

УДК 599.32:591.431.42

ББК 28.693.369.36

К 64

**Кононенко Е.П.**

*Кандидат биологических наук, зав. лабораторией биоразнообразия позвоночных Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова Кабардино-Балкарского научного центра РАН, Нальчик, тел. (8662) 42-15-14, e-mail: iemt@mail.ru*

**Темботова Ф.А.**

*Член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией по мониторингу лесных экосистем, директор Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова Кабардино-Балкарского научного центра РАН, Нальчик, тел. (8662) 42-15-14, e-mail: iemt@mail.ru*

**Использование одонтологических характеристик для оценки расхождения экологических ниш близкородственных грызунов в зоне симпатрии\***  
(Рецензирована)

**Аннотация.** На основе анализа одонтологических характеристик представителей рода лесных мышей (*Apodemus* Kaup, 1829) – малой лесной мыши (*A. uralensis* Pallas, 1811) и кавказской мыши (*A. ponticus* Sviridenko, 1936) – в природных условиях Северного Кавказа предложен новый индекс – индикатор типа питания для всеядных грызунов. Использование индекса окклюзии подтвердило гипотезу расхождения двух близкородственных видов *A. uralensis* и *A. ponticus* в зоне симпатрии по пищевым предпочтениям.

**Ключевые слова:** северный макросклон Кавказа, род лесных мышей (*Apodemus*), зона симпатрии, одонтологические характеристики, индекс окклюзии.

**Kononenko E.P.**

*Candidate of Biology, Head of Laboratory of Vertebra Diversity, Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Kabardino-Balkarian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Nalchik, ph. (8662) 42-15-14, e-mail: iemt@mail.ru*

**Tembotova F.A.**

*Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Biology, Professor, Head of Laboratory of Forest Ecosystem Monitoring, Director of the Institute of Ecology of Mountain Territories named after A.K. Tembotov, Kabardino-Balkarian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Nalchik, ph. (8662) 42-15-14, e-mail: iemt@mail.ru*

**Use of the odontological characteristics to assess the ecological sphere divergence in closely-related rodents within the sympatry zone**

**Abstract.** The new index which is the indicator of the nutrition type for omnivorous rodents is proposed on the basis of analysis of odontological characteristics of the *Apodemus* (*A. uralensis* Pallas, 1811 and *A. ponticus* Sviridenko, 1936) from the North Caucasus. The use of the occlusion index has confirmed the hypotheses for divergence of two closely-related rodents in the sympatry zone under nutrition preferences.

**Keywords:** North Caucasus, genus *Apodemus*, sympatry zone, odontological characteristics, occlusion index.

Процесс маммализации териодонтов включал в себя формирование сложных жевательных коронок с многочисленными придаточными бугорками и маммального прикуса со смыканием верхнего и нижнего рядов заклыковых зубов [1]. У большинства известных примитивных грызунов, как и у большинства травоядных млекопитающих, наблюдается трехбугорчатая основная схема коренных зубов [2]. Специализация зубной системы Muridae в направлении усложнения бугорчатой структуры зуба напрямую связана с основной тенденцией их эволюции – переход от белкового и белково-клетчаткового к клетчатковому питанию [3] и, соответственно, адаптивное значение

\* Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и гранта РФФИ 12-04-01036

строения жевательной поверхности коренных зубов грызунов не вызывает сомнений. Жевательная поверхность коренных зубов представителей рода лесных мышей состоит из бугорков, расположенных в три продольных ряда (внутренний, средний, наружный), в результате стирания которых образуются поперечные эмалевые петли. Изменчивость строения жевательной поверхности *Apodemus* описана Н.И. Лариной, И.В. Ереминой [4]. По характеру питания представители рода лесных мышей относятся преимущественно к семеноедам. Помимо семян пища лесных мышей включает другие пищевые объекты растительного и животного происхождения: травы, листья, ягоды, побеги и насекомые [5-9]. В высокогорных селах Грузии лесные мыши обычны в жилых и иных постройках, где питаются всевозможными продуктами населения [10]. При детальном изучении пищеварительной системы представителей *Apodemus* нельзя отнести к специализированным потребителям белковых кормов, что показано в монографии Н.Н. Воронцова «Эволюция пищеварительной системы грызунов» [3]. В результате неравномерности темпов преобразования органов пищеварительной системы за счет компенсации их функций представители *Apodemus*, в монографии рассмотрены *A. agrarius* и *A. sylvaticus*, могут переходить от белково-липоидного к клетчатковому типу питания, чем и объясняется такой широкий спектр пищевого рациона группы «лесных мышей». Из всех органов пищеварительной системы у «лесных мышей» наиболее соответствуют семеноядности только строение жевательной поверхности коренных зубов и соотношение рогового и железистого эпителия желудка. Таким образом, «лесных мышей» более правильно отнести ко всеядным [11]. С использованием геометрической морфометрии рядом автором проведено сравнение контура первого верхнего моляра современных *mus mus*, что позволило им сделать заключение об экологическом предпочтении в питании на основе морфологии зуба [12]. Таким образом, в изученной литературе рассматриваются различные звенья пищеварительной системы в связи с основным фактором – питанием, определяющим их морфологию, в том числе зубной системы, зеркально отображающей этот тип питания. В контексте изложенного нам представляется актуальным выяснение процесса эволюционного расхождения близкородственных видов группы «лесных мышей» в симбиотопических условиях, в частности Западного Кавказа.

*Цель работы* – изучить морфологическую (одонтометрическую) изменчивость представителей рода лесных мышей (*Apodemus* Каур, 1829) – малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) и кавказской мыши (*Apodemus ponticus* Sviridenko, 1936) – в природных условиях Северного Кавказа для выяснения возможного механизма расхождения близкородственных видов в зоне симпатрии.

### Материал и методы

Работа является разделом исследования морфологии генотипически датированных представителей рода в условиях выявленной зоны симпатрии Западного Кавказа (северный макросклон). Мы полагаем, что для объяснения механизмов расхождения симпатрических, а в некоторых биотопах симбиотопических, близкородственных видов *Apodemus* более целесообразно рассмотреть площадь жевательной поверхности коренных зубов.

Одонтологическую изменчивость видов *Apodemus* изучали с использованием 25 абсолютных, а именно рассчитывались длины зубных рядов и зубов (по жевательной поверхности), площадь жевательной поверхности коренных зубов и 53 относительных параметров зубной системы. При исследовании площади использовались оцифрованные изображения жевательной поверхности  $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$ ,  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$  представителей *Apodemus*. Зубные ряды были оцифрованы камерой Nikon Coolpix 4500 при постоянном увеличении (x4,0) под стереомикроскопом «Carl Zeiss» Stemi 2000-C, далее измерения проводились в программе AxioVision. Промеры зубной системы и подходы к их изме-

рению разработаны авторами, рисунок 1 со схемой промеров выполнен на основе оригинальной фотографии. Изучены одонтологические параметры: 1) длины верхнего и нижнего зубного ряда по жевательной поверхности; 2) длины верхних и нижних зубов по жевательной поверхности ( $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$ ;  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ ); 3) ширины верхних и нижних коренных зубов; 4) площади жевательных поверхностей верхних и нижних коренных зубов ( $SM^1$ ,  $SM^2$ ,  $SM^3$ ;  $SM_1$ ,  $SM_2$ ,  $SM_3$ ); 5) общая площадь двух зубов на обеих челюстях ( $M^1+M^2$ ,  $M_1+M_2$ ); 6) общая площадь трех зубов на обеих челюстях ( $M^1+M^2+M^3$ ,  $M_1+M_2+M_3$ ).

