

УДК 599.323.4:591.471.4(477)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ У ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ, *SYLVAEMUS* (MURIDAE, RODENTIA), ФАУНЫ УКРАИНЫ

Е. И. Лашкова, И. И. Дзеве́рин, С. В. Межжерин

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Принято 28 апреля 2005

Изменчивость нижней челюсти у лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины. Лашкова Е. И., Дзеве́рин И. И., Межжерин С. В. — На примере модельной выборки лесных мышей продемонстрирована возможность диагностики 4 видов рода *Sylvaemus* Ognev фауны Украины по мандибулярным признакам. Форма нижней челюсти сходна у разных видов лесных мышей, но эти виды хорошо различаются по ее размерам. Точнее других идентифицируется *S. tauricus*, остальные — менее надежно.

Ключевые слова: *Sylvaemus*, идентификация, мандибулярные признаки, размер, форма.

Variation of Mandible in Wood Mice Species, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), from Fauna of Ukraine. Lashkova E. I., Dzeverin I. I., Mezherin S. V. — A trial sample including specimens of 4 wood mice species from the Ukraine fauna is described quantitatively to show the opportunity of diagnostics of wood mice using mandibular characters. The shape of lower jaw is similar in different wood mice species, but these species differ by jaw sizes. The identification of *S. tauricus* Ognev specimens is the most correct. The identification of the specimens of other species is appreciably less reliable.

Key words: *Sylvaemus*, identification, mandibular characters, size, shape.

Введение

Нижняя челюсть млекопитающих — информативная и важная для морфологических исследований структура; причем даже у мелких животных зубная, или нижнечелюстная, кость довольно прочна и сохраняется в ископаемом состоянии, экскрементах хищников, погадках птиц и т. п. лучше других частей скелета. В связи с этим мандибулярные признаки — перспективный объект для количественного описания и анализа, как функционального, так и таксономического. В исследованиях, посвященных биологии представителей семейства мышиных Muridae (Rodentia), данные об изменчивости мандибулярных признаков используют часто и с большим успехом (Demeter et al., 1996; Festing, 1972; Klingenberg, Leamy, 2001; Scriven, Bauchau, 1992).

Цель нашей статьи — продемонстрировать возможности диагностики и количественного описания изменчивости по мандибулярным признакам лесных мышей — *Sylvaemus* Ognev in Ognev et Worobiev, 1923 — группы грызунов, весьма сложной в таксономическом отношении (Межжерин, 1997; Musser et al., 1996). Исследование включало в себя общую характеристику изменчивости размеров и формы нижней челюсти (анализ главных компонент) и проверку возможности определения видовой принадлежности (дискриминантный анализ) на модельной выборке.

Для наглядного представления результатов использованы методы геометрической морфометрии. Начало данному подходу было положено классической работой Д. Томпсона (Thompson, 1942); в последние десятилетия он получил широкое распространение и хорошо зарекомендовал себя в исследованиях изменчивости формы тела различных организмов (Павлинов, Микешина, 2002 и др.). Мандибула мышей весьма удобна для исследований такого рода, поскольку ее форма сравнительно проста и может без большой погрешности рассматриваться как двумерная (Demeter et al., 1996). В геометрической морфометрии разработаны методы количественной оценки различий в форме изучаемых объектов. Мы не используем эти методы в настоящей статье, поскольку основная наша задача — характеристика межвидовых различий в мандибулярных признаках — наиболее эффективно решается посредством стандартных методов многомерной статистики (Дерябин, 1983). Использование нами некоторых приемов геометрической морфометрии позволило сделать полученные нами результаты более наглядными. Надеемся, что настоящая статья будет способствовать более широкому обсуждению возможностей и ограничений количественных методов в характеристике форм живых организмов.

Материал и методы

Материалом для работы послужила коллекция черепов лесных мышей отдела эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. Были получены данные по 89 взрослым особям: 28 экз. малой мыши — *S. uralensis* (Pallas, 1811), 15 — степной мыши — *S. arianus* (Blanford, 1881), 18 — лесной мыши — *S. sylvaticus* (Linnaeus, 1758) и 28 — желтогорлой мыши — *Sylvaemus tauricus* (Pallas, 1811). Схема промеров нижней челюсти была заимствована из работы А. Деметра с соавторами (Demeter et al., 1996). Она включает в себя 13 промеров (C1, C2, ..., C13) (рис. 1). Фотографические изображения нижних челюстей были получены с помощью сканера.

