

На правах рукописи



ГУСЕВ
АЛЕКСАНДР ЕВГЕНЬЕВИЧ

**ПИЩУХОВЫЕ (MAMMALIA: OSCHOTONIDAE) ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА
РОССИИ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ**

1.5.12. Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2024 г.

Работа выполнена в лаборатории териологии ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Тиунов Михаил Петрович

Официальные оппоненты:

Аверьянов Александр Олегович
доктор биологических наук, профессор
РАН, ФГБУН «Зоологический институт»
РАН, главный научный сотрудник
лаборатории териологии

Серёдкин Иван Владимирович
кандидат биологических наук, доцент,
ФГБУН «Тихоокеанский институт
географии» ДВО РАН, ведущий научный
сотрудник лаборатории экологии и охраны
животных

Ведущая организация:

ФГБУН «Институт экологии растений и
животных» УрО РАН, г. Екатеринбург

Защита состоится 30 октября 2024 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.253.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159.

Факс: (423) 2310-193. E-mail: info@biosoil.ru.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центрально научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru>.

Автореферат разослан «___» _____ 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Елена Михайловна Саенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Фауна мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена в палеарктической части Восточной Азии изучена довольно фрагментарно – находки млекопитающих присутствуют не во всех местонахождениях и, как правило, представлены немногочисленным материалом. Наиболее многочисленные находки сделаны на территории Китая [Jin, Kawamura, 1996; Zhang, Kawamura, 2008; Jin et al., 2021] и Японии [Kawamura, 1988, 1989]. Имеются сборы и с Корейского полуострова [Park, 1988; Choe et al., 2020].

Палеонтологический материал по пищуховым, полученный на территории юга Дальнего Востока России до 2004 г., весьма немногочислен. Все найденные костные остатки были отнесены к северной пищухе [Оводов, 1977; Алексеева, Голенищев, 1986; Алексеева, 1986, 2020]. В 2004–2008 гг. при проведении раскопок в пещере-колодце Медвежий Клык были собраны десятки тысяч костных остатков земноводных, пресмыкающихся, птиц, крупных и мелких млекопитающих, в том числе содержащих и остатки пищух [Панасенко, Тиунов, 2010]. Все эти остатки были также определены как принадлежащие остаткам северной пищухи *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 [Громов, Ербаева, 1995; Панасенко, Тиунов, 2010].

За последние десятилетия из рыхлых терригенно-карбонатных и глинистых отложений пещер юга Дальнего Востока России были извлечены десятки тысяч костных остатков позднеплейстоценовых и голоценовых млекопитающих.

Необходимо отметить, что в пещерных отложениях ископаемые остатки пищух чаще всего представлены в виде обломков скелета, челюстей или изолированных зубов, что значительно ограничивает число признаков, которые можно использовать для видовой идентификации. Большой проблемой является и отсутствие работ, посвященных изучению индивидуальной изменчивости строения зубов северной пищухи, – единственного современного вида, обитающего на Дальнем Востоке России. Отсутствие подобных сведений зачастую не позволяет понять, имеем ли мы дело с признаками ископаемого вида или с хронологической изменчивостью уже известного современного вида.

Актуальность темы. Исследования палеосообществ в настоящее время становятся все более важными, а динамика этих сообществ и пространственные колебания во время и между глобальными и региональными экологическими кризисами стали широко использоваться для прогнозирования состояния современных сообществ. Пищуховые также могут служить богатым источником для анализа биотических реакций, включая изменения морфометрических признаков. Интенсивные палеонтологические исследования юга Дальнего Востока России последних двух десятилетий позволили собрать значительный голоценовый и позднеплейстоценовый ископаемый материал по мелким млекопитающим [Тиунов, 2022], в том числе и по пищуховым. В связи с этим появилась насущная необходимость точной идентификации вновь поступающего материала по ископаемым пищуховым и ревизия уже ранее собранного материала. Исследование ископаемых остатков пищуховых является чрезвычайно актуальным как для реконструкции истории палеарктической фауны этого семейства, так и для восполнения пробелов в наших представлениях о позднеплейстоцен-голоценовой фауне региона в целом. Учитывая также увеличивающееся количество находок северной пищухи в ископаемом состоянии, возникает настоятельная необходимость проведения анализа изменчивости формы жевательной поверхности наиболее информативного третьего нижнего предкоренного зуба [Ербаева, 1988; Лисовский, 2000; Lopez-Martinez, 1986; Sen, 1998; Erbajeva, Zheng 2005; Čermák et al., 2006; Fostowicz-Frelik, 2008], прежде всего у современных

представителей этого вида. Знание особенностей изменчивости этого зуба позволяет значительно облегчить идентификацию ископаемого материала, так как от этого в значительной степени зависит точность реконструкции прошлой природной обстановки региона.

Целью данной работы является выяснение морфологического и таксономического разнообразия позднеплейстоцен-голоценовых пищуховых юга Дальнего Востока России и особенностей их обитания в это время. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить пространственную и временную изменчивость формы жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба у северной пищухи.
2. Выявить видовой состав пищуховых позднего плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока России.
3. Выяснить особенности распространения и обитания пищуховых в позднем плейстоцене и голоцене на юге Дальнего Востока.

Научная новизна. Впервые проанализирована изменчивость формы окклюзионной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба северной пищухи и разработана методика морфологической классификации для этого зуба. Впервые получены сведения о составе четвертичной фауны пищуховых юга Дальнего Востока России в интервале поздний плейстоцен – голоцен. Описан новый ископаемый род пищуховых – *Tonomochota* Tiunov et Gusev, 2021 и четыре новых вида: *T. khasanensis* Tiunov et Gusev, 2021; *T. sikhotana* Tiunov et Gusev, 2021; *T. major* Tiunov et Gusev, 2021 и *T. khangonica* Gusev et Tiunov, 2023.

Теоретическое и практическое значение. По результатам полевых работ собран и введен в научный оборот оригинальный ископаемый материал по пищуховым юга Дальнего Востока России. Полученные данные в комплексе с данными по другим животным могут быть использованы при реконструкции изменений климата и ландшафтов плейстоцена и голоцена Дальнего Востока России. Полученные результаты важны для лучшего понимания основных этапов эволюционного развития пищуховых в Палеарктике в течение четвертичного периода.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Предложено использование классификационной морфологической таблицы окклюзионной поверхности третьего нижнего премоляра, построенной для северной пищухи, при изучении изменчивости этого зуба и у других морфологически сходных видов пищуховых.