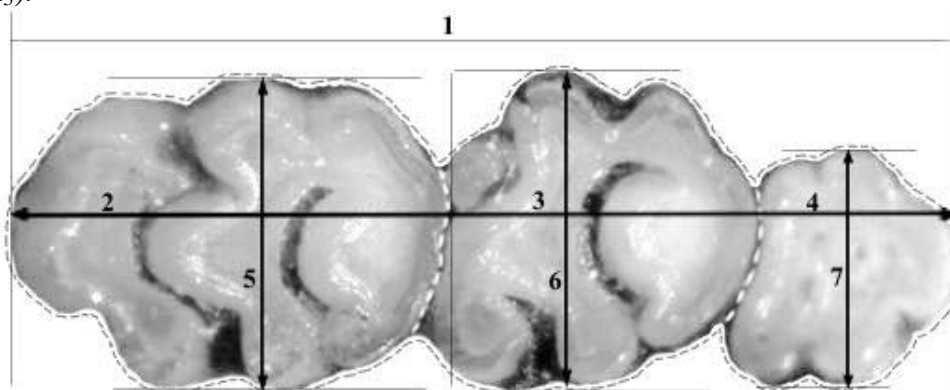


Рис. 1. Промеры жевательной поверхности верхнего ряда коренных зубов вида рода *Apodemus* (для нижнего ряда зубов промеры снимаются аналогично):

1, 2, 3, 4 – общая длина и длины соответствующих зубов;

5, 6, 7 – ширины соответствующих зубов;

контурами отмечены измерения площадей – общих для двух, трех и единичных зубов

При изучении индексов использованы ряд стандартных промеров черепа: кондиллобазальная длина, длина верхней диастемы, длина нижней челюсти. Изучены следующие отношения: 1) длин верхнего и нижнего рядов зубов к кондиллобазальной и длине нижней челюсти; 2) длины мандибулярных и максиллярных зубов к длинам верхнего и нижнего ряда зубов; 3) диастемы к кондиллобазальной длине; 4) ширины мандибулярных и максиллярных зубов к длинам верхнего и нижнего зубного ряда; 5) площадей жевательных поверхностей  $M^1$ ,  $M^2$  к  $M^1+M^2$ ,  $M^1+M^2$  к  $M^1+M^2+M^3$ ; тоже на нижней челюсти; 6) площадей жевательных поверхностей  $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$  к площади  $M^1+M^2+M^3$ ; тоже на нижней челюсти; 7) площади жевательной поверхности  $M_1$  к  $M^1$ ,  $M^2$  к  $M_2$ ,  $M^3$  к  $M_3$  (индекс окклюзии).

Введенное нами понятие «индекс окклюзии» дает представление о перекрывающейся площади двух стыкующихся максиллярных и мандибулярных зубов, вычисляется как отношение меньшей площади жевательной поверхности к большей.

Признаки имеют нормальное (или близкое к нему) распределение, данные анализировались с использованием параметрического однофакторного дисперсионного анализа. Для графической визуализации результатов и статистических расчетов использовался пакет программ «Statistica-10.0».

### Результаты и их обсуждение

У грызунов, в том числе сем. Muridae, различия в питании можно выявить по преобладающим типам жевательных движений нижней челюсти, которые определяют в том числе морфологические и метрические особенности жевательной поверхности коренных зубов.

Воронцовым Н.Н. [3, 13] показано в том числе преобразование типов жевательных движений и структуры перетирающих поверхностей зубной системы в ряду от семенядных хомяков к зеленоядным. Автор выделяет 3 типа движений челюсти:

1. «Давящий» доминирует при обработке семенного корма у бугорчатозубых грызунов, раздавливание зерен сочетается как приведение челюсти, так и ее незначительные смещения в горизонтальной плоскости.

2. «Перетирание в поперечном направлении» развито в основном у семеноядных, реже – у зеленоядных форм.

3. «Перетирание в продольном направлении» преобладает у зеленоядов.

