

УДК 599.35/.37

## ОСНОВНЫЕ ТРЕНДЫ В МОДИФИКАЦИИ ФОРМЫ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ *SOREX*, *NEOMYS* И *CROCIDURA*

Сергей С. Онищенко<sup>1,@1</sup>, Данила С. Костин<sup>2,@2</sup>

<sup>1</sup> Кемеровский государственный университет, Россия, 650000, г. Кемерово, ул. Красная, 6

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр-т, 33

@1 bios@kemsu.ru

@2 ds.kostin@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.09.2016.

Принята к печати 15.11.2016.

**Ключевые слова:** геометрическая морфометрия, нижняя челюсть, *Sorex*, *Neomys*, *Crociodura*.

**Аннотация:** В статье с помощью метода геометрической морфометрии анализируются основные направления изменчивости формы зубной кости и коренных зубов у палеарктических видов землероек и их популяций: *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. daphaenodon*, *S. isodon*, *S. roboratus*, *S. tundrensis*, *S. alpinus*, *S. asper*, *S. buchariensis*, *S. mirabilis*, *S. raddei*, *S. volnichini*, *S. unguiculatus*, *S. minutes*, *S. minutissimus*, *S. gracillimus*, *S. satunini*, *Neomys fodiens*, *Crociodura suaveolens*, *C. lasiura*, *C. leucodon*, *C. sibirica*. Установлено, что межродовые и межвидовые различия в форме зубной кости слабо выражены. Имеются три основных проявления в модификации формы зубной кости землероек: (1) высокий массивный прос. coronoidens и низкий короткий прос. condiloideus (горносибирские *S. araneus*, *S. daphaenodon*, *S. asper*, *S. raddei*); (2) низкий прос. coronoidens и длинный массивный прос. condiloideus (*S. roboratus*, *S. mirabilis*, *S. alpinus*, *S. unguiculatus* с острова Сахалин), группа «*minutus*», *N. fodiens*; (3) высокий массивный прос. coronoidens и отодвинутый назад прос. condiloideus (*Crociodura*, кроме *leucodon*). Показано, что все варианты позволяют достичь равный морфофункциональный эффект. Внутривидовая изменчивость формы челюсти сводится к её преобразованиям по одному из этих сценариев.

**Для цитирования:** Онищенко С. С., Костин Д. С. Основные тренды в модификации формы нижней челюсти палеарктических видов *Sorex*, *Neomys* и *Crociodura* // Вестник Кемеровского государственного университета. Серия: Биологические, технические науки и науки о Земле. 2017. № 1. С. 16 – 22.

### Введение

Землеройки родов *Sorex*, *Neomys* и *Crociodura* в Палеарктике представлены обширной группой видов, дающих ряды форм, обладающих разным ареалогическим статусом (от горных эндемиков до транспалеарктов), степенью выраженности внутривидового полиморфизма (от монодополитипичных) и экологической валентностью (от стено- до эврибиотных). Это предполагает наличие у разных групп и видов землероек определенного комплекса адаптаций, проявляющихся в том числе в морфофункциональных перестройках зубочелюстного аппарата, выражающихся в сопряженных изменениях формы черепа и зубной кости [1; 2]. Как итог, с одной стороны, преобразования краниологических структур фиксируются в виде межвидовых и/или межгрупповых различий, поэтому имеют таксономическое значение и традиционно служат одними из диагностических критериев видов или надвидовых группировок [3 – 9 и др.]. С другой стороны, имеется широкая количественная и качественная внутривидовая вариация тех же структур, что приводит к нивелировке межвидовых различий у габитуально близких широкоареальных и/или аллопатрических видов [4]. Как следствие, это осложняет идентификацию видов только по кранио- и одонтологическим признакам, а также поиск морфологической разнокачественности на межвидовом и/или внутривидовом уровнях, например, пара-

патрических хромосомных рас или аллопатрических «криптических» видов групп «*araneus*», «*caecutiens/schinto*», «*minutus*», «*cinereus*» у *Sorex*, а у *Crociodura* – «*suaveolens*», «*leucodon*», «*pergrisia*» [3; 10 – 16 и др.]. Такая ситуация, на наш взгляд, является отражением существования в эколого-эволюционной морфологии зубочелюстного аппарата землероек элементов дивергенции и конвергенции. Исходя из этого, с целью выделения основных трендов в модификации зубной кости землероек методом геометрической морфометрии исследуются вариации её формы и конфигурации зубного ряда у палеарктических видов родов *Sorex*, *Neomys* и *Crociodura*.