В работе использованы стандартные статистические методы (Афифи, Эйзен, 1982; Дерябин, 1983; Клекка, 1989). Общая характеристика изменчивости нижней челюсти получена с помощью анализа главных компонент. Собственные векторы и собственные значения вычислены на базе корреляционной матрицы. Главные компоненты интерпретированы как выражения скрытых факторов, определяющих общий характер изменчивости; в анализе использованы три первые главные компоненты. Рассчитаны и нормализованы факторные нагрузки всех признаков и факторные значения всех особей (рис. 2–3).

Аллометрические зависимости в изменчивости охарактеризованы с помощью коэффициента многомерной аллометрии (A), вычисленного для каждого признака у каждого из видов по методике П. Жолисеура (Jolicoeur, 1963, 1984; Дзеверин, Лашкова, 2005). Этот метод также основан на вычислении главных компонент, однако для вычисления коэффициентов многомерной аллометрии, использованы ковариационные матрицы лог-трансформированных данных (Jolicoeur, 1963, 1984) отдельно для каждого вида. Вклад 1-й главной компоненты в общую изменчивость оказался заметно меньшим, чем при построении главных компонент по корреляционной матрице нетрансформированных данных (см. выше), однако во всех четырех случаях превысил 50%. Доверительные границы коэффициента были определены посредством бутстрапа особей каждой из выборок (2000 повторностей). Применение бутстрапа и интерпретация его результатов основаны на стандартных для биостатистических исследований принципах (Felsenstein, 1985). Для проверки предположений о сходстве трендов изменчивости использован непараметрический коэффициент корреляции Спирмана (RS): вычислены корреляции между значениями коэффициентов аллометрии разных видов по 12 признакам.

Алгоритмы идентификации видов разработаны на основе линейного дискриминантного анализа. Для каждой из моделей определено значение статистики Уилкса (Λ). Уровни значимости моделей (p) были оценены путем аппроксимации этой величины статистикой Фишера (F) со степенями свободы $df1$ и $df2$. На основе тех моделей, которые оказались наиболее информативными, построены классификационные функции. Методика их использования для определения видовой принадлежности лесных мышей подробно описана нами ранее (Лашкова, Дзеверин, 2002). Большинство вычислений произведены с помощью компьютерной системы анализа данных STATISTICA (StatSoft, Inc., 2001, США). Коэффициенты многомерной аллометрии и их доверительные границы вычислены с помощью программы PAST (Hammer, Harper, 2004).

Для геометрической морфометрии использованы изображения 18 нижних челюстей (по 5 малой и лесной мыши, по 4 — степной и желтогорлой), которые получены с помощью сканера. Для описания межвидовых различий в форме черепа использованы 15 меток (рис. 1). Расстановка меток и определение их координат произведены с помощью программы TPSdig (Rohlf, 2001). Вычислены

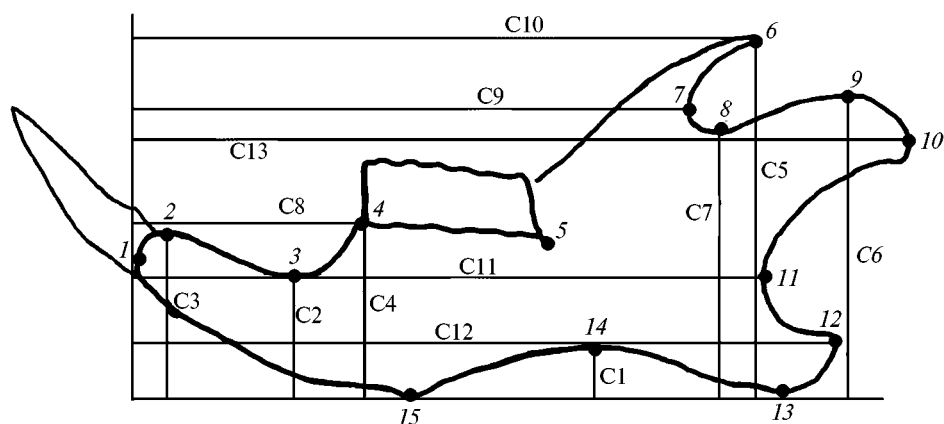


Рис. 1. Схема меток и промеров нижней челюсти.