2. Остатки ископаемых пищуховых могут использоваться при реконструкции изменений климата и ландшафтов плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока России.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на конференции-конкурсе молодых ученых ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток (2018); на международной конференции «Quaternary Stratigraphy – palaeoenvironment and humans in Eurasia», Wrocław, Poland (2021); на конференции с международным участием "Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии" (XI Съезд Териологического общества при РАН), г. Москва (2022).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе 3 из них в журналах из списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов списка литературы и приложения. Работа изложена на 114 страницах, содержит 7 таблиц и иллюстрирована 50 рисунками. Список литературы насчитывает 137 наименований, из которых 61 на иностранном языке.

Благодарности. Автор искренне признателен А. А. Гладченкову, А. В. Демину, П. С. Панину, М. А. Винокуровой за помощь в осуществлении раскопок в пещерах, сборе ископаемого материала и его первичной обработке; директору национального парка «Земля Леопарда» В. В. Бардюк и к.б.н. Ю. А. Дарману за предоставленную возможность проведения палеонтологических работ на территории национального парка; к.б.н. А. А. Лисовскому, В. С. Лебедеву и к.б.н. Н. Н. Спасской за предоставленную возможность работы с коллекциями современного материала по северной пищеухе; научному руководителю д.б.н., проф. М. П. Тиуну за всестороннюю помощь в работе.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

На основании литературных данных приводится краткий обзор семейства пищеуховых (*Ochotonidae* Thomas, 1897). В главе содержится информация о систематике этой группы мелких млекопитающих, их распространении, поведении, морфологии зубной системы, исследованиях и палеонтологических находках.

Глава 2. Местонахождения ископаемой фауны на юге Дальнего Востока России

В главе приводятся краткие описания пяти местонахождений ископаемой фауны; описание мест раскопа; радиоуглеродные данные ископаемого материала (рис. 1).

Пещера Коридорная – южная часть Помпеевского хребта, на правом берегу р. Столбуха (48°00' с.ш., 130°59' в.д.). Возраст отложений: > 49435 л. н. (пястная кость козули, глубина 110–120 см, слой 3, IGANAMS–7598) [Voyta et al., 2021]; > 50000 тыс. лет назад (фрагмент кости лошади, глубина 160–170 см, слой 4 [Kusliy et al., 2020]).

Пещера Тетюхинская – средний Сихотэ-Алинь (44° 35' с.ш., 135° 36' в.д.). Возраст отложений: 39874 ± 133 л. н. (изолированный зуб гималайского медведя, шурф II, глубина 40–50 см, слой 3, NSK–850, UGAMS–21786) [Kosintsev et al., 2016]; 37673 ± 950 л. н. (зуб носорога, шурф I, глубина 50–60 см, слой 3, NSKA–851); 20215 ± 1000 л. н. (кости млекопитающих, слой 3, SPb–1057) [Osipova et al., 2022].

Пещера Перспективная – южная часть Михайловского района в скальном выходе известняка на левом берегу р. Левая Илистая (43°39'820" с.ш., 132°43'645" в.д.). Возраст отложений: 17510 ± 60 л. н. (21136 ± 120) (лопатка белой куропатки, шурф 2, глубина 20–30 см, Beta–660121); 18550 ± 60 л. н. (22442 ± 73) (лопатка белой куропатки, шурф 2, глубина 40–50 см, Beta–660120); 6400 ± 25 л. н. (7321 ± 51) (зуб человека, шурф 3, глубина 0–5 см, BA231397).

Пещера Сухая – северо-западная часть Маньчжуро-Корейского хребта (43°09' с.ш., 131°28' в.д.). Возраст отложений: 24440 ± 90 л.н., NUTA2-1527; 25570 ± 90 л. н., NUTA2-1529; 48400 ± 1700 л. н., UCIAMS–211763; 51300 ± 2500 л. н., UCIAMS–211762 [Косинцев и др., 2020; Tiunov, Gimranov, 2020].

Пещера Медвежий Клык – хребет Лозовый (Чандалаз) (43°01.72' с.ш., 133°01.38' в.д.). Возраст отложений: > 44630 л. н., слой 13, AA–98291; 20410–19410 л. н., AA–90673 и 13950–13490 л. н., AA–98290, слой 11, нижняя часть; 39540–35210 л. н., AA–90672 и > 44170 л. н., AA–98289, слой 11, верхняя часть; 11260–10790 л. н., AA–90670 и 14250–13760 л. н., ГИН–13479, слой 7; 5910–5730 л. н., слой 5, AA–90669; 2300–2000 л. н., слой 3, AA–90668 [Панасенко, Тиун, 2010; Omelko et al., 2020].

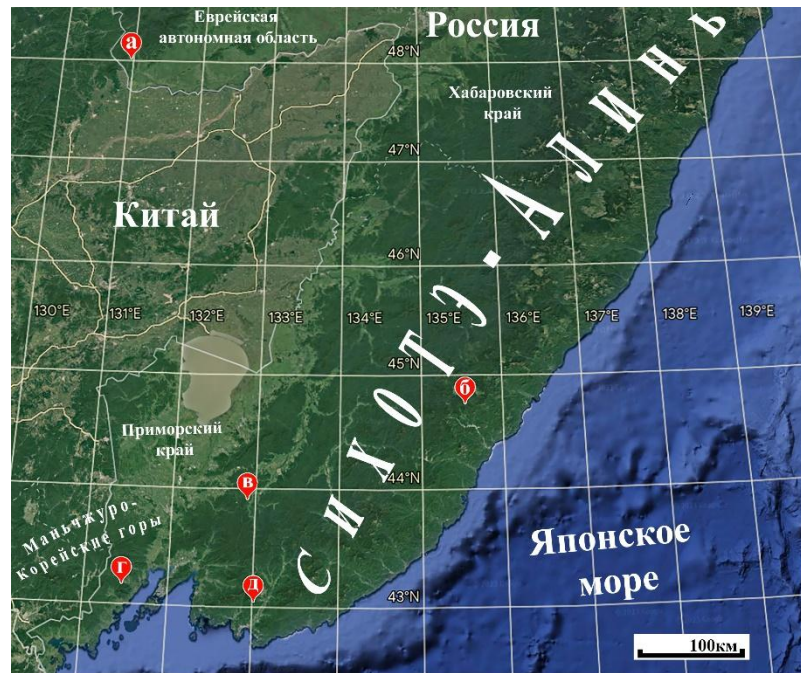


Рис. 1. Местонахождения пещер Коридорная (а), Тетюхинская (б), Перспективная (в), Сухая (г), Медвежий Клык (д).

