Типизация форм синантропии домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* и адаптации к комменсальному образу жизни

Е. В. Котенкова, д. б. н., Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва

Обзор литературы. На основании анализа физиологических, поведенческих и экологических адаптивных особенностей синантропных видов домовых мышей надвидового комплекса Mus musculus s.l. предпринята попытка синтетического подхода к проблеме феномена синантропии. Обосновывается предположение, согласно которому секрет феномена синантропии кроется не в каких–то или какой–то уникальной характеристике синантропных видов, а в их уникальном сочетании. Именно такое уникальное, несвойственное другим видам сочетание поведенческих и физиологических характеристик обеспечивает им успешное обитание рядом с человеком, включая современные мегаполисы; а также делает синантропные таксоны домовых мышей самыми «инвазивными» видами мировой фауны благодаря широкому расселению по всему земному шару вместе с людьми.

Как отмечает В. В. Кучерук (11), общепринятой схемы типизации форм синантропии нет. Абсолютное большинство зоологов, специально занимавшихся изучением синантропии животных, придерживается узкой трактовки этого понятия, подчеркивая решающее значение для синантропных видов связи с поселениями человека, человеческим жильем и разнообразными хозяйственными постройками (24, 26). Ряд исследователей считают, что синантропию следует понимать более широко. С их точки зрения, к синантропам должны быть отнесены виды, связанные не только с жильем или населенными пунктами, но со всеми формами и последствиями человеческой деятельности (2, 25). По мнению В. В. Кучерука (11), такая трактовка синантропии ошибочна, так как среди наземных животных нет видов, для которых не были бы благоприятны какие–то из форм и этапов хозяйственной деятельности человека. Иными словами, при расширенной трактовке синантропии все животные могут быть при желании отнесены к синантропам. В настоящей работе мы будем придерживаться узкой трактовки понятия синантропии, предложенной В. В. Кучеруком (41), который считает, что к синантропным следует относить виды, которые регулярно обитают на территории населенных пунктов или в сооружениях человека и образуют там постоянные или периодически возникающие популяции. В данной работе термин «комменсализм» используется как синоним «синантропии». Как справедливо утверждает Мейер (44), из более 2000 видов грызунов мировой фауны лишь очень незначительное число видов можно считать синантропными. По мнению этого автора, характер взаимоотношений человека и синантропных грызунов можно считать клептопаразитизмом. Существует несколько классификаций форм синантропии (1, 2, 3, 26). В дальнейшем мы будем использовать классификацию, предложенную В. В. Кучеруком (41).

Некоторые исследователи особо выделяют виды–синурбанисты (то есть виды, способные обитать в современных городах, включая и мегаполисы), которые по используемой нами классификации относятся к настоящим синантропам. С этим положением можно согласиться, но все же особо подчеркнем важность проблемы синурбанизации, то есть освоения дикоживущими животными городской среды и сосуществование их с человеком в данной среде. Исследователи, занимающиеся городской экологией, предлагают рассматривать животных и человека, обитающих в городах, как членов одного межвидового сообщества, развитие которого идет сопряженно, во взаимном приспособлении друг к другу (1, 13, 20). Современный город рассматривается, как особая среда обитания, резко отличающаяся от природной и характеризующаяся рядом специфических особенностей (3, 20).

Надвидовой комплекс Mus musculus sensu lato. включает в себя две дивергентные группы: 1) синантропных домовых мышей – Mus musculus, M. domesticus, M. castaneus и 2) дикоживущих – M. spicilegus, M. macedonicus, M.

spretus, M. cypriacus (33, 47). Синантропные и дикоживущие виды симпатричны и не скрещиваются между собой в природе (33, 47), но гибридизируют в лаборатории (12). Синантропные таксоны домовых мышей парапатричны и скрещиваются между собой в местах контакта их ареалов, в то время как дикоживущие виды – аллопатричны (рис. 1). Показано, что гибридизация имела и имеет существенное значение в эволюционной судьбе синантропных таксонов в связи с их постоянным расселением с человеком (4). Синантропные виды домовых мышей характеризуются высокой степенью эврибионтности и широко расселились по земному шару с помощью человека, населяя как материки, так и острова. При этом наиболее широко распространенным видом является M. domesticus *(рис. 1)*.