Fig. 1. The diagram of landmarks and measurements of mandible.

средние для вида координаты каждой из меток. Эмпирические средневидовые координаты преобразованы в прокрустовы координаты, по которым построены по методу тонких пластин изображения нижних челюстей (рис. 4–7). В качестве эталона использована конфигурация, усредненная для всей совокупности данных по четырем видам. Для преобразования эмпирических координат в прокрустовы и графического представления форм нижней челюсти использована программа PAST (Hammer, Harper, 2004).

Изменчивость

Результаты изучения многомерной изменчивости нижней челюсти лесных мышей по малочисленной выборке отчасти сходны с полученными ранее по совокупностям экстерьерных и собственно черепных признаков (Лашкова, 2003 а, б). На долю первого фактора приходится 87,7% общей дисперсии, на долю второго и третьего – соответственно 3,6% и 2,3%. Факторные нагрузки приведены в таблице 1. Первая главная компонента может быть интерпретирована как статистическая модель фактора общих размеров мандибулы, а остальные – как показатели вариаций в форме. Роль этих последних в изменчивости нижней челюсти очень низка, и эта изменчивость сводится в первом приближении к пропорциональным изменениям. То, что изменчивость в значительной степени сводится к различию в размерах, особенно показательно, если учесть, что главные компоненты построены на основе корреляционной матрицы, то есть по стандартизированным данным (Дерябин, 1983).

Распределение видов лесных мышей в пространстве мандибулярных главных компонент (рис. 2, 3) не отличается принципиально от такового, полученного по экстерьерным и собственно краниометрическим признакам (Лашкова, 2003 а, б). Виды лесных мышей заметно отличаются по мандибулярным признакам. Лучше всего отграничиваются особи желтогорлой мыши, трех остальных видов – значительно хуже. Тем не менее очевидно, что нижнечелюстные признаки могут быть использованы для видовой диагностики наравне с экстерьерными и собственно краниометрическим.

Таким образом, форма нижней челюсти почти одинакова у разных видов лесных мышей, а отличаются эти виды в основном по размерам. Такой тип различий характерен для различных групп животных: достаточно часто животные разных видов одного рода отличаются по размерам, в то время как форма тела животных одного рода остается практически неизменной (Lemen,

Таблица 1. Нормализованные нагрузки на первые три фактора, выявленные в изменчивости мандибулярных признаков лесных мышей

Table 1. Normalized factor loadings of first three factors extracted from the set of wood mice mandibular characters

Признак	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
C1	–0,87	–0,29	0,27
C2	–0,94	–0,01	0,15
C3	–0,82	0,47	0,30
C4	–0,94	–0,03	0,09
C5	–0,96	–0,13	0,02
C6	–0,95	–0,19	–0,07
C7	–0,97	–0,17	–0,01
C8	–0,88	0,28	–0,20
C9	–0,96	0,03	0,00
C10	–0,95	0,03	–0,13
C11	–0,98	0,05	–0,11
C12	–0,96	0,00	–0,17
C13	–0,98	0,03	–0,09

