип _____ обнаружен в UMNH (авт. № 3754, leg. Н. Бируля, 21.07.1930); его паралектотипы — в той же коллекции с № 8096, 8098–8100 с теми же исходными данными. На карточке ревизии типа _____ имеется запись об идентификации этого экземпляра как гибрида “_____ 2 в. к. х _____, det. Н. Ларина, II-1946”.

Типовое местонахождение: голотип _____ происходит из окр. Коби Душетского р-на (Грузия), в описании С. Огнева (1924) упомянуты материалы из Коби, Гвилеты и Ларса на Военно-Грузинской дороге; форма _____ описана Д. Красовским (1929) по материалам из окр. Салги, Бишт и Эчигал, что в высокогорной части Назранского р-на Ингушетии; тип равнинной “расы” _____ происходит из окр. с. Левокумское “Прикумского уезда Терского округа” (Свириденко, 1936; ныне — Ставропольский край).

Таксономическая история: установлен как подвид “лесной” мыши (= _____ в современном понимании). Описанные следом инфраподвидовые _____ Ogn. & _____ Kras. по ряду морфологических особенностей оказались близкими к _____, при этом _____ перенесен Д. Красовским из _____ в _____ но до выхода работы П. Свириденко (1936) трактовка этой формы _____ (вкл. _____) оставалась произвольной¹.

Хотя С. Огнев и Д. Красовский различали пару _____ (= _____), только П. Свириденко привел ясные их описания и обратил внимание на их симпатрию, что невозможно было принять для подвидов. Свириденко яс-

¹ И остается до сих пор. Согласно П. Свириденко (1936), _____ и _____ — подвиды вида _____; И. Павлинов (1987) относит обе эти формы к _____, С. Межжерин (1991) относит первую к возможным синонимам _____, а вторую — к _____ (см. выше), здесь на основании изучения описаний и типовых материалов обе формы отнесены к _____.

но различал “типичную” и две ее производные — распространенную в горах крупную темно-окрашенную и населяющую степное Предкавказье мелкую короткохвостую тускло окрашенную. Принятие концепции широкого политипизма (Аргиропуло, 1940, 1946) и гибридогенеза в группе (Ларина, 1958 и др.) вернули все на уровень знаний 20-х гг. (Шидловский, 1962; 1976). , как и , стали рассматривать в качестве гибридов “ () и “ (). Возврат к схеме П. Свириденко начался в 1989 г., когда при описании в числе пунктов ее обнаружения был указан Владикавказ (Межжерин, Загороднюк, 1989). Последующие исследования показали широкое распространение вида на Кавказе (Воронцов и др., 1992) и в Предкавказье (Загороднюк, 1994). Была установлена идентичность типов с другими s. l. (Zagorodnyuk, Tkach, 1996).

Распространение: Популяция степной мыши, населяющая Кавказский перешеек, крайне разнородна и по спектру заселяемых ею территорий, биотопов и высотных поясов относится к числу наиболее эврибионтных среди всех кавказских . В равнинном степном Предкавказье вид широко распространен на Кубани, Донских, Сальских и Прикумских степях. Находки в Донецких степях на левобережье Дона сомнительны, ареал в целом простирается от Главного Кавказского хребта на север до Дона и Кумо-Манычской впадины, известен на всем пространстве от Черного (Дон, Кубань) до Каспийского (Кума, Терек) морей на территории практически всех административных и государственных единиц — Ростовской обл., Краснодарском и Ставропольском краях, Адыгее, Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии, Ичкерии, Дагестане. В горах Кавказа известен по немногим находкам (топотипичная популяция обитает на высотах до 2000 м), относительно малочисленный; в степном Закавказье — один из фоновых видов грызунов, местами — единственный представитель .

Места обнаружения и численность. В Предкавказье обычно населяет открытые и опушечные биотопы, нередко регистрируется на полях. На Северном Кавказе и в Закавказье обитает в остепненных местностях, включая участки степи (Алазанская долина, Дзегам), открытые участки с редким кустарником в горах (Военно-Грузинская дорога). Встречается по окраинам широколиственных лесов и на полянах, в зарослях кустарников (Цодорети, Аджария, Армения). В целом предпочитает открытые местообитания, немногочисленные поимки в лесу связаны, по-видимому, с перемещениями в поисках корма. Нами отмечен на высотах до 800—900 м (Цодорети близ Тбилиси, Шуахеви в Аджарии), хотя может поселяться значительно выше — типовое местонахождение расположено на высоте более 2000 м.