Окуловой Н.М. [14] отмечены ряд особенностей морфометрии зубной системы «зеленоядов» по сравнению с «семеноядами»: 1)  $M^3$  редуцируется сильнее, откуда отношение длины  $M^1$  к длине верхнего зубного ряда ( $M^1/LM^{1-3}$ ) оказывается у «зеленоядов» больше, чем у «семеноядов»; 2) длина  $LM^{1-3}$  увеличена; 3) зубы уже; 4) диастема (D) короче. Автором предложены индексы: 1) длина зубного ряда к длине челюсти ( $LM^{1-3}/Lman$ ); длина зубного ряда к кондилобазальной ( $LM^{1-3}/KBL$ ) выше у семеноядов; 2) длина диастемы к длине зубного ряда ( $D/LM^{1-3}$ ) будет расти с уменьшением зеленоядности.

Зыков С.В. [15] высказал предположение, что увеличение относительной длины  $M^1$  и редукция  $M^3$  у домово́й мыши связаны с преобладанием продольных перетирающих жевательных движений (характерно для зеленоядов). Более выраженную семеноядность автор связывает с преобладанием в группе «*Apodemus-Sylvaemus*» поперечных движений (подтверждается наличием дополнительных боковых бугорков), с более вытянутой формой черепа и увеличенными размерами диастемы верхней и нижней челюстей.

С использованием этих ранее выявленных закономерностей нами предпринята попытка определить по морфологическим и метрическим особенностям жевательной поверхности коренных зубов преобладающий тип жевательных движений нижней челюсти и, соответственно, тип питания криптоцических видов рода *Apodemus*.

Все изученные абсолютные параметры достоверно преобладают у кавказской мыши в сравнении с малой лесной, в связи с чем дифференцировать тип питания и, соответственно, обработки пищи возможно при сравнительном анализе индексов.

*Характеристика длин зубов.* Относительные длины (к длине верхнего ряда зубов)  $M^1$ ,  $M^2$  у видов не отличаются, примерно 48 и 34% соответственно. Зубы нижнего ряда (отнесенные к длине нижнего ряда зубов) также имеют близкие значения –  $M_1 \approx 46\%$ ,  $M_2 \approx 32\%$ .  $M^3$  не редуцируется у обоих видов, составляет 1/4 часть длины верхнего ряда зубов,  $M_3$  также хорошо развит – 1/4 часть длины нижнего ряда зубов.

*Характеристика ширины зубов.* Использование принятых промеров – длина, ширина коренных зубов, общая длина зубного ряда показывает: 1) коренные обеих челюстей двух видов более длинные, чем широкие; 2) у малой лесной мыши  $M^1=M_1$ ,  $M^2=M_2$ ,  $M^3 < M_3$  ( $t = -7,452$ ;  $P=0,000$ ), у кавказской мыши  $M^1 < M_1$  ( $t = -2,463$ ;  $P=0,021$ ),  $M^2 < M_2$  ( $t = -3,436$ ;  $P=0,002$ ),  $M^3 < M_3$  ( $t = -6,368$ ;  $P=0,000$ ); 3) индексы ширина/длина зубов верхнего ряда у видов не отличаются,  $M^1$  более вытянут, по форме ближе к прямоугольнику,  $M^2$  и  $M^3$  – к квадрату; 4) индексы ширина/длина зубов нижнего ряда, а также отношение ширины зубов к длине зубного ряда у видов отличаются, для  $M_1$ ,  $M_2$  они преобладают у малой лесной, форма сходна с зубами верхней челюсти. Исходя из этих данных можно было бы заключить, что  $M_1$ ,  $M_2$  малой лесной мыши относительно шире.

*Характеристики длин зубных рядов и диастемы.* Как следует из литературы, у грызунов-зеленоядов длины зубного ряда увеличены, диастема короче. Отношение длин верхнего ряда зубов и кондилобазальной выше у семеноядов, индекс диастемы будет расти с уменьшением зеленоядности. В нашем случае (табл. 1) эти положения мало информативны, преобладающие значения индекса у кавказской мыши связаны с ее более крупными абсолютными параметрами, например, кондилобазальная длина черепа малой лесной мыши 23,4 мм, кавказской мыши – 24,2 ( $t = -4,564$ ;  $P=0,000$ ).