Домовые мыши представляют собой уникальную модельную группу, так как включают близкородственные виды разной степени синантропности. Кратко рассмотрим образ жизни этих видов, степень синантропности и взаимосвязь с человеком. Ряд видов домовых мышей надвидового комплекса Mus musculus s.l. по степени снижения экологической пластичности и степени синантропии можно представить следующим образом *(рис.2)*.

Считается, что особи M. castaneus обитают исключительно в постройках людей (43, 46), что, по нашему мнению, связано, скорее всего, с недостаточной изученностью экологии данного вида. M. musculus и M. domesticus – два наиболее экологически пластичных вида, представители которых обитают как в постройках человека, так и открытых местообитаниях. M. spretus встречаются в разнообразных природных местообитаниях, но в редких случаях заходят в постройки (43). M. macedonicus населяют природные стации, сведения о связи с жилищем или хозяйственными постройками в литературе отсутствуют. Курганчиковые мыши M. spicilegus – обитатели агроценозов, причем относятся к наиболее многочисленным видам (23, 29). Характерная черта мышей этого вида – постройка специальных сооружений – курганчиков с запасами корма, в которых зверьки проводят зиму. Экология недавно описанного нового вида M. cypriacus исследована еще недостаточно.

Многие авторы отмечают, что именно поведенческие особенности домовых мышей относятся к ведущим факторам, позволяющим им обитать в городах (включая мегаполисы) и колонизировать огромные территории (20, 34). Обычно авторы указывают на высокую «этологическую пластичность» синантропных видов. Что же кроется за этим термином?

1. Способность к «средообразующей деятельности» в постройках человека (13), очень высокая по сравнению с дикоживущими видами исследовательская активность, способность втягивать предметы обстановки и обихода в свою

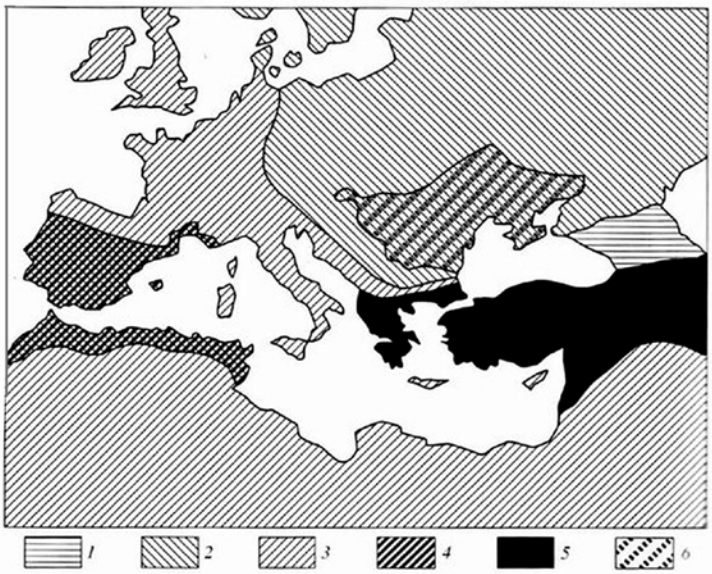

Рис.1. Карта–схема распространения разных таксонов домовых мышей в Европе и Северной Африке:
1 – зона гибридизации Mus domesticus x M. musculus; **2** – M. musculus; **3** – M. domesticus; **4** – M. spretus (зона симпатрии с M. domesticus); **5** – M. macedonicus (зона симпатрии с Mus domesticus); **6** – M. spicilegus (зона симпатрии с M. musculus)

Рис.2. Ряд таксонов домовых мышей, расположенных по мере снижения степени синантропности

жизнедеятельность, высокая пластичность в выборе мест для гнезда и гнездового материала (17, 19, 20, 40).

2. Наличие определенной степени неофобии по отношению к новым предметам, что особенно четко проявляется на хорошо освоенной территории. По–видимому, это позволяет домовым мышам в определенной степени избегать орудий лова, при этом степень проявления неофобии зависит от множества факторов (16, 21, 19).