Глава 3. Материалы и методы

3.1. Современный материал

Для определения и сравнения ископаемых остатков в работе использовали материалы по современной северной пищухе *Ochotona hyperborea* из коллекций Зоологического музея МГУ (Москва) и ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (Владивосток). Всего было исследовано 523 зуба верхней и нижней челюстей из 50 выборок 10 географических регионов: Камчатка (n=28), Чукотка (n=68), Полярный Урал (n=4), Якутия (n=15), Амурская область (n=146), Забайкалье (n=26), Тува (n=11), Хабаровский край (n=170), Приморский край (n=43), о. Сахалин (n=18) (рис. 2).

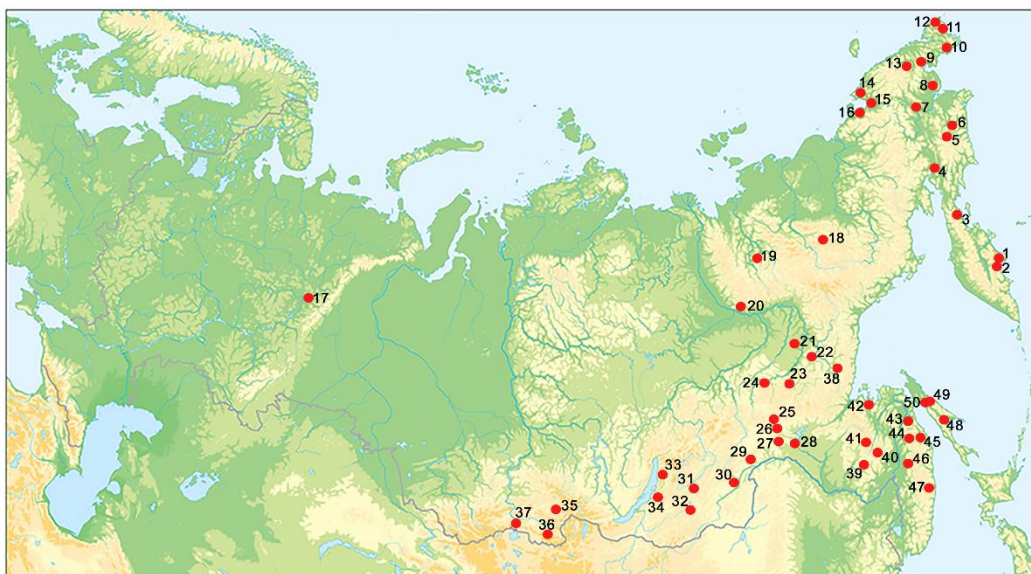


Рис. 2. Места отлова 1–50 коллекционного материала современной северной пищухи.

3.2. Палеонтологический материал

При проведении раскопок грунт снимали условными горизонтами по 10 см. Весь извлеченный материал был промыт на ситах с ячейей в 1 мм и высушен на открытом воздухе. Разбор промытого концентрата осуществлялся в лаборатории. Все собранные ископаемые материалы в настоящее время хранятся в коллекции лаборатории териологии Федерального научного центра Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Всего определено и использовано в работе 348 ископаемых костных остатков, в представленных в основном изолированными зубами нижней и верхней челюсти.

3.3. Сбор палеонтологического материала

При проведении раскопок грунт снимался условными горизонтами по 10 см. Весь извлеченный материал был промыт на ситах с ячейей в 1 мм и высушен на открытом воздухе. Разбор промытого концентрата осуществлялся в лаборатории.

3.4. Анализ окклюзионной поверхности премоляров и моляров

При описании окклюзионной поверхности зубов использовали терминологию из работ Лопеза-Мартинеса [Lopez-Martnez, 1986], Фостович-Фрейлик [Fostowicz-Frelik, 2008] и Чермака [Cermak, 2009] (рис. 3). Все промеры зубов даны в миллиметрах. Фотографии ископаемых зубов были получены с помощью стереомикроскопа SteREO Discovery.V12 и программного обеспечения AxioVision Rel. 4.8 и CZBatch (Центр коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН).

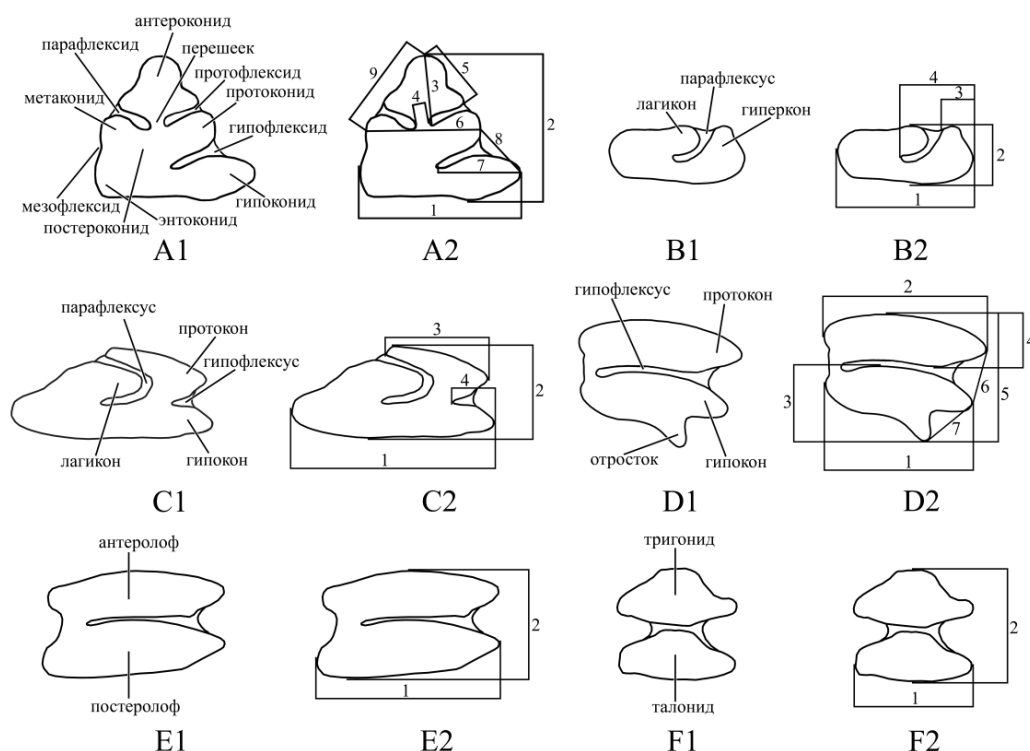


Рис. 3. Окклюзионная поверхность P_3 (A1), P^2 (B1), P^3 (C1), M^2 (D1), P^4 (E1), M_2 (F1). Проведенные измерения: (A2) 1 – ширина зуба; 2 – длина зуба; 3 – длина антероконида; 4 – ширина перешейка, соединяющего антероконид и постероконид; 5 – расстояние между наиболее назальной и лабиальной точками на антерокониде; 6 – расстояние от метаконида до протокониде; 7 – расстояние между самой лабиальной точкой гипоконида и самой входящей