Находки и известные коллекционные экземпляры: Краснодарский край: 1 — Темрюкский р-н, хут. Стрелка (UNHM, n=1, 1928, Гулий); 2 — Павловская (Свириденко, 1936); 3 — Новопокровская, восточнее Тихорецка (UNHM, n=2, 1929, Губарев); 4 — Горькая Балка (UNHM, n=1, 1926, Юматов; Загороднюк, 1993); 5—8 — Лабинский р-н (Армавирский “округ”): хут. “Заря счастья”, бер. р. Чамлык, ст. Чамлыкская; Новокубанский “округ”: хут. Чамлыкский; Ново-Александровский р-н (“Армавирского округа”), х. Чанцев (UNHM, n=7, 1927, Гулий); 9 — Геленджик (UNHM, n=1 cf., 1927, Гулий); Ростовская обл.¹: 10 — р. Куберле, 50 км ЮВ Волгодонска (ZMMU, n=1 cf., 1950, М. Васильева); 11 — Сальский р-н, Ремонтное (UNHM, n=1, 1928, Юматов); 12 — Сальский р-н, “Сальская степь”, “1-я комунна Ленина” и “концессия Круппа, Манычи” (UNHM, n=5, 1926, Юматов); Калмыкия: 13 — 40 км сев. Элисты (UNHM, n=1, 1974, Волненко); Ставропольский край: 14 — Ставрополь (ZMMU, n=3, 1933, Л. Лавров); 15 — Петропавловское (“Чечено-Ингушетия, Петропавловский окр., ст. Ильинка”) (UNHM, n=7, 1929, Н. Бирю-

¹ Отмеченные ранее определения из “Машлыккина” Мальчевского р-на и Лихая Шахтинского р-на (кол. UNHM) основаны на фрагментарных материалах и поэтому предварительны (cf. Загороднюк, 1994). Обе эти находки являются до сих пор единственными на правобережье Дона, и обсуждение этой части ареала следует оставить до получения новых фактов.

ля); 15a — Петровское (местоположение не определено) (ZMMU, n=2, 1931, Ушатинская, Л. Беме, Декаленко); 16 — “Большой Лиман, р. Маныча” (UNHM, n=2, 1929, Раевский); 17 — окр. Левокумское (“Терский округ”), *typ. loc.* Svir. (UNHM, n=5, 1930, Н. Бируля); 18 — Урожайное (“Терского округа”) (UNHM, n=10, 1930, Капланов); Адыгейская АО (“Майкопский р-н”): 19 — окр. Майкопа, хут. Лонратов, ст. Великая, ст. Дагестанская (UNHM, n=3, 1928, Гулий); 20 — ст. Ярославская (UNHM, n=2, 1927, Гулий); 21 — Кабардино-Балкария: Учкулан. Карачаево-Черкессия: 22 — ст. Красногорская (UNHM, n=2, 1925, Романова); Ичкерия (Чечня): 23 — ст. Шелковская (ZMMU, n=1); Дагестан: 24 — окр. Кизляра (ZMMU, n=1, 1974, З. Амирханов); 25 — Кизлярский р-н, Бол. Аршевка (UNHM, n=1, 1922, Рыжов).

Отличия от близких форм. По большинству промеров тела и черепа занимает промежуточное положение между *и*, что и использовалось многократно для спекуляций о широкой межвидовой гибридизации. Следует помнить, что кавказские *и* крупнее восточноевропейских, а кавказские *напротив*, мельче восточноевропейских. Высокая степень географической изменчивости (от мелких короткохвостых тускло окрашенных равнинных *до* крупных длиннохвостых ярко окрашенных горных *и* *подобных*) требует осторожного обращения с мерными признаками. Качественные признаки, являющиеся диагностическими для вида в целом, “работают” здесь столь же успешно: галстукovidное грудное пятно, длинный хвост и короткие лапка и ухо, округлый лобно-теменной шов, П-образная форма заднебной вырезки, большое число добавочных бугорков на M_{1-2} и др.