3. С нашей точки зрения, одной из существенных характеристик поведения синантропных видов домовых мышей, которому придается явно недостаточно значения как одному из решающих факторов в эволюции поведения настоящих синантропов, является пластичность поведения по отношению к присутствию и хозяйственной деятельности человека, а также орудиям лова и отравленным приманкам. Разными авторами неоднократно отмечалось, что синантропные грызуны, в том числе и домовые мыши, хорошо приспосабливаются к ритму активности человека, активизируясь во время отсутствия в помещениях людей (6, 20). С нашей точки зрения не меньшее значение имеет «нечувствительность» и высокая стрессоустойчивость к самому факту постоянного присутствия человека. В основе такого приспособления может лежать повышенная, по сравнению с дикоживущими популяциями мышей, стрессоустойчивость к социальным факторам у зверьков из синантропных популяций (37, 38). Так, показано, что M. domesticus из синантропных популяций обладают более высоким содержанием уровня кортикостерона в плазме крови, что, по–видимому, отражает их постоянно относительно высокий уровень стресса как следствие достаточно высокой плотности популяций. Относительно высокий уровень стресса мышей в синантропных популяциях может быть результатом действия различных факторов, в том числе и необходимостью приспособления к постоянному присутствию человека и быстро и непредсказуемо изменяющимся условиям окружающей среды. Уровень кортикостерона в плазме крови M. domesticus из дикоживущих популяций ниже, однако при попадании зверьков в ловушки гормональный ответ гораздо резче и ярче выражен у дикоживущих мышей, чем у зверьков из синантропных популяций. Иными словами, синантропные домовые мыши приспособлены к постоянно высокому стрессу, в случае воздействия каких–то новых факторов они в гораздо меньшей степени подвержены усилению стресса, чем зверьки из дикоживущих популяций.

4. Для синантропных видов домовых мышей характерно наличие достаточно большого числа подвижных мигрирующих зверьков, способных к размножению, которые являются мобильным резервом вида (35, 48). Благодаря мигрантам возможно быстрое восстановление численности на территориях, откуда домовые мыши по какой–либо причине исчезли (например после дератизации) (30, 31, 32). Правда, такими же свойствами обладают и популяции дикоживущих видов, обитающих в антропогенных ландшафтах, в частности, курганчиковых мышей (32), вот почему эту особенность нельзя считать специфической характеристикой именно синантропных видов. Особое значение для синантропных видов приобретает не наличие «стабилизирующих» или «реставрирующих» частей популяции (по терминологии Щипанова и др., 1992), а легкость взаимного перехода этих структур (31).

5. Синантропные виды домовых мышей отличаются высокой лабильностью социально–этологической структуры группировок, которая адекватно изменяется в зависимости от условий существования (7, 9). Как показал анализ литературных и собственных данных (7), у синантропных видов в стабильных группировках в зависимости от условий жизни может иметь место система индивидуальных, индивидуально–групповых и семейно–групповых участков обитания, при этом могут наблюдаться сезонные изменения пространственно–этологической структуры группировок.

6. Высокий уровень агрессивности по отношению к другим видам грызунов, доминирование домовых мышей (M. musculus, M. domesticus) над экзоантропными видами (лесными мышами, рыжими полевками, хомячками рода Peromyscus и другими) в постройках человека, и невозможность проникновения представителей этих видов на территорию, занятую группировками домовых мышей (8, 9, 28). Следует отметить, что в природных условиях наблюдается прямо противоположная картина: дикоживущие виды грызунов оказываются более конкурентоспособными, вытесняя домовых мышей из благоприятных местообитаний (Caldwell, 1964; 24).

7. Для детенышей синантропных видов (исследованы M. musculus) характерны манипуляционные и локомоторные игры с включением в них предметов антропогенного происхождения. При этом существенными оказываются свойства самих предметов, в частности, подвижность и податливость к воздействиям детенышей. У детенышей дикоживущего вида (M. spicilegus) по отношению к этим предметам отмечены лишь попытки использовать их при гнездостроительном поведении (18). Так, например, обнаружив уже в первый час обследования помещенную в вольеру воронку и ее свойство вращаться, домовые мыши крутились в ней как в беличьем колесе. Причем в воронке одновременно могло крутиться по три–четыре зверька. У курганчиковых мышей отмечено лишь перетаскивание воронки к жилому отсеку.

8. Способность в некоторой степени подавлять размножение экзоантропных видов с помощью характерного запаха. Показано, что запах мочи синантропных видов домовых мышей существенно снижает плодовитость впервые размножающихся самок восточноевропейской полевки, Microtus roosiaemeredionalis (5). Такое подавление может быть одним из способов вытеснения из построек человека склонных к факультативной синантропии полевок комменсальными видами домовых мышей. До сих пор наличие резкого запаха, присущего синантропным видам, не находило объяснения и, по мнению исследователей, противоречило правилам адаптации, так как явственно сигнализировало хищникам о месте нахождения зверька. Возможно, наличие резкого запаха закрепилось в ходе эволюции домовых мышей как способ подавления размножения других видов грызунов, что могло способствовать их вытеснению из построек человека как особой экологической ниши.