### Материал и методы

Материалом послужили образцы скелетов сеголетков землероек, хранящиеся в остеологических коллекциях КемГУ (г. Кемерово) и ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск). Исходя из того, что для широкоареальных видов свойственна выраженная географическая изменчивость, то для оценки диапазона изменчивости формы нижней челюсти по отношению к межвидовым и родовым различиям они представлены несколькими выборками. При их подборе учитывался не цитогенетический и/или таксономический статус популяций, а характер географической изменчивости конкретных видов [4; 7], позволяющий по возможности оценить крайние её проявления,

от морфометрически мелких до крупных географических форм. Ряд выборок, помимо этого, обладает и некоторыми другими особенностями. Так, *S. unguiculatus* представлен островной и материковой формами [17], *S. roboratus* с юго-восточного Алтая и высокогорных степей Восточных Саян маркируют мелкую со своеобразной конфигурацией промежуточных зубов форму неясного таксономического статуса [7], западносибирские и восточносибирские *S. daphaenodon* отличаются по пропорциям зубной кости [6], выборки *S. minutissimus* представляют «короткохвостую» мелкую и «длиннохвостую» крупную формы [18].

Всего было исследовано 533 экземпляра 22 видов (в скобках приводится шифр вида/выборки, используемый в иллюстрациях результатов анализа): *Sorex araneus* (Ar): Кемеровская обл. (Ar1) – 16 экз., Владимирская обл. (Ar2) – 10 экз., Новосибирская обл. (Ar3) – 16 экз., Тверская обл. (Ar4) – 15 экз., Австрия (Ar4) – 1 экз.; *S. caecutiens* (C): Кемеровская обл. (C1) – 16 экз., Калужская обл. (C2) – 15 экз., Магаданская обл. (C3) – 15 экз., Читинская обл. (C4) – 10 экз.; *S. daphaenodon* (D): Бурятия (D1) – 13 экз., Якутия (р. Колыма) (D2) – 9 экз., Монголия (Хангай) (D3) – 4 экз., Хабаровский край (D4) – 5 экз., Читинская обл. (D5) – 6 экз., Чукотка (п. Танюер) (D6) – 4 экз., Новосибирская обл. (D7) – 15 экз.; *S. isodon* (I): Бурятия (I1) – 14 экз., Приморский край (I2) – 14 экз., Новосибирская обл. (I3) – 14 экз., Магаданская обл. (I4) – 14 экз., Читинская обл. (I5) – 5 экз., Калужская обл. (I6) – 8 экз.; *S. roboratus* (R): Кемеровская обл. (R1) – 15 экз., Бурятия (R2) – 6 экз., Приморский край (R3) – 7 экз., Читинская обл. (R4) – 2 экз., Тува (R5) – 5 экз., юго-восточный Алтай (R6) – 16 экз.; *S. tundrensis* (T): Кемеровская обл. (Кузнецкая котловина) (T1) – 18 экз., юго-восточный Алтай (T2) – 15 экз., Бурятия (T3) – 10 экз., Магаданская обл. (T4) – 12 экз., Кемеровская обл. (высокогорья Кузнецкого Алатау) (T5) – 17 экз., Новосибирская обл. (T6) – 10 экз., п-ов Таймыр (T7) – 10 экз., Казахстан

(Карагандинская обл.) (T8) – 3 экз.; *S. alpinus* (Alp): Австрия, Stocheraner Anen – 3 экз.; *S. asper* (Asp): Заилийский Алатау – 9 экз.; *S. buchariensis* (Buch): Таджикистан, хр. Петра I – 7 экз.; *S. mirabilis* (Mir): Приморский край – 6 экз.; *S. raddei* (Rd): Армения – 5 экз.; *S. volnichini* (Vol): Кавказ – 10 экз.; *S. unguiculatus* (Ung): о. Сахалин (Ung1) – 6 экз., Приморский край (Ung2) – 10 экз.; *S. minutus* (Min): Кемеровская обл. – 20 экз.; *S. minutissimus* (Ms): Кемеровская обл. (Ms1) – 14 экз., Новосибирская обл. (Ms2) – 15 экз.; *S. gracillimus* (Gr): Приморский край – 5 экз.; *S. satunini* (Sat): Кабардино-Балкария – 4 экз.; *Neomys fodiens* (Fod): Кемеровская обл. – 11 экз.; *Crocidura suaveolens* (Suav): Калужская и Рязанская обл. – 6 экз.; *C. lasiura* (Las): Приморский край – 5 экз.; *C. leucodon* (Leuc): Казахстан и Туркмения – 10 экз.; *C. sibirica* (Sib): Кемеровская обл. – 19 экз.