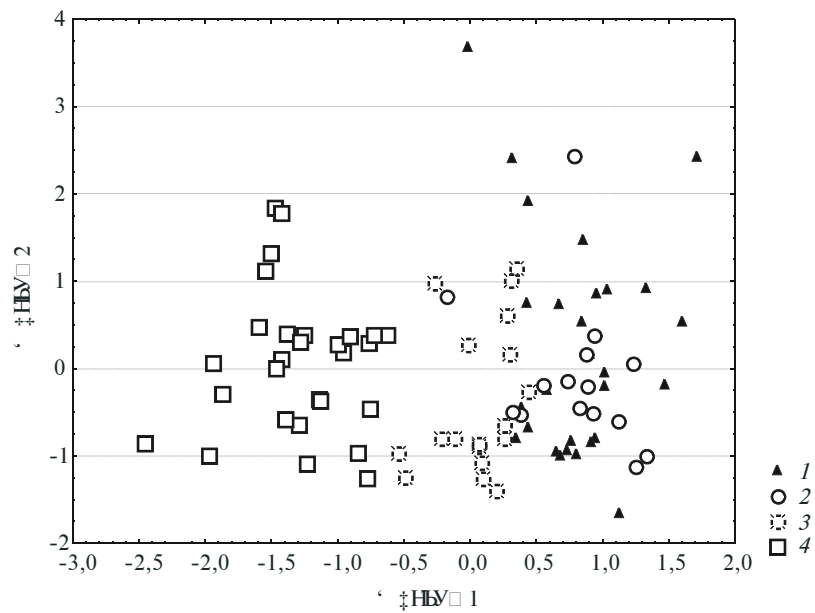


Рис. 2. Распределение особей лесных мышей в пространстве 1-го и 2-го факторов: 1 – *S. uralensis*; 2 – *S. arianus*; 3 – *S. sylvaticus*; 4 – *S. tauricus*.

Fig. 2. Scatterplot of factor scores computed for specimens of four wood mice species (PC1 versus PC2): 1 – *S. uralensis*; 2 – *S. arianus*; 3 – *S. sylvaticus*; 4 – *S. tauricus*.

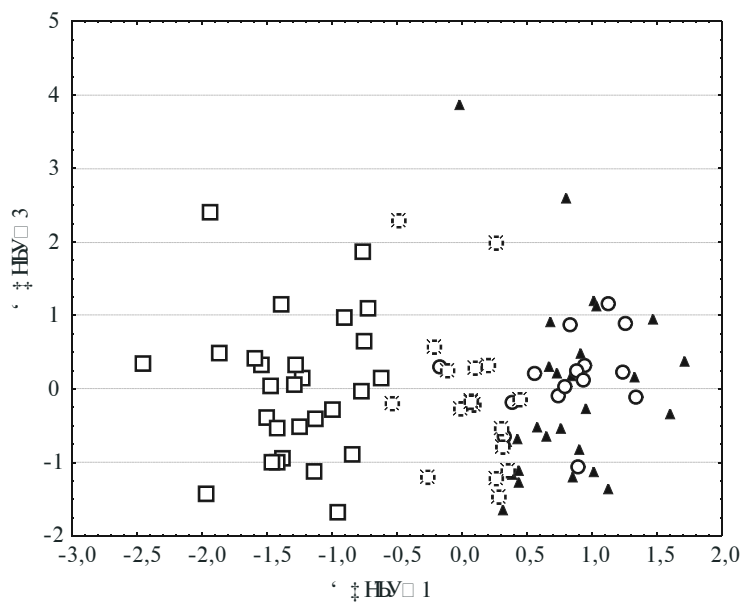


Рис. 3. Распределение особей лесных мышей в пространстве 1-го и 3-го факторов: 1 – *S. uralensis*; 2 – *S. arianus*; 3 – *S. sylvaticus*; 4 – *S. tauricus*.

Fig. 3. Scatterplot of factor scores computed for specimens of four wood mice species (PC1 versus PC3): 1 – *S. uralensis*; 2 – *S. arianus*; 3 – *S. sylvaticus*; 4 – *S. tauricus*.

Freeman, 1984; Dubois, 1988). Представление форм нижней челюсти четырех видов лесных мышей как результатов трансформации некоей условной усредненной формы (рис. 4–7) наглядно иллюстрирует результаты анализа главных компонент. Деформации, необходимые для того, чтобы преобразовать