Таблица 1

## Индексы коренных, достоверно отличающиеся у кавказской и малой лесной мышей Северо-Западного Кавказа

Индексы коренных зубов	Mean <i>A. uralensis</i>	Mean <i>A. ponticus</i>	<i>t</i> -value	<i>P</i>
1. Площадь жевательной поверхности $M^1$ к общей площади жевательной поверхности $M^1+M^2+M^3$	60,3	61,1	-2,541	0,014
2. Площадь жевательной поверхности $M^2$ к общей площади жевательной поверхности $M^1+M^2+M^3$	33,6	32,9	2,164	0,036
3. Площадь жевательной поверхности $M^3$ к общей площади жевательной поверхности $M^1+M^2+M^3$	16,7	17,5	-1,949	0,058
4. Площадь жевательной поверхности $M^2$ к площади жевательной поверхности $M_2$	99,9	97,3	2,085	0,043
5. Площадь жевательной поверхности $M^3$ к площади жевательной поверхности $M_3$	81,6	86,7	-2,447	0,019
6. Площадь жевательной поверхности $M_2$ к общей площади жевательной поверхности $M_1+M_2+M_3$	33,3	34,1	-2,989	0,004
7. Ширина к длине $M_1$	64,1	61,6	3,173	0,003
8. Ширина к длине $M_2$	88,7	85,5	2,559	0,014
9. Ширина $M_1$ к длине нижних коренных зубов по жевательной поверхности	29,5	28,4	3,039	0,004
10. Ширина $M_2$ к длине нижних коренных зубов по жевательной поверхности	28,5	27,8	2,695	0,009
11. Длина верхних коренных зубов по жевательной поверхности к длине челюсти	28,3	29,3	-2,475	0,017
12. Длина нижних коренных зубов по жевательной поверхности к длине челюсти	30,1	31,6	-4,154	0,000
17. Нижнего ряда зубов к кондилобазальной длине черепа	15,7	17,0	-6,701	0,000
18. Верхней диастемы к кондилобазальной длине черепа	26,0	27,0	-4,283	0,000

*Характеристики площадей жевательной поверхности.* Распределение нагрузки между зубами у видов выявляется при изучении площадей жевательных поверхностей.

Относительная площадь  $SM^1$  у видов равна, составляет 50% общей, при этом доля  $SM^1$  в  $SM^1+SM^2$  значительно больше у кавказской мыши. Доля  $SM^2$  у видов в среднем 33%, но значительно больше у малой лесной мыши, как и поверхность окклюзии ( $SM^2/SM_2 - 99,9\%$ , у кавказской мыши – 97,2%).  $M^3$  составляет 1/6 общей жевательной площади,  $M_3$  также хорошо развит, площадь жевательной поверхности больше, чем у  $M^3$ , составляет 1/5 общей площади нижних моляров. Отношение жевательных площадей  $M^3$  и  $M_3$  показывает, что у кавказской мыши значительно больше поверхность окклюзии (86,7%, у малой лесной – 81,6%), то есть область стыка зубов.

Отношение  $SM_1/SM^1$  у видов не отличается, составляет в среднем 93%,  $SM^2/SM_2 - 99\%$  (значительно больше у малой лесной мыши – 99,9%, у кавказской мыши – 97,2%),  $SM^3/SM_3 - 84\%$  (значительно больше, наоборот, у кавказской мыши – 86,7%, у малой лесной мыши – 81,6%). Как видно, и по параметрам площади третий коренной зуб обеих челюстей не редуцируется у обоих видов. Площадь окклюзии коренных зубов, выраженная через отношение площадей смыкающихся супротивных зубов, показывает, что основная нагрузка приходится на второй коренной зуб, хотя стандартные линейные размеры преобладают у первого.

Соотношение жевательных поверхностей стыкующихся максиллярных и мандибулярных зубов (к общей площади соответствующих зубов): 1) кавказская мышь – 50/47:33/34:17/20; 2) малая лесная мышь – 50/47:34/33:17/20 (выделенные показатели отличаются достоверно между видами, см. табл. 1).