Фотографические изображения лингвальной стороны нижней челюсти получены с помощью цифровой камеры Moticam 1000. Для описания формы челюсти было использовано 47 меток (рис. 1), расставленных с помощью электронного дигитайзера tpsDig2 [19]. Метка 1 отмечает крайнюю точку дуги альвеолы первого резца, метка 2 – anteriорный край переднего резца, метки 3, 5, 7 и 8, 10 и 11, 13 и 14 расставлялись на вершинах Pm<sub>1</sub>, Pm<sub>2</sub>, M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub>. Метки 4, 6, 9, 12 ставились на границе между двумя соседними зубами. Метка 15 отмечает постериорный край M<sub>3</sub>. Метка 16 находится на наиболее выступающей точке нижней суставной фасетки сочленовного отростка, метка 17 – в вершине перехода тела кости к угловому отростку. Метки 18 – 47 являются полуметками, расставленными по абрису венечного и верхней дуги сочленовного отростков. Хотя использование полуметок из-за их взаимной скореллированности несколько «занижает» изменчивость, но из-за отсутствия однозначно трактуемых мест расстановки меток, применимых для всего комплекса видов, иным способом детально описать форму восходящей ветви невозможно.

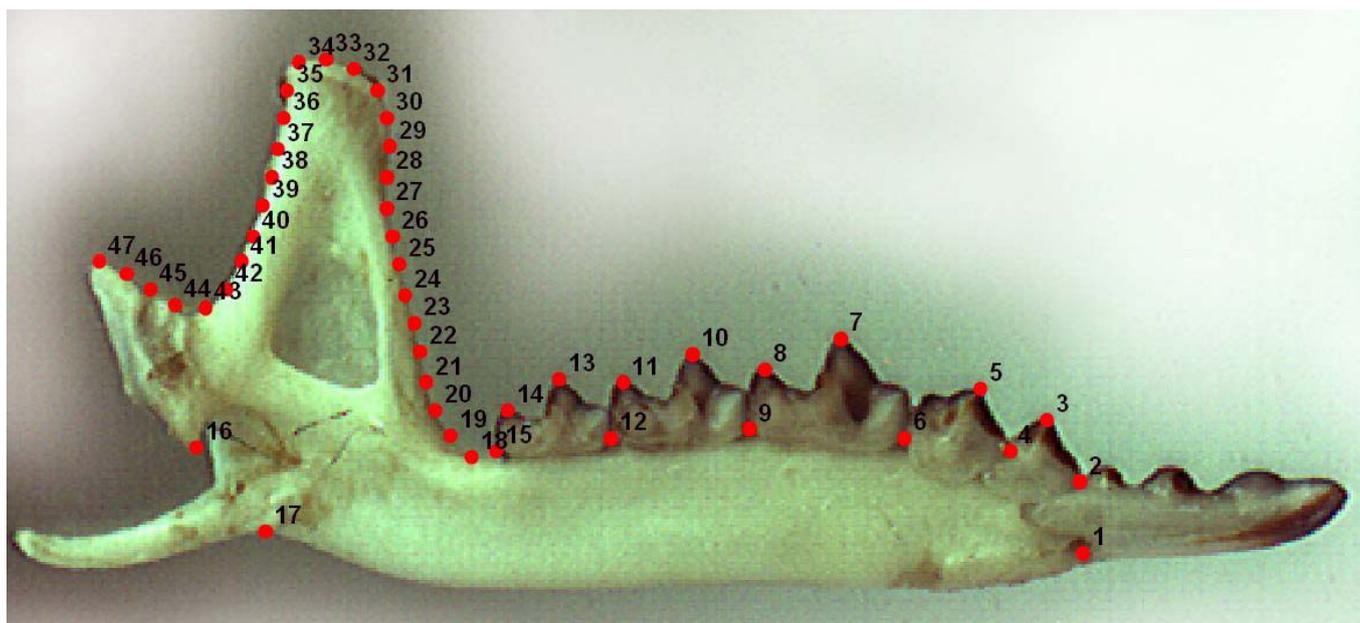


Рис. 1. Схема расстановки меток  
Fig. 1. Labeling scheme



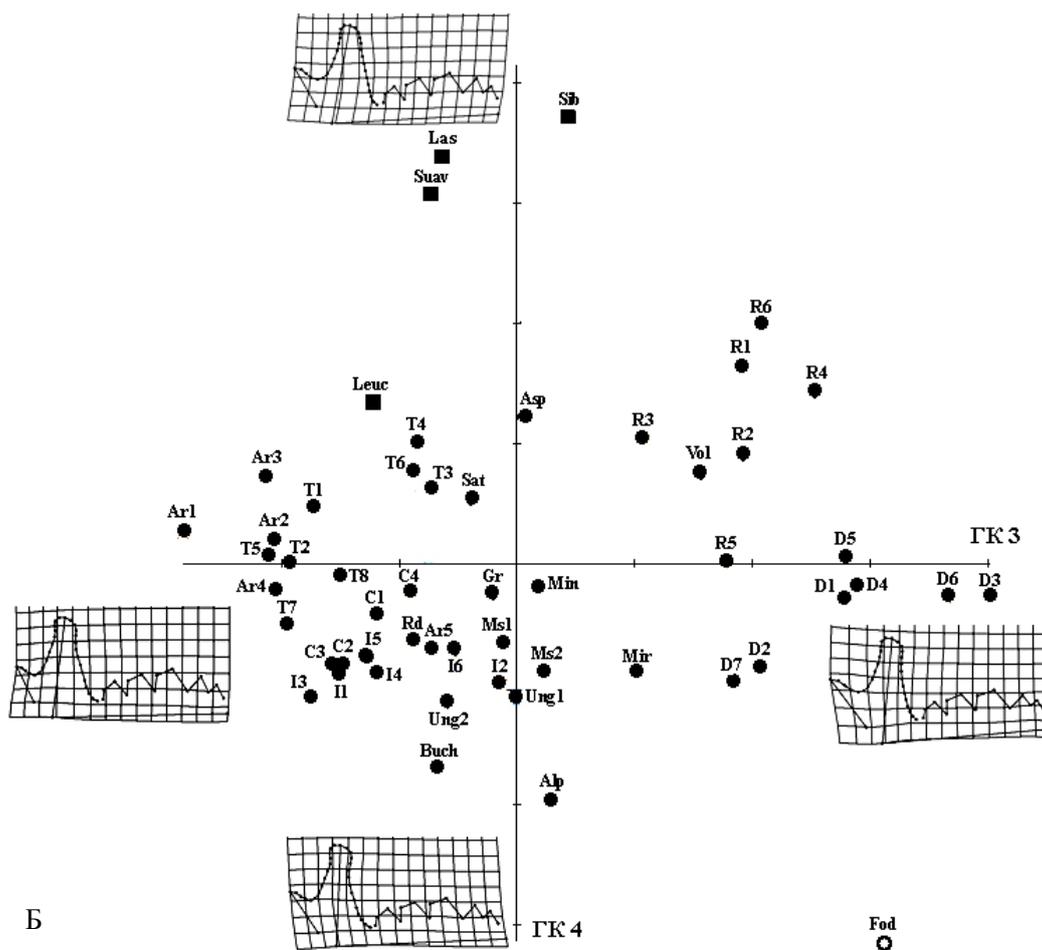


Рис. 2. Скаттер-диаграмма распределения выборок землероек в пространстве главных компонент (ГК), где А – 1 и 2 ГК, Б – 3 и 4 ГК. Условные обозначения выборок, см. текст  