9. Выработка устойчивости к антикоагулянтам (27, 39). Популяции домовых мышей (M. domesticus), резистентные к варфарину и другим антикоагулянтам, были обнаружены в Бельгии, Дании, Финляндии, Франции, Германии, Великобритании, Нидерландах, Швеции, Швейцарии, Канаде, США (45). На основании экспериментов по скрещиванию был сделан вывод, что за резистентность к варфарину ответственен один доминантный аллель аутосомального гена *(Rw)* у крыс и *(War)* у мышей, их положение, определенное на основании анализа групп сцепления, соответствовало 1 и 7 хромосомам соответственно. В дальнейшем ген стали обозначать *VKORC1* и было показано, что мутации гена представляют собой генетическую основу резистентности к антикоагулянтам у дикоживущих популяций грызунов. У линий домовых мышей, происходящих из устойчивых к варфарину популяций, было обнаружено две мутации (Leu128Ser, Tyr139Cys) (45). Биохимические механизмы влияния антикоагулянтов на свертываемость крови в настоящее время интенсивно изучаются. Показано, что продукция и активация факторов свертывания крови VII, IX, X и протромбина зависят от цикла витамина K. Мутация изменяет энзим или энзимную систему (витамин K 2,3–эпоксид редкутазу (VKOR), которая превращает 2,3–эпоксид витамина K в витамин K. В результате витамин K образуется из эпоксида в присутствии варфарина, который в нормальном организме блокирует такое превращение.

Адаптивные особенности домовых мышей к синантропному образу жизни исследованы в разной степени, например, сравнению игрового поведения домовых и курганчиковых мышей посвящена всего лишь одна работа. Мало данных и по сравнительной оценке стрессреактивности мышей из природных и синантропных популяций, а феномен подавления размножения восточноевропейской полевки запахом синантропных домовых мышей впервые описан автором настоящей статьи и лишь недавно начато изучение механизмов, ответственных за такое подавление.

Помимо указанных выше приспособлений, домовые мыши обладают и другими физиологическими адаптациями. К ним относятся: приспособления, которые свойственны тропическим видам (нечувствительность к фотопериоду), видам аридных территорий (физиологические приспособления к минимальной потере влаги и ее постоянному дефициту) (36).

Как следует из приведенного здесь краткого обзора поведенческих и физиологических адаптаций домовых мышей, настоящие синантропные виды обладают уникальным, лишь им присущим набором приспособлений. Именно такое уникальное, несвойственное другим видам сочетание поведенческих и физиологических характеристик обеспечивает им успешное обитание рядом с человеком, включая современные мегаполисы; а также делает синантропные так-

соны домовых мышей самыми «инвазивными» видами мировой фауны благодаря широкому расселению по всему земному шару вместе с людьми. Секрет успешного обитания домовых мышей рядом с человеком кроется не в каких–то или какой–то уникальной характеристике синантропных видов, а именно в их уникальном сочетании. Обращаясь к другому синантропному виду грызунов – серой крысе, можно заключить, что такой уникальный набор всевозможных характеристик может быть неодинаковым у разных видов. Так, серые крысы отличаются от домовых мышей по поведенческим и физиологическим особенностям. Они, в отличие от мышей, чувствительны к дефициту воды, наделены куда более высокими «интеллектуальными» способностями, чем домовые мыши (22). Кроме того, по мнению Н. Н. Мешковой (15), возможность выживания животных на урбанизированных территориях, наряду с толерантностью, зависит от уровня развития психики, в том числе наличия интеллекта (набора психических способностей, позволяющих животному быстро и адекватно действовать, оказавшись в новой ситуации, отражая ее конкретные особенности). Справедливость этих утверждений доказана наблюдениями за рядом синантропных видов: собаками, кошками, воронами, крысами. Что касается домовых мышей, какие–либо убедительные данные, подтверждающие это положение, пока отсутствуют.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 06–04–90811 Мол_а и проекта 06.23. CRF Высшего совета по науке Республики Молдова.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баруш В. Синантропизация и синурбанизация позвоночных животных как процесс формирования связей между популяциями животных и человеком//Stud.geogr. 1980. №71. №1. P. 9–29.