Выводы

1. Установленные в последние годы восточноевропейский *и* малоазийский конспекцифны. В объединяющих их таксон включены кавказский *копетдагский* *и* *переднеазийский*, видовой ранг которых в последние годы признавался. Все упомянутые формы рассматриваются как внутривидовые единого политипического вида.
2. Старейшим пригодным названием нового политипического вида является *Blanford*, 1881. Синонимия этого вида включает: *Blanford*, *Blanford*, *Ognev*, *Ognev et Heptner*, *Sviridenko (Krassovsky)*, *Sviridenko*, *Mezhzherin et Zagorodnjuk*, *Filippucci et al.*
3. Система диагностических морфологических признаков охватывает все традиционно используемые в диагностике *структуры*: форма грудного пятна (“мазок”), пропорции тела (короткоухий и длиннохвостый) и черепа (ювенильный тип), форма резцовых отверстий (короткие округлые) и заднебной вырезки (П-образная), форма лобно-теменного шва (округлый).
4. Ареал вида охватывает юго-восточный сектор прежнего ареала *, от Босфора на западе до Копетдага на востоке, от южной Украины на севере до южных районов Ирана. Ареал степной мыши практически не перекрывается с известным ареалом (s. str.)*.
5. Для вида характерна широкая географическая изменчивость, определяемая, прежде всего, ярко выраженной клональной изменчивостью большинства метрических признаков. В целом размеры увеличиваются в направлении к востоку и в горах, *— наиболее мелкий подвид. Меристические признаки сохраняют высокую диагностическую ценность во всех частях видового ареала.*
6. Прежние гипотезы о гибридизации *в природе связаны с неправильной идентификацией как гибридов х Будучи “промежуточным” по морфометрическим признакам, является наиболее обособленным по комплексу меристических признаков.*
7. В фауне Восточной Европы вид представлен двумя географически изолированными подвидами — более мелким по размерам тела и тускло окрашенным *(левобережье Нижнего Днепра, равнинный Крым) и более крупным и ярким , населяющим Степное Предкавказье и Северный Кавказ, к северу вплоть до Дона и Кума-Манычской впадины.*

Благодарности. Авторы признательны Л. Рековцу за обстоятельный анализ рукописи, М. Филиппуччи, Ш. Симсону, Н. Воронцову, Ю. Шенброту, В. Пескову, С. Межжерину, Н. Товпинцу, А. Цвельху и А. Аристову за многочисленные полезные замечания, высказанные при обсуждении полученных результатов, а также научному редактору журнала “Вестник зоологии” Ю. Некрутенко и В. Корнееву за важные редакционные правки текста. Исследование проведено при поддержке Международного научного фонда Дж. Сороса (грант U6S000).