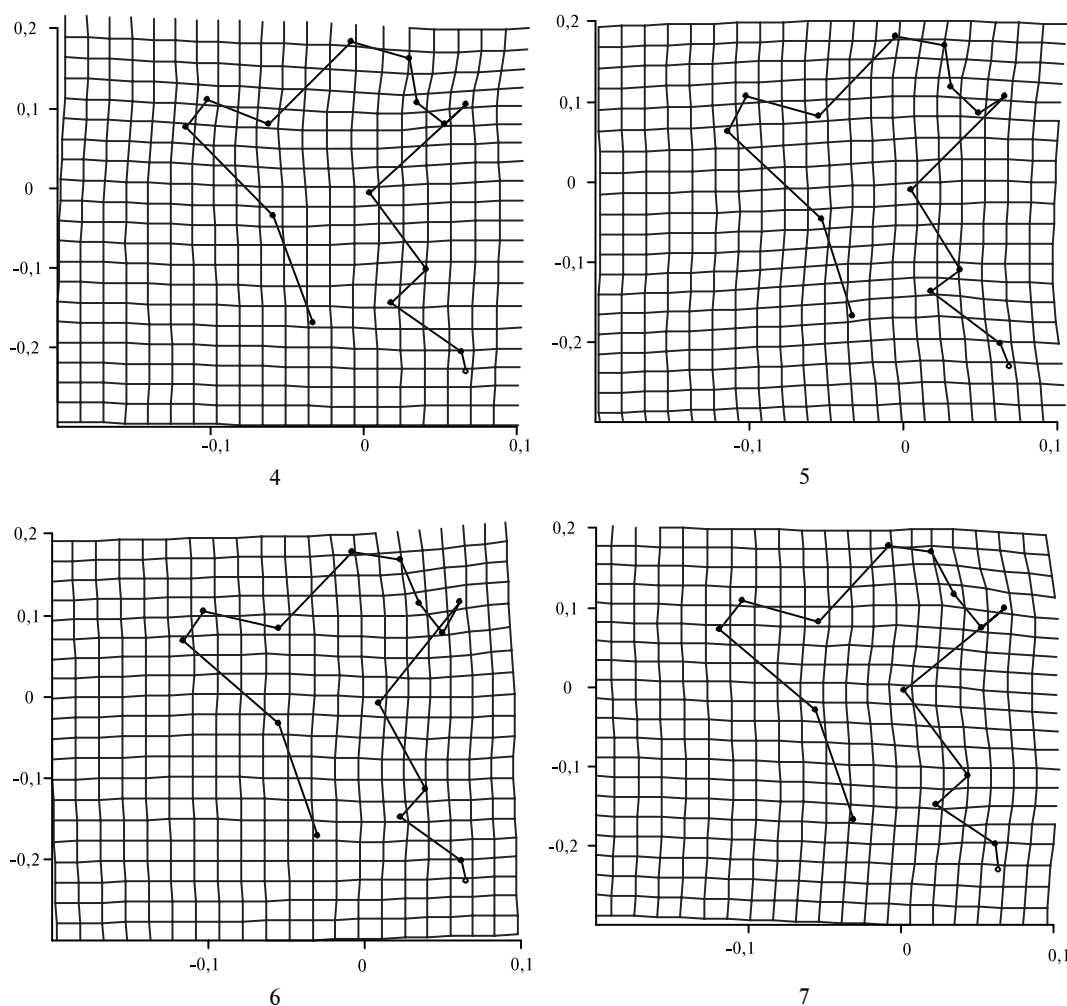


Рис. 4. Обобщенная форма нижней челюсти малой мыши (*S. uralensis*).

Fig. 4. Generalized shape of mandible in *S. uralensis*.

Рис. 5. Обобщенная форма нижней челюсти степной мыши (*S. arianus*).

Fig. 5. Generalized shape of mandible in *S. arianus*.

Рис. 6. Обобщенная форма нижней челюсти лесной мыши (*S. sylvaticus*).

Fig. 6. Generalized shape of mandible in *S. sylvaticus*.

Рис. 7. Обобщенная форма нижней челюсти желтогорлой мыши (*S. tauricus*).

Fig. 7. Generalized shape of mandible in *S. tauricus*.

усредненную форму в ту форму, которая характерна для любого из четырех видов, очень незначительны. Решетки, на которые нанесены контуры мандибул, почти не искривлены.