2. Исаков Ю. А. Процесс синантропизации животных, его следствие и перспективы//Синантропизация и доместикация животного населения: Матер.совещ. (19–20 ноября 1969 г.). М. 1969. С.3–6.

3. Клаустницер Б. Экология городской фауны. М.: Мир. 1990. 248 с.

4. Котенкова Е. В. Гибридизация синантропных видов домовых мышей и ее роль в эволюции//Успехи современной биологии, 2002. Т. 122. №6. С. 580–593.

5. Котенкова Е. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки Microtus rossiaemeridionalis//Популяционная экология животных. Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных». Томск, 2006. С. 304–305.

6. Котенкова Е. В., Мешкова Н. Н., Шутова М. И. О крысах и мышах. М.: Наука, 1989. 172 с.

7. Котенкова Е. В., Мунтяну А. И. Сравнительный анализ пространственно–этологической структуры группировок у синантропных и дикоживущих видов домовых мышей надвидового комплекса Mus musculus sensu lato: механизмы формирования и поддержания//Успехи современной биологии. 2006. Т. 126. №5. С. 513–528.

8. Краснов Б. Р., Смирин Ю. М., Шилова С. А. Домовая мышь как фактор, препятствующий заселению строений другими видами грызунов//Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 1990. Т.95. Вып. 5. С. 30–37.

9. Краснов Б. Р., Хохлова И. С. Лабильность пространственно–этологической структуры группировок домовой мыши как стратегия адаптации к условиям внешней среды//Домовая мышь. Соколов и др., ред. М.: ИЭМЭЖ. 1989. С. 223–235.

10. Краснов Б. Р., Хохлова И. С. Пространственно–этологическая структура группировок//Домовая мышь. Е. В. Котенкова, Н. Ш. Булатова, ред. М.: Наука. 1994. С. 188–213.

11. Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР// Общая и региональная териогеография. М.: Наука. 1988. С. 165–237.

12. Лавренченко Л. А. Возможные пути эволюции и расселения//Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. Е. В. Котенкова, Н. Ш. Булатова, ред. М.: Наука, 1994. С. 51–55.

13. Лапшов В. А., Кучерук В. В. Человек и популяционная экология синантропных грызунов//Синантропия грызунов. М. 1994. С. 4–14.

14. Мешкова Н. Н. Неофобия у домовых мышей – есть ли она?//Домовая мышь. В. Е. Соколов и др., ред. М.: ИЭМЭЖ РАН. 1989. С. 250–255.

15. Мешкова Н. Н. Поведенческие адаптации птиц и млекопитающих к транспортным магистралям крупного города (на примере г. Москвы)//Животные в городе. Материалы второй научно–практической конференции. М. 2003. С. 135–138.

16. Мешкова Н. Н., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Поведение домовой (Mus musculus) и курганчиковой (M. hortulanus) мышей по отношению к новым предметам// Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 4. С. 583–589.

17. Мешкова Н. Н., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Поведение домовой (Mus musculus) и курганчиковой (M. hortulanus) мышей при освоении нового пространства // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 5. С. 123–133.

18. Мешкова Н. Н., Мазлумянов В. А. Игра животных и синурбанизация//Вест.Моск. ун–та, сер.14. Психология. 2000. №2. С. 3–15.

19. Мешкова Н. Н., Торокина Г. М., Кавтарадзе Д. Н., Комиссарова Л. А. Грызуны в жилых домах малого города. Пущино. 1989. 36 с. (Препр./АН СССР. Науч. центр биологич. исслед; Моск. гос. ун–т, биол. фак.).

20. Мешкова Н. Н., Федорович Е. В. Ориентировочно–исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус. 1996. 225 с.

21. Мешкова Н. Н., Федорович Е. В., Котенкова Е. В. Отношение домовых мышей к капканам: влияние иерархи-

ческого положения особи в группе//Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука. 1992. С. 190–198.

22. Мешкова Н. Н., Шутова М. И. Особенности психической деятельности серой крысы//Новые материалы по биологии серой крысы. М. 1990. С. 11–87.

23. Наумов Н. П. Экология курганчиковой мыши Mus musculus hortulanus Nordm.//Тр. Ин–та эволюц. морфологии АН СССР. 1940. Т. 3. №1. С. 33–76.

24. Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высш. шк. 1963. 618 с.