точкой гипофлексиды; 8 – расстояние от протокониды до гипокониды; 9 – расстояние между самой лингвальной точкой метакониды и самой выступающей точкой на вершине антерокониды; (B2) 1 – ширина зуба; 2 – длина зуба; 3 – расстояние от самой начальной точки парафлексуса до самой лингвальной точки гиперконда; 4 – расстояние между самой глубокой точкой парафлексуса и самой лингвальной точкой гиперконда; (C2) 1 – ширина зуба; 2 – длина зуба; 3 – ширина переднего гребня; 4 – ширина гипофлексуса; (D2) 1 – ширина постеролофа; 2 – ширина антеролофа; 3 – длина постеролофа; 4 – длина антеролофа; 5 – длина зуба; 6 – расстояние между самой лингвальной точкой заднего гребня и самой лингвальной точкой переднего гребня; 7 – расстояние между самой лингвальной точкой заднего гребня и самой лингвальной точкой отростка на заднем гребне; (E2) 1 – ширина постеролофа; 2 – длина зуба; (F2) 1 – ширина талонида; 2 – длина зуба.

3.5. Статистический анализ

Для классификации выборок современного и ископаемого материала применяли стандартный пошаговый дискриминантный анализ, без включения и исключения переменных. При проведении анализа в качестве независимых переменных использовали девять промеров для третьего нижнего премоляра; четыре промера для второго верхнего премоляра, четыре промера для третьего верхнего премоляра; семь промеров для второго верхнего моляра (рис. 3 A2, B2, C2, D2).

Статистическая обработка материала проводилась с использованием программного обеспечения Statistica 13, Systat 12.00.08 и Microsoft Office Excel 2016.

3.6. Морфологический анализ

Описание фенотипов жевательной поверхности третьего нижнего премоляра для северной пищухи осуществлялось на основе выделенных ранее автором признаков [Гусев, Тиунов, 2021].

3.6.1 Форма перешейка, соединяющего антероконид и постероконид P₃.

Изменение этого признака зависит от расположения по отношению друг к другу пара- и протофлексиды; длины и строения этих флексидов и расположения относительно вершины антерокониды. Были выделены три формы положения перешейка: I – изогнутый, II – S-образный, III – прямой (рис. 4).



Рис. 4. Формы перешейка P₃. Обозначения: I – изогнутый перешеек, II – S-образный перешеек, III – прямой перешеек. Пунктирная линия показывает направление перешейка относительно вершины антерокониды.

3.6.2. Форма антерокониды P₃.

Так как в процессе жевания у пищух большая нагрузка приходится именно на антероконид [Гуреев, 1964], то эта структура является достаточно изменчивой. Были выделены восемь форм антерокониды (рис. 5).



Рис. 5. Формы антероконида.

3.6.3. Форма постероконида P₃.

Наиболее характерными изменяющимися структурами являются строение протоконида, наличие/отсутствие на постерокониде мезофлексида (рис. 6).

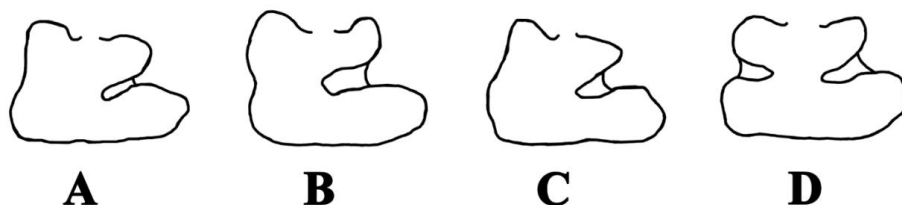


Рис. 6. Формы постероконида.

При исследовании и сравнении конкретных выборок любой морфотип можно записать в виде следующего выражения:

$$X - y - Z$$

где X – цифровое обозначение формы перешейка, y – буквенное обозначение формы антероконида, Z – буквенное обозначение формы постероконида.

Глава 4. Изменчивость формы окклюзионной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба северной пищухи

При изучении пищух отдельный интерес представляет изучение изменчивости третьего нижнего предкоренного зуба P₃, так как этот зуб наиболее часто используется при идентификации ископаемых пищух, остатки которых зачастую представлены только отдельными зубами. Работы по изучению изменчивости формы этого зуба отсутствуют, что значительно осложняет как проведение диагностики ископаемых пищух, так и сравнительное изучение его морфотипической изменчивости во времени. Так как количество находок северной пищухи в ископаемом состоянии увеличивается [Лисовский, Сердюк, 2004; Панасенко, Тиунов, 2010; Калмыков, 2015; Tiunov, Gusev, 2021; и др.], возникает настоятельная необходимость проведения анализа всего морфопространства формы жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба, прежде всего у современных представителей этого вида.

4.1. Морфологическое исследование

На основе выделенных наиболее значимых морфологических признаков третьего нижнего премоляра северной пищухи была построена классификационная морфологическая таблица окклюзионной поверхности третьего нижнего премоляра северной пищухи (рис. 7).

Классификационная таблица представляет собой прямоугольную сетку, из 8 вертикальных рядов и 12 горизонтальных строк. Для большей компактности таблицы

распределение признака по форме перешейка решено было расположить в левой части таблицы. За счет этого ряды форм постероконида разделены на три группы, пронумерованные римскими цифрами. В каждую вертикальную и горизонтальную ячейки помещены графические отображения формы перешейка; форм антероконида и постероконида, с присвоением им буквенного обозначения. В полученные от пересечения рядов и строк ячейки располагаются морфотипы. Каждому морфотипу соответствует конкретный рисунок жевательной поверхности P_3 . При нахождении любого нового состояния признака у современных или ископаемых зубов классификационная таблица может в дальнейшем изменяться и дополняться. Также возможно, что некоторые морфотипы жевательной поверхности третьего нижнего премоляра не существуют в принципе, и ячейки в таблице останутся пустыми.

Поскольку выделенные признаки объединяют в себя различное число экземпляров, при исследовании 183 зубов была рассчитана частота встречаемости форм окклюзионной поверхности, представленная на рисунке 8. Первой была рассчитана встречаемость форм перешейка. Больше число ($n=90$) экземпляров было отнесено к первой группе с **изогнутым** перешейком (49,18%), затем следуют экземпляры с **S-образным** ($n=86$) перешейком (46,99%). Наименьшее число экземпляров ($n=7$) находится в группе с **прямым** перешейком (3,83%).