- Аргиропуло А И* Сем. Muridae — мыши. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — 170 с. — (Фауна СССР. Т. 3: Млекопитающие. Вып. 5).
- Аргиропуло А И* К вопросу об индивидуальной и географической изменчивости у некоторых видов рода *Apodemus* Kaup (Mammalia) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1946. — 8, вып. 1. — С. 195—220.
- Боескоров Г Г* Генетическая диагностика видов-двойников лесных мышей подрода *Sylvaemus* на Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М: Ин-т биол. разв. РАН, 1992. — 23 с.
- Боескоров Г Г* *Воронцов Н Н* *Межжерин С В* Морфотипический анализ жевательной поверхности коренных у лесных мышей (*Apodemus*) Кавказа // Фенетика природных популяций. — М., 1990. — С. 32—33.
- Боескоров Г Г* *Картавецва И В* *Загороднюк И В* и др Ядрышкообразующие районы и В-хромосомы лесных мышей (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Генетика. — Москва, 1995. — 31, № 2. — С. 185—192.
- Воронцов Н Н* *Межжерин С В* *Боескоров Г Г* и др Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Apodemus*) Кавказа и их диагностика // Докл. Акад. наук СССР. — 1989. — 309, № 5. — С. 1234—1238.
- Воронцов Н Н* *Боескоров Г Г* *Межжерин С В* и др Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоол. журн. — 1992. — 71, № 3. — С. 119—131.
- Громов И М* Род лесные и полевые мыши — *Apodemus* Kaup, 1829 / *Громов И М* *Ербаева М А* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб., 1995. — С. 278—294.
- Заго однюк И В* Обзор рецентных таксонов Muroidea (Mammalia), установленных для территории Украины (1758 — 1990) // Вестн. зоологии. — 1992. — 26, № 2. — С. 39—48.
- Загороднюк И В* Идентификация восточноевропейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестн. зоологии. — 1993. — 27, № 6. — С. 37—47.
- Загороднюк И* Новые для фауны Европейской России виды грызунов (Rodentiformes) // Вестн. зоологии. — 1994. — 28, N 6. — С. 73.
- Загороднюк И В* Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 1 // Вестн. зоологии. — 1996. — 30, № 1. — С. 27—44.
- Загороднюк И В* *Межжерин С В* Диагноз и распространение в Прибалтии *Terricola* и *Sylvaemus* // Мат-лы I-й Балт. Териол. Конф. (Кяэрику, 1990). — Тарту: Изд-во Тарт. ун-та, 1992. — С. 70—80. — (Acta et Comment. Univ. Tartuensis, vol. 955).
- Заго однюк И В* *Федорченко А А* Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение I. Таксономия и диагностика // Вестн. зоологии. — 1993. — 27, № 3. — С. 41—49.
- Зыков А Е* Сравнительно-фаунистический и зоогеографический анализ мелких млекопитающих (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha) Копетдага: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев: Ин-т зоол. АН Украины, 1991. — 24 с.
- Зыков А Е* *Загороднюк И В* О систематическом положении общественной полевки (Mammalia, Rodentia) из Копетдага // Вестн. зоологии. — 1988. — 22, № 5. — С. 46—52.
- Козловский А И* *Наджафова Р С* *Булатова Н Ш* Цитогенетический хиатус между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Докл. Акад. наук СССР. — 1990. — 315, № 1. — С. 219—222.
- Красовский Д Б* Материалы к познанию фауны млекопитающих Горной Ингушетии // *Беме Л Б* *Красовский Д Б* *Чернов С А* Материалы к познанию фауны позвоночных Ингушской автономной области. — Владикавказ, 1929. — С. 66—92. — (Изв. Ингушск. НИИ Краеведения. — вып. 2).
- Ларина Н И* О некоторых особых случаях географических изменений близких видов // Проблемы зоогеографии суши. — Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1958. — С. 129—137.
- Межжерин С В* О видовой самостоятельности *Apodemus (Sylvaemus) ponticus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 1991. — 25, № 6. — С. 34—40.
- Межжерин С В* Генетические связи и видовая принадлежность лесной мыши (Rodentia, Muridae, *Sylvaemus*) Памиро-Алая // Изв. РАН. Сер. биол. — 1996. — N 1. — С. 30—38.
- Межжерин С В* *Загороднюк И В* Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 1989. — 23, N 4. — С. 55—59.
- Межжерин С В* *Зыков А Е* Генетическая дивергенция и аллозимная изменчивость мышей рода *Apodemus s. lato* (Muridae, Rodentia) // Цитол. и генетика. — 1991. — 25, № 4. — С. 51—59.
- Межжерин С В* *Михайленко А Г* О видовой принадлежности (Rodentia, Muridae) Алтая // Вестн. зоологии. — 1991. — 25, № 3. — С. 35—45.
- Наджафова Р С* Таксономия и родственные связи видов семейства Muridae Восточного Закавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1989. — 24 с.
- Огнев С И* Грызуны Северного Кавказа // Ростов: Госиздат (юго-вост. отд-е), 1924. — 64 с.
- Огнев С И* *Гептнер В Г* Млекопитающие Среднего Копет-Дага и прилегающей равнины // Тр. НИИ зоол. Моск. ун-та. — 1929. — 3, вып. 1. — С. 45—171.
- Павлинов И Я* *Яхонтов Е Л* *Агаджанян А К* Млекопитающие Евразии. 1. Rodentia: Систематико-географический справочник / Под ред. О. Л. Россолимо. — Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1995. — 240 с. — (Сб. тр. зоол. муз. МГУ, том 32. Сер. “Исследования по фауне”).
- Селюнина З В*. Млекопитающие / *Котенко Т И* *сост* Позвоночные Черноморского биосферного заповедника. — Вестн. зоологии. — 1996. — 30, Прил. 1. — С. 40—45.
- Свириденко П А* Лесные мыши Северного Кавказа и Предкавказья // Сб. науч.-исслед. ин-та зоол. Моск. ун-та. — 1936. — № 3. — С. 96—107.