 Fig. 2. Scatter diagram of sample distributions of shrews in the space of the principal components (PC), where A is PC1 vs. PC2, B is PC3 vs. PC4. For the symbols of the samples, see the text

Так, первая компонента (рис. 2 А) отражает тенденцию изменения высоты, массивности и наклона венечного отростка, ширины его вершины от *S. daphaenodon*, *S. raddei* и западносибирского *S. aganeus* к видам, форма челюсти которых характеризуется низким и отклоненным вперед венечным отростком, узкой и наклоненной вперед вершиной. Такая конфигурация челюсти характерна как для наиболее крупных *S. roboratus*, *S. mirabilis*, *S. alpinus* и особенно *N. fodiens*, так и мелких (группа видов «*minutus*») форм землероек. Вторая компонента, соответственно, характеризует собственно различия между ними, заключающиеся в меньшей или большей степени зауженности вершины венечного отростка и угла его наклона. Эти три группы выборок занимают в пространстве первых двух компонент достаточно обособленное положение. Следует также отметить, что имеется достаточно выраженная межпопуляционная вариация формы восходящей ветви зубной кости у таких широкоареальных видов, как *S. aganeus*, *S. isodon*, *S. tundrensis*, *S. saescutiens*, которая камуфлирует межвидовые различия. Третья компонента (рис. 2 Б) отражает вариации сочленовного отростка и относительной высоты зубного ряда к высоте венечного отростка, при этом крайние позиции занимают, с одной стороны, часть выборок *S. aganeus* и *S. tundrensis* (крупные зубы и умеренно развитый сочленовный отросток), а с другой – формы с низ-