После этого была рассчитана частота встречаемости комбинаций форм антероконида и постероконида всей исследуемой выборки. Наиболее встречающимися (>5%) комбинациями являются **a₁-A**, **c₁-B**, **d-A** и **f-A**. При этом стоит отметить, что комбинации форм антероконида и постероконида **a-A**, **d-A** относятся к экземплярам с **изогнутым** перешейком, а комбинация **c₁-B** к экземплярам с **S-образным** перешейком. Две комбинации **f-A** и **f-B** характерны для экземпляров со всеми формами перешейка.

Всего было обнаружено 39 морфотипов жевательной поверхности третьего нижнего премоляра.

4.2. Морфометрическое исследование

После определения всего морфопространства третьего нижнего предкоренного зуба, был проведен анализ размерных показателей этого зуба для всей исследуемой объединенной выборки.

При помощи статистического анализа было показано различие трех групп: группа 1, группа 2 и группа 3 (рис. 9). Группа 1 состоит из образцов зубов пищух Камчатки ($n=28$), Чукотки ($n=68$) и Полярного Урала ($n=4$). Группа 2 составляют образцы зубов пищух южной части Якутии ($n=15$), Забайкалья ($n=26$), Амурской обл. ($n=9$) и Тувы ($n=11$). К группе 3 были отнесены образцы зубов пищух из Хабаровского края ($n=11$), Приморского края ($n=5$) и о-ва Сахалин ($n=6$). Исследованные зубы из группы 1 мельче подобных из группы 2 и группы 3. Размеры зубов из группы 2 и группы 3 схожи между собой.

Образованные группы почти полностью повторяют распределение северной пищухи по акустическим расам [Лисовский, 2005]. Группа 1 соответствует северной расе, группа 2 – южной расе, группа 3 – восточной расе. Отличием является то, что зубы пищух из Амурской области, которые находятся в группе 2, в разделении по акустическим расам относятся к восточной группе, а не к южной, которая соответствует группе 2.

Форма перешейка	Форма постероконида	Форма антероконида								
		a ₁	a ₂	b	c ₁	c ₂	d	e	f	
I))	A			-						
	B					-				
	C			-				-	-	
	D		-	-	-	-	-	-	-	-
II))	A									
	B			-	-					
	C		-	-	-	-	-	-	-	
	D		-	-	-	-	-		-	-
III))	A		-	-	-	-	-	-	-	
	B		-	-		-	-	-	-	
	C			-	-	-	-	-	-	-
	D		-	-	-	-	-	-	-	-

Рис. 7. Морфологическая классификационная таблица для P₃. Подробное описание таблицы приведено в разделе 4.1.
























Форма перешейка	Форма постероконида	Форма антероконида							
		a ₁ 	a ₂ 	b 	c ₁ 	c ₂ 	d 	e 	f 
I 	A 	6,01 (11)	1,09 (2)	—	1,09 (2)	4,92 (9)	6,56 (12)	2,73 (5)	6,01 (11)
	B 	2,19 (4)	0,55 (1)	3,83 (7)	2,19 (4)	—	3,28 (6)	0,55 (1)	3,28 (6)
	C 	2,19 (4)	—	0,55 (1)	1,09 (2)	0,55 (1)	—	—	0,55 (1)
	D 	—	—	—	—	—	—	—	—
II 	A 	3,83 (7)	3,28 (6)	1,09 (2)	3,83 (7)	3,83 (7)	4,37 (8)	1,09 (2)	7,10 (13)
	B 	0,55 (1)	—	—	6,01 (11)	0,55 (1)	4,92 (9)	3,83 (7)	1,64 (3)
	C 	—	—	—	—	—	—	—	0,55 (1)
	D 	—	—	—	—	—	0,55 (1)	—	—
III 	A 	—	—	—	—	—	—	—	1,64 (3)
	B 	—	—	0,55 (1)	—	—	—	—	1,09 (2)
	C 	0,55 (1)	—	—	—	—	—	—	—
	D 	—	—	—	—	—	—	—	—

Рис. 8. Частота встречаемости морфотипов P₃ (в %), приведенных на рис. 7. В скобках – число морфотипов. Жирным шрифтом выделена наибольшая частота встречаемости.

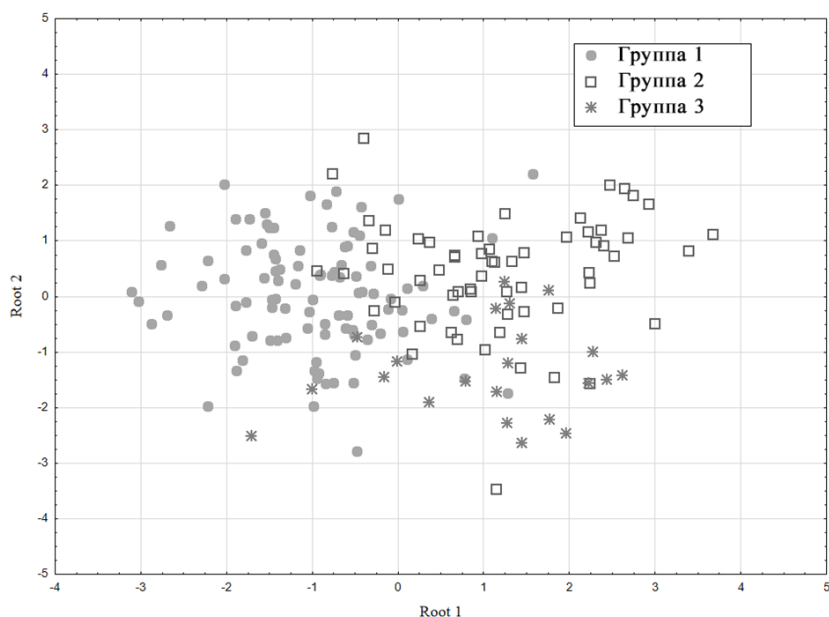


Рис. 9. Распределение экземпляров пищух в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам P_3 .

4.3. Встречаемость форм перешейка

Географическая изменчивость структуры окклюзионной поверхности третьего нижнего премоляра северной пищухи может быть охарактеризована по частоте встречаемости форм перешейка в исследуемой выборке (рис. 10). Преобладание **изогнутого** перешейка характерно только для группы 1 и составляет 56%. У группы 2 и группы 3 преобладает **S-образный** перешеек, в 59,02 и 50% случаях. **Прямой** перешеек отмечается в группе 1 и группе 3.