- Топачевский В А Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма. — Киев: Наук. думка, 1973. — 235 с.
- Шидловский М В Определитель грызунов Закавказья. — Тбилиси: изд-во АН ГССР, 1962. — 171 с. — (2-е изд.: Тбилиси: Мецниереба, 1976. — 256 с.).
- Mus sylvaticus and its allies // Proc. Zool. Soc. London. — 1900. — April 3. — P. 413—419 (цит. только известный авторам фрагмент работы).
- Descriptions of new Mammalia from Persia and Baluchistan // Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 4). — 1875. — **16**. — P. 309—313.
- Note on a central-Asiatic field-mouse (Mus arianus) // Ann. Mag. Nat. Hist. — 1881. — Ser. 5, 7. — P. 162.
- The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. London, Ithaca: Cornell Univ. Press, 1978. — 314 p.
- Donnees preliminaires sur la systematique biochimique des genres Mus et Apodemus en Iran // Mammalia. — 1979. — **43**. — P. 427—430.
- Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. — 810 p.
- Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern, and North African species of the genus Apodemus (Rodentia, Muridae) // Israel J. Zool. — 1992. — **38**. — P. 193—218.
- Evolutionary biology of the genus Apodemus Kaup, 1829 in Israel. Allozymic and biometric analysis with description of a new species Apodemus hermonensis (Rodentia, Muridae) // Boll. Zool. — 1989. — **56**. — P. 361—376.
- Taxonomy of the genus Sylvaemus in western Anatolia — morphological and electrophoretic evidence (Mammalia: Rodentia: Muridae) // Senkenberg. biol. — 1996. — **75**, N 1-2. — P. 1—14.
- Zur Charakterisierung der Waldmause (Apodemus) Nepals // Z. Säuget. — 1982. — **47**, N 1. — P. 33—38.
- Mammals, collected by the Legender 1938 Iran Expedition // Amer. Mus. Novit. — 1940. — N 1082. — 17 p.
- Ergänzende Angaben zur Taxonomie von Apodemus microps // Sympos. Theriol. (Brno, 1960). — Praha: Publ. House CSAS, 1962. — P. 188—194.
- A study of the mammals of Iran, resulting from the Street Expedition of 1962—1963 // Field. Zool. — 1967. — **54**. — 282 p.
- Family Muridae // Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 2nd ed. — Washington: Smithsonian Inst. Press, 1993. — P. 501—756.
- Einige Mitteilungen über die Säugetiere des Mettleren Kopet-Dag und der anliegenden Ebene (Russisch Turkestan) // Zool. Anz. — 1928. — **75**, N 11/12. — S. 258—266.
- Artstatus der Alpenwaldmaus, Apodemus alpicola Heinrich, 1952 // Z. Säuget. — 1989. — **54**. — S. 337—346.
- On five new mammals from Arabia and Persia // Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 7). — 1902. — **10**. — P. 487—491.
- Polytypical Muroidea from eastern Europe: taxonomy, distribution and diagnostics // Rodens & Spatium IV: Abstract Intern. Conf. in Mikolajki (Poland). — Warsaw: Inst. Ecol. PAS, 1993. — P. 120.
- Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution // Dopovidi Nat. Acad. Sci. Ukr. — Kyiv, 1996. — N 12. — P. 166—173.
- What Apodemus sylvaticus arianus (Blanford, 1881) is? // Vestn. zool. — 1996. — **30**, N 3. — P. 20.