кими зубами и оттянутым назад сочленовным отростком (*N. fodiens*, *S. roboratus*, *S. daphaenodon* из Монголии и Чукотки). Четвертая компонента характеризует межродовые различия, где менее всего отклоняются от эталонной конфигурации выборки *Sorex*. Сравнение решеток деформации показывает, что наиболее уклоняется от эталона группа видов *Crocidura* (кроме *S. leucodon*) и *N. fodiens*, которые различаются общей конфигурацией венечного отростка. У *Crocidura* он треугольный с округлой верхней кромкой без явно выраженного расширения верхней части и её наклона вперед, как это имеется у *Sorex* и *Neomys*. Как и в случае с 1 и 2 компонентами, размах географической изменчивости видов значителен и отражает разнонаправленный характер межпопуляционных вариаций формы челюсти без каких-либо четко выраженных тенденций, которые объяснялись бы с точки зрения принадлежности выборок к подвидовым формам, или их местоположениями, упорядоченными вдоль каких-либо воображаемых эколого-географических трансект, ориентированных или по сторонам света (север-юг, запад-восток), или по сменам зонально-азональных природных комплексов (равнина-горы, степь-лес).

Кластерный анализ позволил обобщить данные по относительным деформациям нижней челюсти (рис. 3). Совокупность выборок подразделяется на несколько групп, объединяющих наиболее крупные и мел-

кие формы *Sorex* и *Neomys*, виды р. *Crocidae*, комплекс «*daphaenodon-asper*», выборки крупных и среднеразмерных по габитусу видов *Sorex* (и их географические формы, и отражает указанные выше межгрупповые тренды в трансформациях формы челюсти. Последняя группа, если судить из характера распределения в скаттер-диаграммах, объединяет выборки, которые чаще всего

располагаются ближе к эталонной конфигурации нижней челюсти землероек. Отсутствие резко выраженного обособления выборок *Crocidae*, *Neomys* и *Sorex* друг от друга, а также близость географических выборок разных видов *Sorex* свидетельствует о наличии общих морфофункциональных модификаций нижней челюсти.

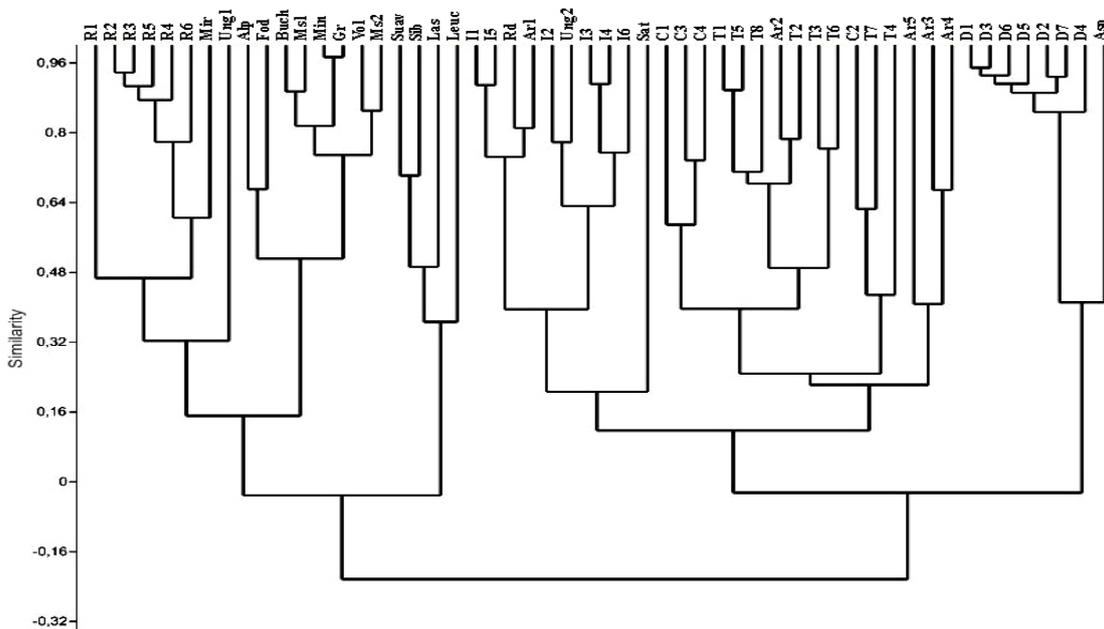


Рис. 3. Дендрограмма сходства формы нижней челюсти землероек. Условные обозначения выборок, см. текст  
 Fig. 3. Dendrogram showing results of cluster analysis of the shape of the mandibles of shrews. For the symbols of the samples, see the text

Результаты анализа вариаций формы зубной кости показывают, что вероятнее всего в трансформациях формы нижней челюсти отражается серия разнонаправленных преобразований, увязанных с габитуальными размерами видов, а менее – с филогенетической составляющей дивергенции. Как следствие, возникают конвергентные эффекты, приводящие к появлению определенного набора адаптивных морфотипов, спектр которых функционально ограничен у всех землероек общим планом строения зубной кости, мономорфизмом нижнего зубного ряда и сходным строением жевательной мускулатуры. При таких равных условиях решающее значение будут иметь изменения формы восходящей ветви за счет вариации относительной длины основных рычагов-отростков – сочленовного, где располагается точка подвижного соединения мандибулы и черепа, и венечного, где крепится мощный аддуктор – височная мускулатура, а также варьирование расстояния между ними за счет их разнесения всего лишь несколькими способами, которые позволяют достичь один и тот же морфофункциональный эффект:

1. Увеличение массивности венечного отростка и расширение его верхней части, при этом сочленовный отросток остается относительно коротким и низким к основанию челюсти. Такая форма зубной кости в крайних проявлениях характерна для *S. daphaenodon* (особенно западносибирских), *S. asper*, крупных горносибирских

*S. araneus*, *S. raddei*, причем у *S. daphaenodon* это сочетается с относительно невысокими зубами;

2. Увеличение массивности сочленовного отростка и его длины при одновременном уменьшении высоты венечного отростка и отклонением его вперед. Такой формой зубной кости обладают *S. roboratus*, *S. mirabilis*, *S. alpinus*, островная *S. unguiculatus*. Как усиление этой тенденции следует рассматривать наклон верхней части венечного отростка вперед, как у крайних по габитуальным размерам группы видов «*minutus*» и *N. fodiens*;

3. Промежуточный вариант, сочетающий оба пути, как у *C. sibirica*, *C. suaveolens*, *C. lasiura*. Как у первой группы видов, у этих белозубок массивный вертикально поставленный венечный отросток, но как у второй группы видов – сочленовный отросток резко отодвинут назад. У *C. leucodon* форма венечного отростка сопоставима с таковой у видов группы «*minutus*» и *N. fodiens*, что отличает её от других видов белозубок.

У *S. araneus*, *S. tundrensis*, *S. caecutiens*, *S. satunini*, *S. isodon* и их внутривидовых форм в меньшей степени выражены эти тренды, а географическая изменчивость формы нижней челюсти сводится к её преобразованиям по одному из этих сценариев с редкими случаями заметных отклонений от эталонной конфигурации. В итоге у них в большей степени проявляется сходство в форме челюсти, но особенно явно у морфометрически близких географических форм разных видов.

## Литература

1. Никольский В. С. Строение жевательного аппарата землероек (Soricidae) // Зоол. журн. 1983. № 7. Т. 62. С. 1077 – 1086.
2. Павлинов И. Я. Анализ изменчивости верхних промежуточных зубов у землероек-бурозубок (Mammalia: Sorex) методами геометрической морфометрии // Зоол. журн. 2004. № 7. Т. 83. С. 869 – 875.
3. Гуреев А. А. Насекомоядные. Ежи, кроты и землеройки (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae). Л.: Наука, 1979. 503 с.
4. Долгов В. А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ, 1985. 220 с.
5. Зайцев М. В. Видовой состав и вопросы систематики землероек-белозубок (Mammalia, Insectivora) фауны СССР // Вопросы систематики, фаунистики и палеонтологии мелких млекопитающих. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1991. Т. 243. С. 3 – 46.
6. Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: Изд-во АН СССР. 1957. 267 с.
7. Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука. 1989. 360 с.
8. Carraway L. N. Shrews (Eulipotyphla: Soricidae) of Mexico // Monographs of the Western North American Naturalist. 2007. Vol. 3. 91 p.
9. Junge J. A., Hoffmann R. S. An annotated key to the long-tailed shrews (genus *Sorex*) of the United States and Canada with notes on middle american *Sorex* // Occasional papers museum of natural history. Lawrence, Kansas. 1981. 48 p.
10. Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. 2002. № 6. Т. 63. С. 473 – 493.
11. Dokuchaev N. E., Ohdachi S., Abe H. Morphometric status of shrews of the *Sorex caecutiens/shinto* group in Japan // Mammal Study. 1999. Vol. 24. № 2. P. 67 – 78.
12. Hausser J., Catzeflis J. F., Meylan A., Vogel R. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora) // Acta zool. fenn. 1985. Vol. 170. P. 125 – 130.
13. Hutterer R. Order Soricomorpha // Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 3 ed. Vol. 1 / Edt. D. E. Wilson, D. M. Reeder. Baltimor: The Johns Hopkins University Press. 2005. P. 223 – 300.
14. Ohdachi S. D., Abe H., Oh H. S., Han S. H. Morphological relationships among populations in the *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae) in East Asia, with description of a new subspecies from Cheju Island, Korea // Mammalian Biology. 2005. Vol. 70. № 6. P. 345 – 358.
15. Polly D., Polyakov A., Ilyaschenko V., Onischenko S., White T., Bulatova N., Pavlova S., Borodin P., Searle J. Phenotypic Variation across Chromosomal Hybrid Zones of the Common Shrew (*Sorex araneus*) Indicates Reduced Gene Flow // PLoS ONE. 2013. Vol. 8. № 7. P.e. 67455. doi:10.1371/journal.pone.0067455.
16. Polyakov A. V., Onischenko S. S., Ilyaschenko V. B., Searle J. B., Borodin P. M. Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of *Sorex araneus* in a zone of parapatry // Acta theriologica. 2002. Vol. 47. № 4. P. 381 – 387.
17. Нестеренко В. А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 172 с.
18. Ильяшенко В. Б., Онищенко С. С. Морфологическая неоднородность крошечной бурозубки (*Sorex minutissimus*) в Западной Сибири // Зоол. журн. 2003. № 12. Т. 82. С. 1487 – 1497.
19. Rohlf F. J. TPSdig2, version 2.16. N.Y.: State University at Stony Brook, 2010. program.
20. Bookstein F. L., Rohlf F. J. Higher order features of shape // Proceedings of the Michigan morphometric workshop. Ann Arbor. Michigan: Univ. Michigan Mus. Zool., Spec. Publ. 1990. № 2. P. 237 – 250.
21. Rohlf F. J. TPSrelw, version 1.49. N.Y.: State University at Stony Brook, 2010. program.
22. Hammer O. PAST version 2.12.: Paleontological Statistic software package for education and data analysis. 2011. Пе-жим доступа: <http://folk.uio.no/ohammer/past>