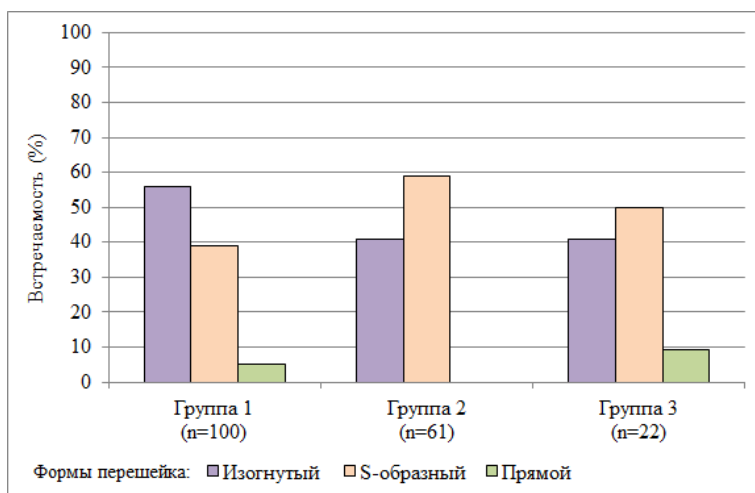


Рис. 10. Частота встречаемости форм перешейка P_3 у трех групп современной *Ochotona hyperborea*. Описание форм перешейка приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

4.4. Встречаемость форм антероконида

Все формы антероконида встречаются только в группе 1 и группе 2 (рис. 11). Преобладающими формами для группы 1 являются формы **a₁** (25%) и **c₁** (23%). У группы 2 форма **d** встречается в 31% случаях, а форма **f** в 33% случаев. Формы **a** и **c**

имеют низкие значения частоты встречаемости. У пищух из группы 3 отсутствуют формы **a**, **a₂**, **b**, но при этом преобладающими являются формы **d** (32%) и **f** (40%).

4.5. Встречаемость форм постероконида

У всех трех групп форма постероконида **A** является преобладающей и включает в себя более половины экземпляров в каждой группе (рис. 12). Форма **C** встречается в небольших количествах в группе 1 и группе 2, а единственный экземпляр с формой **D** был отмечен в группе 3 (4,55%).

Исходя из вышесказанного, распределение преобладающих морфотипов для выделенных групп можно записать в следующем виде: для группы 1 – [**I-a-A**] и [**I-c1-A**]; для группы 2 и группы 3 – [**II-d-A**] и [**II-f-A**] соответственно.

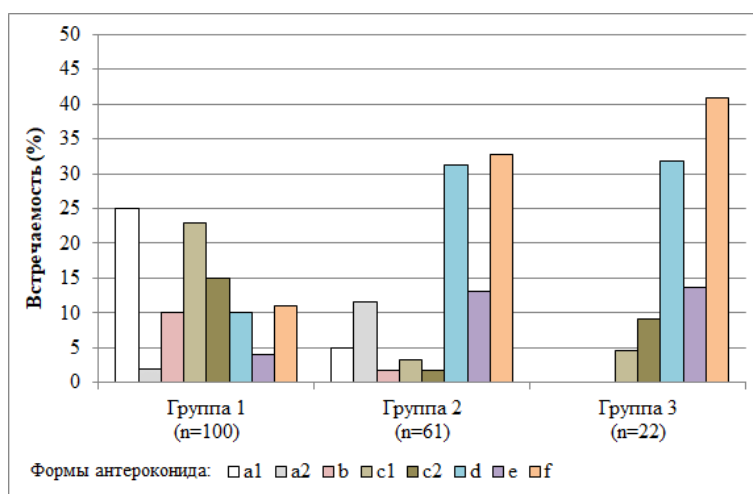


Рис. 11. Частота встречаемости форм антероконида P_3 у трех групп современной *Ochotona hyperborea*. Описание форм антероконида приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

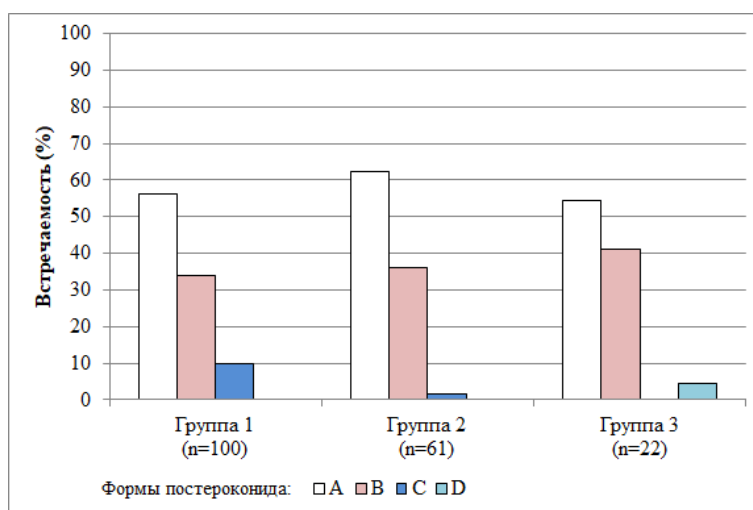


Рис. 12. Частота встречаемости форм постероконида P_3 у трех групп у современной *Ochotona hyperborea*. Описание форм постероконида приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

Глава 5. Изменчивость третьего нижнего предкоренного зуба северной пищухи в позднем плейстоцене и голоцене

Ископаемые остатки третьего нижнего премоляра северной пищухи были найдены в пещерах Коридорная (n=22), Тетюхинская (n=9), Перспективная (n=5) и Медвежий Клык (n=41). Стоит отметить, что отложения из этих пещер, где были найдены остатки этого зуба, охватывают период позднего плейстоцена от 50000 до 20000 лет, а также период раннего, среднего и позднего голоцена.

По абсолютным размерам окклюзионной поверхности третьего нижнего премоляра современная северная пищуха из группы 3 не отличается от размеров соответствующего зуба из изученных местонахождений (Таблица 1).

Таким образом, можно заключить, что на протяжении позднего плейстоцена и голоцена размеры жевательной поверхности P₃ у северной пищухи на юге Дальнего Востока России в целом не изменялись.

Таблица 1 – Размеры (мм) зубов P₃ ископаемой и современной северной пищухи

Промеры	Группа 3		пещ. Коридорная		пещ. Тетюхинская		пещ. Перспективная		пещ. Медвежий Клык	
	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max
1	1,33 ± 0,10	1,00 – 1,52	1,35 ± 0,05	1,23 – 1,41	1,34 ± 0,06	1,24 – 1,41	1,33 ± 0,10	1,20 – 1,48	1,35 ± 0,06	1,22 – 1,42
2	1,24 ± 0,11	1,00 – 1,36	1,32 ± 0,06	1,21 – 1,42	1,29 ± 0,04	1,23 – 1,35	1,31 ± 0,07	1,21 – 1,39	1,28 ± 0,07	1,16 – 1,40

Примечание: Mean – среднее значение, SD – стандартное отклонение, Min – минимальное значение, Max – максимальное значение. Расшифровка промеров представлена на рисунке 3.