25. Новиков Г. А. Основы общей экологии и охраны природы. Л.: Изд–во Ленингр. ун–та. 1979. 350 с.

26. Росицкий Б., Кратохвил И. Синантропия млекопитающих и роль синантропических и экзоантропических грызунов в природных очагах болезней//Чехосл.биол. 1953. Т. 2. № 5. С. 283–295.

27. Рыльников В. А., Рославцева С. А. К вопросу о резистентности грызунов к родентицидам//Агрохимия. 1990. №2. С. 152–156.

28. Смирин Ю. М., Шилова С. А. Некоторые черты социального поведения домовых (Mus musculus) и лесных (Apodemus sylvaticus) мышей при совместном обитании// Зоол.ж. 1989. Т. 68. Вып. 6. С. 99–110.

29. Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домовой и курганчиковой мышей. М.: Наука. 1990. 207 с.

30. Щипанов Н. А. Функциональная организация популяций (на примере мелких млекопитающих). Дисс. ... докт. биол. наук. М. 1996. 610 с.

31. Щипанов Н. А. Функции внутрипопуляционных пространственных структур и синантропизм мелких млекопитающих//Синантропия грызунов и ограничения их численности. Отв. ред. В. Е. Соколов, Е. В. Карасева. М., 1992, с. 88–110.

32. Щипанов Н. А., Шутова М. И. Некоторые аспекты устойчивости популяции домовых мышей к внешним повреждающим факторам в сельскохозяйственном. 1989.

33. Boursot P., Auffray J.–C., Britton–Davidian J., Bonhomme F. The evolution of house. 1993.

34. Bronson F. H. The adaptability of the house mouse// Sci. Amer.1984. V. 250. P. 90–97. Caldwell L.D. An investigation of competition in natural populations of mice//J. Mammal. 1964. V. 45. P. 12–30.

35. De Long K. T. Population ecology of feral house mice// Ecology. 1967. V. 48. №4. P. 611–634.

36. Fertig D. S., Edmonds V. W. The physiology of the house mouse//Scient. Am.1969. V. 221. P. 103–110.

37. Ganem G. A comarative study of different populations of Mus musculus domesticus: emotivity as an index of adaptation to commensalism//Comp.Biochem.Physiol. 1991. V. 99A. №4. P. 531–536.

38. Ganem G. Commensalisme, function corticosurrenalienne et evolution chromosomique chez la souris domestique//Bull.Soc.zool.Fr. 1995. V. 120. P. 73–80.

39. Ishizuka M., Tanikawa T., Tanaka K. D., Heewon M., Okajima F., Sakamoto K. Q., Fujita S. Pesticide resistance in wild mammals – mechanisms of anticoagulant resistance in wild rodents//J Toxicol Sci. 2008. V. 33. №3. P. 283–91.

40. Kotenkova E. V., Meshkova N. N., Zagoruiko N. V. Exploratory behaviour in synantropic and outdoor mice of superspecies complex Mus musculus//Polish Ecological Studies. 1994. V. 20, №№3–4. P. 377–383.

41. Kucheruk V.V. Synanthropic rodents and their significance in transmission of infection//Theor.Quest.Nat.Foci Deasease. Praque. 1965. P. 353–366.

42. Lidicker W. Z. Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction // Ecological Monographs. 1966. V.36. №1. P. 27–50.

43. Marshall J. T. Identification and scientific names of Eurasian house mice and their European allies, subgenus Mus (Rodentia: Muridae). Virginia. 1998. 80 p.

44. Meyer A. Urban commensal rodent control: fact or fiction?//Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management. ACIAR Monographs. 2003. № 96. P. 446–450.

45. Pelz H–J., Rost S., Hünerberg M., Fregin A., Heiberg A.–Ch., Kristof Baert K., Nicoll A. D., Prescott C. V., Walker A.–S., Oldenburg J., Müller C. R. The genetic basis of resistance to anticoagulants in rodents//Genetics, 2005. V. 170. P. 1839–1847.

46. Sage R. D. Wild mice//The mouse in biomedical research. (Foster H. L., Small J. D., Fox J. G., eds.). N.Y.: Acad. press. 1981. V.1. P. 39–90.

47. Sage R. D., Atchley W. R., Capanna E. House mice as a model in systematic biology//Syst.Biol. 1993. V. 42. P. 523–561.

48. Stickel L. F. Population ecology of house mice in unstable habitats//J.Anim.Ecol. 1979. V. 48. P. 871–887.