## THE MAIN TRENDS IN THE MODIFICATION OF THE SHAPE OF THE MANDIBLE IN PALAEARCTIC SPECIES OF *SOREX*, *NEOMYS* AND *CROCIDURA*

Sergei S. Onishchenko<sup>1, @1</sup>, Danila S. Kostin<sup>2, @2</sup>

<sup>1</sup> Kemerovo State University, 6, Krasnaya St., Kemerovo, Russia, 650000

<sup>2</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 33, Leninsky Ave., Moscow, Russia, Russia, 119071

@1 bios@kemsu.ru

@2 ds.kostin@yandex.ru

Received 21.09.2016.

Accepted 15.11.2016.

**Keywords:** geometric morphometry, mandible, *Sorex*, *Neomys*, *Crocidura*.

**Abstract:** By using the method of geometric morphometry, the article analyses the main directions of shape variability of dentale and lower molars in Palearctic shrews: *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. daphaenodon*, *S. isodon*, *S. roboratus*, *S. tundrensis*, *S. alpinus*, *S. asper*, *S. buchariensis*, *S. mirabilis*, *S. raddei*, *S. volnichini*, *S. unguiculatus*, *S. minutes*, *S. minutissimus*, *S. gracillimus*, *S. satunini*, *Neomys fodiens*, *Crocidura suaveolens*, *C. lasiura*, *C. leucodon*, *C. sibirica*. It is established that intergenus and interspecies differences are poorly expressed in the shape of a dentale. There are three major ways of modifying

the shapes of dentale in shrews: (i) massive high proc. coronoidens and low short proc. condiloideus (*S. araneus* from Altai mountains, *S. daphaenodon*, *S. asper*, *S. raddei*) (ii) low proc. coronoidens and long massive proc. condiloideus (*S. roboratus*, *S. mirabilis*, *S. alpinus*, *S. unguiculatus* of Sakhalin island, «minutes», *N. fodiens*) (iii) high massive proc. coronoidens and push back proc. condiloideus (*Crociodura* except *leucodon*). It is shown that all the variants help to achieve equal morphological and functional effect. Intraspecies variation of the shape of the mandible is reduced to its transformation in according to one of the scenarios mentioned above.

**For citation:** Onishchenko S. S., Kostin D. S. Osnovnye trendy v modifikatsii formy nizhnei cheliusti palearkticheskikh vidov *Sorex*, *Neomys* i *Crociodura* [The Main Trends in the Modification of the Shape of the Mandible in Palaearctic Species of *Sorex*, *Neomys* and *Crociodura*]. *Bulletin of Kemerovo State University. Series: Biological, Engineering and Earth Sciences*, no. 1 (2017): 16 – 22.