5.1. Встречаемость форм перешейка

По соотношению форм перешейка было выявлено сходство между ископаемыми зубами северной пищухи из пещеры Коридорная и современными зубами из группы 1. Помимо этого, для пещеры Коридорная характерно больше экземпляров с **изогнутым** перешейком (40,91%), а для пещер Тетюхинская (55,56%), Перспективная (50%) и Медвежий Клык (73,17%) экземпляров с **S-образным** перешейком. Экземпляры с **прямой** формой перешейка также больше всего отмечаются в пещере Коридорная (27,27%). В небольшом количестве прямая форма перешейка встречается у зубов из пещер Перспективная и Медвежий Клык.

5.2. Встречаемость форм антероноида

По форме антероноида ископаемый зуб P₃ пищух в целом довольно сильно отличается от современных. Наличие ископаемого материала позволяет говорить о тренде временной изменчивости формы антероноида у северной пищухи в меняющихся условиях позднечетвертичного времени Южного Сихотэ-Алиня. Превалирующая в позднем плейстоцене форма антероноида e (пещ. Коридорная, пещ. Тетюхинская, пещ. Медвежий Клык) к настоящему времени сменяется на формы **f** и **d** (группа 2 и группа 3) и **a₁** и **c₁** (группа 1).

5.3. Встречаемость форм постероконида

По соотношению форм постероконида P₃ ископаемый зуб пищух не отличается от современных. В пещерах Коридорная и Медвежий Клык форма А постероконида у зубов присутствует в 54% случаях. В пещерах Тетюхинская и Перспективная частота встречаемости форм А имеет близкие значения, по 44% и 40% соответственно. Экземпляры с глубоким мезофлексидом, являющимся отличительным признаком для формы D, отмечаются во всех пещерах, кроме Тетюхинской. Необходимо заметить, что наличие мезофлексидов на постерокониде вероятно достаточно древний признак, часто встречающийся у вымерших видов пищуховых [Sen, 1998; Tiunov, Gusev, 2021].

Глава 6. Ископаемый род *Tonomochota* Tiunov et Gusev, 2021 в позднем плейстоцене и голоцене на юге Дальнего Востока России

6.1. Описание рода *Tonomochota*

В главе приводится описание ископаемого рода *Tonomochota* и сравнение этого рода с другими родами пищуховых.

От рода *Ochotona* новый род *Tonomochota* отличается наличием одной или двух латерально расположенных складок на антерокониде, заполненных цементом. У представителей рода *Ochotona* такие складки с цементом отсутствуют. Хотя у некоторых ископаемых видов *Ochotona*, таких как *Ochotona lagreli* Schlosser, 1924, *Ochotona chowminchevi* Erbajeva, Flynn, Li et Marcus, 2006 и некоторых экземпляров *Ochotona antiqua* Pidoplitshko, 1938, складки на антерокониде имеются, но они не глубокие и не заполнены цементом. У представителей родов *Ochotonoma* Sen, 1998 и *Ochotonoides* Teilhard de Chardin et Young, 1931 складки на антерокониде расположены антеролабиально и антеролингвально. От рода *Ochotonoides* новый род также отличается отсутствием гофрированных складок на пара- и протофлексиде. От рода *Pliolagomys* Erbajeva, 1983 новый род отличается соединением антероконида и постероконида, которое у *Pliolagomys* расположено латерально, за счет чего парафлексид крупнее протофлексидов. Также представители *Pliolagomys* крупнее, чем *Tonomochota* и обычно не имеют цементированных складок на антерокониде. Для рода *Bellatonoides* Sen, 2003 характерны лабиально расположенный округлый антероконид, ограниченный глубоким протофлексидом и неглубоким парафлексидом, отсутствие складок на антерокониде и широкое соединение между антероконидом и постероконидом.

6.2. Описание видов *Tonomochota*

Приводится морфологическое описание четырех видов: *Tonomochota khasanensis* Tiunov et Gusev, 2021, *T. sikhotana* Tiunov et Gusev, 2021, *T. major* Tiunov et Gusev, 2021, *T. khinganica* Gusev et Tiunov, 2023.

6.3. Сравнение видов *Tonomochota*.

Каждый из четырех видов *Tonomochota* отличается от других размерами третьего нижнего премоляра. Премоляр *T. major* почти в 1,5 раза крупнее остальных трех видов по морфометрическим признакам. В свою очередь *T. khinganica*, *T. sikhotana* и *T. khasanensis* различны между собой по отношению ширины и длины зуба. У премоляров *T. khinganica* ширина больше длины, у *T. sikhotana* длина больше ширины, у *T. khasanensis* значения ширины и длины равны. В среднем по всем признакам *T. sikhotana* крупнее *T. khinganica* и *T. khasanensis*, а *T. khinganica* крупнее *T. khasanensis*.

Таблица для определения видов рода *Tomomochota* по премоляру P₃

- 1 (2). Длина окклюзионной поверхности третьего нижнего премоляра не менее 2,4 мм .
 *T. major*
 2 (1). Длина окклюзионной поверхности третьего нижнего премоляра менее 2,4 мм
 3 (4). Ширина окклюзионной поверхности зуба больше его длины *T. khinganica*
 4 (5). Соотношение ширины и длины зуба иное
 5 (6). Ширина окклюзионной поверхности зуба меньше его длины *T. sikhotana*
 6 (5). Ширина зуба практически равна его длине. *T. khasanensis*

Необходимо отметить, что кроме P₃ было собрано значительное количество и других зубов. В связи с чем, была предпринята попытка определить их видовую принадлежность. Материалом для определения послужили верхние зубы P², P³, M² из пещер Коридорная, Перспективная и Тетюхинская.