Отношение жевательных площадей стыкующихся максиллярных и мандибулярных зубов дает прежде всего представление о степени развития жевательной поверхности. В случае с первым коренным площадь жевательной поверхности верхнего зуба значительно больше, чем у нижнего, для второго и третьего – наоборот. В процентах: 1) кавказская мышь – 108: **97:87**; 2) малая лесная мышь – 106:**99,9:82**.

При вычислении отношения меньшей площади жевательной поверхности к большей получаем индекс площади окклюзии коренных зубов, показывающий статичный момент смыкания зубов: 1) кавказская мышь – 93:**97:87**; 2) малая лесная мышь – 93:**99,9:82**.

Как видно, относительная площадь окклюзии второго коренного зуба, который связывают с продольными перетирающими движениями, характерными для зеленоядов, преобладает у малой лесной мыши. Несмотря на то, что третий коренной зуб по длине и площади жевательной поверхности уступает первым двум, индекс площади окклюзии вполне сопоставим. Это говорит о роли поперечных перетирающих движений, связанных с обработкой семян.

Отношения  $SM^2/SM_2$ ,  $SM^3/SM_3$  можно предложить в качестве индикаторов типа питания:

– большие значения индекса окклюзии вторых коренных зубов ( $SM^2/SM_2$ ) свидетельствуют о преобладании зеленоядности;

– большие значения индекса окклюзии третьих коренных зубов ( $SM^3/SM_3$ ) показывают преобладание семеноядности.

### Заключение

В контексте литературных данных [3, 13] более высокие значения индекса стыкующейся жевательной поверхности вторых коренных зубов ( $SM^2/SM_2$ ) у *A. uralensis*,  $SM^3/SM_3$  – у *A. ponticus* свидетельствуют о преобладании у малой лесной мыши «зеленоядного» питания, у кавказской мыши – «семеноядного». Соответственно, отношения  $SM^2/SM_2$ ,  $SM^3/SM_3$ , которые мы называем индексами окклюзии, можно предложить в качестве индикаторов типа питания для всеядных мышевидных грызунов:

– большие значения индекса окклюзии вторых коренных зубов ( $SM^2/SM_2$ ) свидетельствуют о преобладании зеленоядности;

– большие значения индекса окклюзии третьих коренных зубов ( $SM^3/SM_3$ ) показывают преобладание семеноядности.

Предварительные данные объясняют гипотезу расхождения видов рода лесных мышей (*Apodemus* Каур, 1829) по пищевым предпочтениям, что позволяет двум близкородственным видам *A. uralensis* и *A. ponticus* обитать симпатрично, а в некоторых биотопах – симбиотопично.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность коллегам Амшоковой А.Х., Кучиновой Е.А. за совместную работу, в рамках которой ими выполнено генетическое датирование животных. Большая благодарность гл. врачу ФБУЗ «Центр эпидемиологии и гигиены» в Республике Адыгея Агирову А.Х., предоставившему возможность работать на стационаре центра в период экспедиций.

### Примечания:

1. Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
2. Ромер А.Ш. Палеонтология позвоночных. М.; Л.: Гос. науч.-тех. изд-во нефтяной и горно-

### References:

1. Tatarinov L.P. Morphological evolution of theriodonts and general problems of phylogenetics. M.: Nauka, 1976. 258 pp.
2. Romer A.Sh. Paleontology of the vertebrata. M.; L.: State Scientific Technical Publishing House of