Количественное описание аллометрии в изменчивости мандибулярных признаков лесных мышей представлено в таблице 2. Аллометрические диспропорции выявлены для части признаков (для 6 из 13 у *S. uralensis*, одного для *S. arianus*, 6 для *S. sylvaticus* и 4 для *S. tauricus*), остальные признаки можно приближенно считать изометричными по отношению к мандибуле в целом. Сходные эффекты характерны и для черепа лесных мышей (Лашкова, 2002; Дзевеин, Лашкова, 2005). По значениям коэффициентов многомерной аллометрии три вида (*S. uralensis*, *S. sylvaticus* и *S. tauricus*) сходны между собой (RS

Таблица 2. Коэффициенты многомерной аллометрии количественных признаков лесных мышей четырех видов

Table 2. Multiple allometry coefficients for mandibular characters of four wood mice species

При- знак	Вид											
	<i>S. uralensis</i>			<i>S. arianus</i>			<i>S. sylvaticus</i>			<i>S. tauricus</i>		
	A	2,5%	97,5%	A	2,5%	97,5%	A	2,5%	97,5%	A	2,5%	97,5%
C1	3,63	2,44	7,69	1,00	-1,56	1,96	5,25	3,72	14,54	1,98	1,01	2,64
C2	0,44	-0,56	0,94	1,03	0,54	1,59	1,15	0,41	1,80	1,04	0,66	1,49
C3	0,34	-0,75	2,03	0,94	0,05	1,77	0,13	-2,59	0,85	0,75	0,39	1,27
C4	1,11	0,65	2,10	1,56	1,02	1,84	1,04	-0,33	2,74	1,03	0,82	1,29
C5	1,14	0,77	1,46	0,87	0,57	1,40	0,88	-2,97	1,66	1,29	0,93	1,58
C6	1,11	0,52	1,41	1,14	0,84	1,64	1,15	0,787	2,01	1,22	0,79	1,58
C7	1,14	0,66	1,44	0,85	0,57	1,46	1,21	0,72	2,02	1,22	0,87	1,57
C8	0,43	-0,28	0,84	0,62	-0,0003	1,08	-0,064	-0,97	0,51	0,97	0,67	1,39
C9	0,73	0,46	0,92	0,78	0,56	1,41	0,72	-0,62	1,66	0,56	0,44	0,79
C10	0,76	0,25	1,03	1,01	0,75	1,54	0,54	-1,08	1,10	0,68	0,41	1,07
C11	0,71	-0,12	0,94	1,07	0,77	1,36	0,20	-1,12	0,68	0,81	0,66	0,98
C12	0,73	-0,47	1,02	1,17	0,97	1,61	0,48	-0,66	0,90	0,75	0,005	1,14
C13	0,73	0,081	0,95	0,98	0,83	1,22	0,33	-0,61	0,82	0,70	0,52	0,84

Примечание. 2,5% и 97,5% – нижняя и верхняя границы 95%-ного доверительного интервала. Достоверные случаи положительной ($A > 1$) и отрицательной ($A < 1$) аллометрии выделены полужирным шрифтом.

принимает значения от 0,57 до 0,77; все они статистически достоверны как минимум на 5%-ного уровне значимости), а *S. arianus* заметно отличается от любого из них (значения RS не превышают 0,20, статистически недостоверны). Нет ясности, с чем связано это различие. Это может быть и артефакт, связанный с недостаточностью объема выборки, и проявление реально существующих особенностей многомерной изменчивости *S. arianus*.

Видовая диагностика

Как показали результаты (табл. 3), диагностические возможности признаков нижней челюсти лесных мышей не меньше, чем других краниометрических, дискриминантный анализ по которым был проведен нами ранее (Лашкова, Дзеверин, 2002; Лашкова и др., 2005).

Таблица 3. Сравнительная дискриминационная способность разных наборов промеров мандибулы взрослых особей четырех видов лесных мышей

Table 3. Comparative discriminant ability of various complexes of mandibular characters in wood mice