#### Reference

1. Nikol'skii V. S. Stroenie zhevatel'nogo apparata zemleroek (Soricidae) [The structure of masticatory apparatus of shrews (Soricidae)]. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*, 62, no. 7 (1983): 1077 – 1086.
2. Pavlinov I. Ia. Analiz izmenchivosti verkhnikh promezhutochnykh zubov u zemleroek-burozubok (Mammalia: *Sorex*) metodami geometricheskoi morfometrii [Analysis of variation of the upper antemolars in the brown-toothed shrews (Mammalia: *Sorex*) by means of geometric morphometrics]. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*, 83, no. 7 (2004): 869 – 875.
3. Gureev A. A. *Nasekomoiadnye. Ezhi, kroti i zemleroiki (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae)* [Insectivora. Hedgehogs, moles and shrews (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae)]. Leningrad: Nauka, 1979, 503.
4. Dolgov V. A. *Burozubki Starogo Sveta* [Shrew of the Old World]. Moscow: Izd-vo MGU, 1985, 220.
5. Zaitsev M. V. Vidovoi sostav i voprosy sistematiki zemleroek-belozubok (Mammalia, Insectivora) fauny SSSR [Species composition and questions of the systematics of white-toothed shrews (Mammalia, Insectivora) of the fauna of the USSR]. *Voprosy sistematiki, faunistiki i paleontologii melkikh mlekopitaiushchikh. Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Questions of systematics, faunistics and paleontology of small mammals. Proc. Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences]. Leningrad: Nauka, vol. 243 (1991): 3 – 46.
6. Stroganov S. U. *Zveri Sibiri. Nasekomoiadnye* [Animals of Siberia. Insectivorous]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1957, 267.
7. Iudin B. S. *Nasekomoiadnye mlekopitaiushchie Sibiri* [Insectivorous mammals of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1989, 360.
8. Carraway L. N. Shrews (Eulipotyphla: Soricidae) of Mexico. *Monographs of the Western North American Naturalist*. Vol. 3 (2007): 91.
9. Junge J. A., Hoffmann R. S. An annotated key to the long-tailed shrews (genus *Sorex*) of the United States and Canada with notes on middle american *Sorex*. *Occasional papers museum of natural history*. Lawrence, Kansas, 1981, 48.
10. Pavlinov I. Ia., Mikeshina N. G. Printsipy i metody geometricheskoi morfometrii [Principles and Methods of Geometric Morphometrics]. *Zhurnal obshchei biologii = Journal of General biology*, 63, no. 6 (2002): 473 – 493.
11. Dokuchaev N. E., Ohdachi S., Abe H. Morphometric status of shrews of the *Sorex caecutiens/shinto* group in Japan. *Mammal Study*, 24, no. 2 (1999): 67 – 78.
12. Hausser J., Catzeflis J. F., Meylan A., Vogel R. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora). *Acta zool. fenn.*, vol. 170 (1985): 125 – 130.
13. Hutterer R. Order Soricomorpha. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3 ed. Vol. 1 / Edt. D. E. Wilson, D. M. Reeder. Baltimor: The Johns Hopkins University Press, 2005, 223 – 300.
14. Ohdachi S. D., Abe H., Oh H. S., Han S. H. Morphological relationships among populations in the *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae) in East Asia, with description of a new subspecies from Cheju Island, Korea, *Mammalian Biology*, 70, no. 6 (2005): 345 – 358.
15. Polly D., Polyakov A., Ilyaschenko V., Onishchenko S., White T., Bulatova N., Pavlova S., Borodin P., Searle J. Phenotypic Variation across Chromosomal Hybrid Zones of the Common Shrew (*Sorex araneus*) Indicates Reduced Gene Flow. *PLoS ONE*, 8(7) (2013): e67455. doi:10.1371/journal.pone.0067455.
16. Polyakov A. V., Onishchenko S. S., Ilyaschenko V. B., Searle J. B., Borodin P. M. Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of *Sorex araneus* in a zone of parapatry. *Acta theriologica*, 47, no. 4 (2002): 381 – 387.
17. Nesterenko V. A. *Nasekomoiadnye iuga Dal'nego Vostoka i ikh soobshchestva* [Insectivorous of the southern Far East and their community]. Vladivostok: Dal'nauka, 1999, 172.
18. Il'yashenko V. B., Onishchenko S. S. Morfologicheskaya neodnorodnost' kroshechnoi burozubki (*Sorex minutissimus*) v Zapadnoi Sibiri [Variability of least shrew *Sorex minutissimus* morphology in Western Siberia]. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*, 82, no. 12 (2003): 1487 – 1497.
19. Rohlf F. J. *TPSdig2, version 2.16*. N.Y.: State University at Stony Brook, 2010. program.
20. Bookstein F. L., Rohlf F. J. Higher order features of shape. *Proceedings of the Michigan morphometric workshop*. Ann Arbor. Michigan: Univ. Michigan Mus. Zool., Spec. Publ., no. 2 (1990): 237 – 250.
21. Rohlf F. J. *TPSrelw, version 1.49*. N.Y.: State University at Stony Brook, 2010. program.
22. Hammer O. *PAST version 2.12.: Paleontological Statistic software package for education and data analysis*. 2011. Available at: <http://folk.uio.no/ohammer/past>