- топливной лит-ры, 1939. 415 с.
3. Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука, Сибирское отд., 1967. 239 с.
  4. Ларина Н.И., Еремина И.В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций / отв. ред. А.В. Яблоков. М.: Наука, 1988. С. 8-52.
  5. Жарков И.В. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника // Труды Кавказского государственного заповедника. 1938. Вып. 1. С. 153-189.
  6. Свириденко П.А. Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса // Зоологический журнал. 1940. Т. 19, вып. 4. С. 680-703.
  7. Свириденко П.А. Грызуны – расхитители лесных семян // Зоологический журнал. 1944. Т. 23, вып. 4. С. 170-179.
  8. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.
  9. Воронов А.Г. Особенности кормового рациона некоторых грызунов // Зоологический журнал. 1954. Т. 33, вып. 1. С. 184-196.
  10. Моргилевская И.Е., Цкипуришвили Д.Г. Лесная мышь в Грузии (морфологический очерк). Тбилиси: Метцниереба, 1989. 112 с.
  11. Michaux J., Chevret P., Renaud S. Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2007. № 45 (3). P. 263-279.
  12. Gomez Cano A.R., Hernandez Fernandez M.A., Alvarez-Sierra M.A. Dietary Ecology of Murinae (Muridae, Rodentia): A Geometric Morphometric Approach // PLoS ONE 2013. Vol. 8, Iss. 11. P. 1-7.
  13. Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 6. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология. Л.: Наука, 1982. 451 с.
  14. Окулова Н.М. Морфометрическая дифференциация популяций желтогорлой мыши в связи с анализом трофических адаптаций // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных: сб. ст. / под ред. А.К. Агаджаняна, В.Н. Орлова. М., 2000. 196 с.
  15. Зыков С.В. Межвидовая дифференциация мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона по линейным параметрам краниального скелета // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее): материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2009. С. 66-73.
  - Oil, Mountain and Fuel Literature, 1939. 415 pp.
  3. Vorontsov N.N. Evolution of the digestive system of rodents. Novosibirsk: Nauka, Siberian dep., 1967. 239 pp.
  4. Larina N.I., Eremina I.V. The catalog of the main variations of the craniological features of rodents // Phenetics of Natural Populations / ed. by A.V. Yablokov. M.: Nauka, 1988. P. 8-52.
  5. Zharkov I.V. Ecology and importance of common field mice in the woods of the Caucasian Biosphere Reserve // Works of the Caucasian Biosphere State Reserve. 1938. Iss. 1. P. 153-189.
  6. Sviridenko P.A. Food of murine rodents and their meaning in the solution of a forest regeneration problem // The Zoological Journal. 1940. Vol. 19, Iss. 4. P. 680-703.
  7. Sviridenko P.A. Rodents as plunderers of forest seeds // The Zoological Journal. 1944. Vol. 23, Iss. 4. P. 170-179.
  8. Naumov N.P. Sketches of comparative ecology of rodents. M.: The USSR AS Publishing House, 1948. 204 pp.
  9. Voronov A.G. Features of a feed allowance of some rodents // The Zoological Journal. 1954. Vol. 33, Iss. 1. P. 184-196.
  10. Morgilevskaya I.E., Tskipurishvili D.G. A common field mouse in Georgia (a morphological sketch). Tbilisi: Metsniyereba, 1989. 112 pp.
  11. Michaux J., Chevret P., Renaud S. Morphological diversity of Old World rats and mice (Rodentia, Muridae) mandible in relation with phylogeny and adaptation // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2007. № 45 (3). P. 263-279.
  12. Gomez Cano A.R., Hernandez Fernandez M.A., Alvarez-Sierra M.A. Dietary Ecology of Murinae (Muridae, Rodentia): A Geometric Morphometric Approach // PLoS ONE 2013. Vol. 8, Iss. 11. P. 1-7.
  13. Vorontsov N.N. Fauna of the USSR. The mammals. Vol. III, Iss. 6. The lowerhamster-like (Cricetidae) of the world fauna. Pt. I. Morphology and ecology. L.: Nauka, 1982. 451 pp.
  14. Okulova N.M. Morphometric differentiation of populations of a yellow-necked mouse in connection with the analysis of trophic adaptations // Systematization and phylogeny of rodents and double-toothed rodents: coll. of art. / ed. by A.K. Agadzhanian, V.N. Orlov. M., 2000. 196 pp.
  15. Zykov S.V. Interspecific differentiation of mice of the species of *Apodemus*, *Mus* and *Sylvaemus* of the Ural region in linear parameters of a cranial skeleton // Evolutionary and population ecology (back to the future): materials of conf. of young scientists. Yekaterinburg: Goshchitsky, 2009. P. 66-73.