M	Q	Признаки	Доля правильно определенных особей					Λ	df1; df2	F	N
			SU	SA	SS	ST	Ср.				
1	13	C1–C13	96,4	46,7	94,4	100	88,8	0,05	39; 216	9,4	89
2	9	C2, C4–C6, C8–C11, C13	96,4	46,7	77,8	100	85,4	0,06	27; 225	14,1	89
3	7	C2, C4–C6, C8, C10, C12	96,4	40,0	88,9	100	86,5	0,08	21; 227	15,7	89
4	6	C2, C5, C6, C8, C10, C12	96,4	40,0	88,9	96,4	85,4	0,08	18; 226	18,3	89
5	6	C2, C5, C6, C8, C10, C12	100	—	88,9	96,4	96,0	0,08	12; 132	29,2	74
6	6	C2, C5, C6, C8, C10, C13	92,9	40,0	94,4	100	86,5	0,07	18; 226	20,5	89
7	6	C2, C5, C6, C8, C10, C13	100	—	100	100	100	0,06	12; 132	33,8	74

Примечание. Уровни значимости во всех случаях: $p < 0,0001$; M – номер модели; Q – количество признаков; SU – *S. uralensis*; SA – *S. arianus*; SS – *S. sylvaticus*; ST – *S. tauricus*; Ср. – средняя доля. Расшифровка остальных условных обозначений приведена в тексте.

Таблица 4. Классификационные функции для определения видовой принадлежности трех видов лесных мышей (малой, лесной, желтогорлой) по промерам нижней челюсти (модель 7, табл. 3)

Table 4. Classification functions for diagnostics of three wood mice species (*S. uralensis*, *S. sylvaticus*, *S. tauricus*) on mandibular characters (model 7 from table 3)

Признак	Функция 1 (<i>S. uralensis</i>)	Функция 3 (<i>S. sylvaticus</i>)	Функция 4 (<i>S. tauricus</i>)
C2	4,484	6,670	6,839
C5	0,205	−0,812	−0,035
C6	−0,799	0,250	−0,509
C8	2,879	1,816	1,516
C10	0,567	1,209	1,036
C13	3,637	3,483	4,420
Константа	−356,952	−411,530	−520,568

Таблица 5. Пример определения видовой принадлежности лесных мышей по промерам нижней челюсти (модель 7, табл. 3)

Table 5. An example of diagnostics of wood mice species from mandibular characters (model 7 from table 3)

Экз., №	Реальная видовая принадлежность	Классификационная функция			Видовая принадлежность, определенная по классификационным функциям
		1	3	4	
1	<i>S. uralensis</i>	364,38	358,19	345,36	<i>S. uralensis</i>
2	<i>S. uralensis</i>	370,36	359,74	346,45	<i>S. uralensis</i>
3	<i>S. tauricus</i>	502,40	511,20	516,58	<i>S. tauricus</i>
4	<i>S. arianus</i>	378,82	380,92	367,73	<i>S. sylvaticus</i>
5	<i>S. tauricus</i>	485,65	500,96	505,08	<i>S. tauricus</i>
6	<i>S. sylvaticus</i>	408,11	415,01	407,22	<i>S. sylvaticus</i>

При идентификации всех четырех видов наилучшей можно считать модель 1 (табл. 3) с использованием всех 13 признаков. Следует отметить, что, в отличие от анализа краниометрических и экстерьерных признаков, когда наилучшим образом диагностируются желтогорлая и лесная мыши, по промерам мандибулы больше всего правильных определений у той же желтогорлой и – малой мыши. Хорошая идентификация желтогорлой мыши, как и во всех других случаях, обеспечивается прежде всего за счет больших размеров.

При анализе только трех видов, за исключением степной мыши (модели 5 и 7 табл. 3), результаты еще лучше: во второй из них достигается 100% правильное определение всех трех видов при использовании всего 6 промеров. Такая высокая надежность определения позволяет рекомендовать использование данных моделей для установления видовой принадлежности, например, материала из погадок, который, как известно, часто бывает представлен нижними челюстями. В таблице 4 приведены классификационные функции 7-й модели.

В таблице 5 возможности классификационных функций 7-й модели показаны на примере идентификации шести произвольных экземпляров лесных мышей. Ни один из них не был использован ранее, при вычислении классификационных функций. Использование классификационных функций позволило правильно определить видовую принадлежность 5 экз. Единственный экземпляр *S. arianus* был включен в эту группу для проверки возможностей алгоритма. Он был определен как представитель весьма сходного с *S. arianus* вида – *S. sylvaticus*. Это нельзя считать ошибкой, поскольку возможность идентификации *S. arianus* в 7-й модели не была предусмотрена.

Мы благодарны И. Я. Павлинову за обсуждение статьи и полезные комментарии, В. М. Титарю за поиск компьютерных биоматематических программ и ценные рекомендации по их освоению, а также С. Ю. Морозову-Леонову за помощь в работе.

- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ : Подход с использованием ЭВМ : Пер. с англ. — М. : Мир, 1982. — 488 с.
- Дерябин В. Е. Многомерная биометрия для антропологов. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 227 с.
- Дзеверин И. И., Лашкова Е. И. Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей, *Sylvaemus* (Rodentia) // Журн. общ. биол. — 2005. — 66, № 3. — С. 258—272.
- Клекка У. Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ : Пер. с англ. — М. : Финансы и статистика, 1989. — С. 78—138.
- Лашкова О. І. Можлива роль гетерохронних трансформацій у формуванні міжвидових відмінностей у лісових мишей, *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) // Матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. «Проблеми вищої педагогічної освіти у світлі рішень II Всеукр. з'їзду працівників освіти і виступу Президента України Л. Д. Кучми». Ч. 2. — К. : НПУ ім. М. П. Драгоманова, 2002. — С. 220—223.
- Лашкова Е. И. Морфометрическая изменчивость лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae), фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2003 а. — 37, № 3. — С. 31—41.
- Лашкова Е. И. Лесные мыши *Sylvaemus* (Muridae) фауны Украины: распространение, морфометрическая изменчивость и идентификация : Дис. ... канд. биол. наук. — Киев : Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, 2003 б. — 243 с.
- Лашкова Е. И., Дзеверин И. И. Однотометрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2002. — 36, № 3. — С. 25—33.
- Лашкова Е. И., Межжерин С. В., Дзеверин И. И. Идентификация видов лесных мышей фауны Украины по экстерьерным и черепным признакам методами многомерного анализа // Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 3. — С. 23—28.
- Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестн. зоологии. — 1997. — № 4. — С. 29—41.
- Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. — 2002. — 63, № 6. — С. 473—493.
- Demeter A., Rácz G., Csorba G. Identification of house mice, *Mus musculus*, and mound-building mice, *M. spicilegus*, based on distance and landmark data // *Advances in Morphometrics* — New York : Plenum Press, 1996. — P. 359—369.
- Dubois A. Some comments on the genus concept in zoology // *Monit. Zool. Ital.* — 1988. — 22, N 1. — P. 27—44.
- Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution.* — 1985. — 39, N 4. — P. 783—791.
- Festing M. Mouse strain identification // *Nature.* — 1972. — 238, N 5363. — P. 351—352.
- Hammer Ø., Harper D. A. T. PAST, version 1.19. — 2004. — Program.
- Jolicoeur P. The multivariate generalization of the allometry equation // *Biometrics.* — 1963. — 19, N 3. — P. 497—499.
- Jolicoeur P. Principal components, factor analysis, and multivariate allometry: a small-sample direction test // *Biometrics.* — 1984. — 40. — P. 685—690.
- Klingenberg C. P., Leamy L. J. Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible // *Evolution.* — 2001. — 55, N 11. — P. 2342—2352.
- Lemen C. A., Freeman P. W. The genus: a macroevolutionary problem // *Evolution.* — 1984. — 38, N 6. — P. 1219—1237.
- Musser G. G., Brothers E. M., Carleton M. D., Hutterer R. Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus-Sylvaemus* problem // *Bonn. Zool. Beitr.* — 1996. — 46, H. 1—4. — S. 143—190.
- Rohlf F. J. TPSdig, version 1.31. — New York : State Univ. at Stony Brook, 2001. — Program.
- Scriven P. N., Bauchau V. The effect of hybridization on mandible morphology in an island population of the house mouse // *J. Zool., Lond.* — 1992. — 226, pt. 4. — P. 573—583.
- StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 6. — Tulsa (USA). — 2001. — Program.
- Thompson D. W. On growth and form: a new edition. — London ; New York ; Toronto ; Bombay ; Calcutta ; Madras : Cambridge Univ. Press, 1942. — VIII+1116 p. + 2 plates.