Для проверки значимости морфометрических различий между видами рода *Tomomochota* в работе использовался дискриминантный анализ. Для сравнения в качестве внешней группы в анализе использовались экземпляры современной и ископаемой северной пищухи (рис 13). Общий процент правильно идентифицированных экземпляров для P₃ составил 70%, при этом группы *T. sikhotana* и *T. khinganica* были идентифицированы на 100% (Wilks's=0,15, R =0,83, $\chi^2=267,44$, p<0,01); для P² составил 90% (Wilks's=0,55, R=0,60, $\chi^2=81,81$, p<0,01); для P³ составил 70% (Wilks's=0,47, R=0,93, $\chi^2=127,30$, p<0,01); для M² составил 77% (Wilks's=0,33, R=0,76, $\chi^2=205$, p<0,01). По результатам анализа измерения 1, 2, 4 для P₃ (рис. 3 А), измерение 1 для P² (рис. 3 В), измерения 1, 2, 3, 4 для P³ (рис. 3 С) и измерения 1, 4, 5, 7 для M² (рис. 3 D) сыграли наиболее важную роль в дискриминации видов.

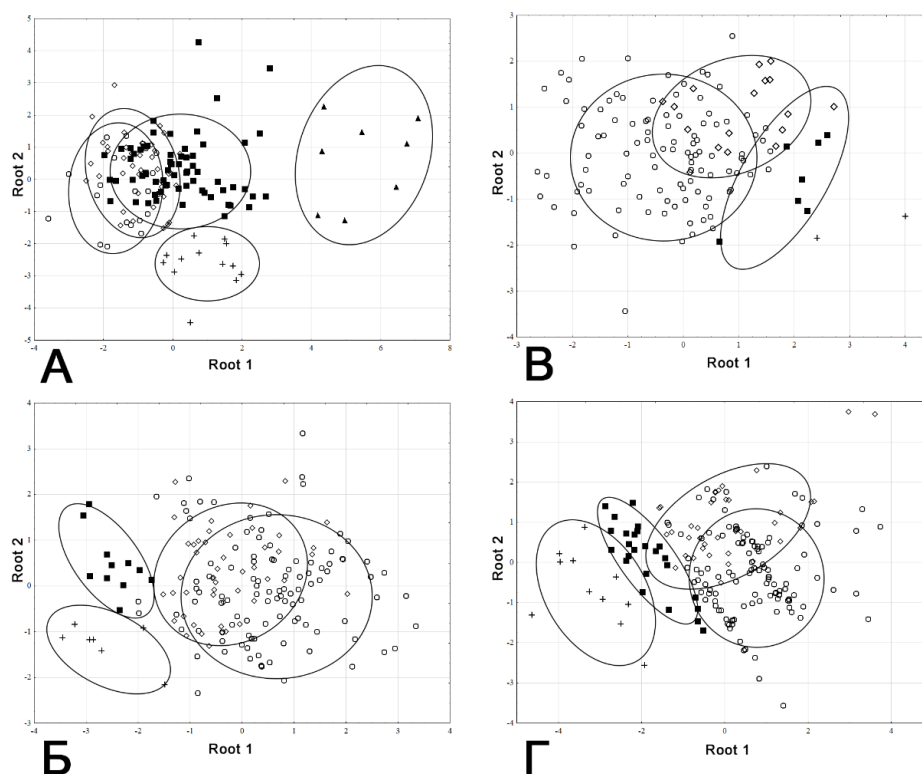


Рис. 13. Распределение экземпляров пищух в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам P₃ (А), P² (Б), P³ (В), M₂ (Г). Обозначения: черные треугольники – *Tomomochota sikhotana*, черные квадраты – *Tomomochota*

khasanensis, плюсы – *Tonomochota khinganica*, белые ромбы – *Ochotona hyperborea* (ископаемые), белые круги – *Ochotona hyperborea* (современные).

6.4. Географическая и временная изменчивость *Tonomochota khasanensis*

Наибольший материал из рассматриваемых ископаемых видов был собран по *T. khasanensis*. По размерным характеристикам окклюзионной поверхности P₃ этот вид хорошо разделился на три группы. Наибольшими размерами характеризуются зубы из самого южного местонахождения, из пещеры Сухая, наименьшими – из пещеры Медвежий клык. Зубы из пещеры Коридорная крупнее зубов из пещеры Медвежий Клык, но мельче зубов из пещеры Сухая. Необходимо отметить, что исследуемый материал из этих пещер относится примерно к одному периоду от 50 до 33 тысяч лет.

При исследовании зависимости размерных характеристик от глубины их залегания, было показано, что у экземпляров из пещеры Коридорная и пещеры Перспективная шло направленное увеличение размеров зубов.

Учитывая большую схожесть формы жевательной поверхности P₃ у *O. hyperborea* и *T. khasanensis*, при изучении изменчивости P₃ у *T. khasanensis* можно использовать те же морфологические признаки, которые были выделены ранее для *O. hyperborea*.

В трех из четырех изученных местонахождений у *T. khasanensis* преобладает **S-образный** перешеек и только в пещере Сухая – **изогнутый** перешеек. Из восьми форм антероконида, встречающихся у *O. hyperborea*, у *T. khasanensis* зарегистрировано семь форм. Форма **a₂** у этого вида не обнаружена. Во всех четырех исследованных местонахождениях преобладает **e** форма антероконида и **A** форма постероконида.

Временная изменчивость форм была обнаружена только у экземпляров из пещеры Сухая. В нижнем исследованном слое у P₃ преобладает **S-образный** перешеек и по направлению вверх идет постепенное увеличение зубов с **изогнутым** перешейком. Также в нижнем слое отмечено большее количество зубов с **B** формой постероконида и значительное количество зубов с **D** формой. В верхнем слое преобладают зубы с **A** формой постероконида. По другим местонахождениям материала для изучения временной изменчивости, к сожалению не достаточно.

Таким образом, в настоящее время нельзя уверенно принимать или отрицать наличие хронологической изменчивости форм жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба у *T. khasanensis*. Для подтверждения обнаруженных тенденций необходимы исследования на большем количестве материала.

Глава 7. Использование пищуховых для реконструкции природных обстановок в позднем плейстоцене и голоцене

На Дальнем Востоке России северная пищуха обитает почти по всем горным системам региона – от Чукотского полуострова до г. Облачная на Южном Сихотэ-Алине. В отдельных изолированных горных участках встречается в Северо-Восточном Китае и на севере п-ва Корея. Вид населяет каменистые россыпи как на открытых горных склонах, так и покрытых лесом или кустарником. В тоже время, судя по ископаемым находкам костных остатков северной пищухи, ранее этот вид был распространен гораздо шире. В окрестностях пещер (рис. 14), где были сделаны эти находки, в настоящее время северная пищуха не встречается. Вероятно, снижение численности и исчезновение вида на большей части Приморского края приходится на период оптимума голоцена около 6 тысяч лет назад, когда началось значительное увеличение площади полидоминантных широколиственных лесов и уменьшение площади лесостепных ландшафтов [Разжигаетова и др., 2016; Evstigneeva, Cherepanova, 2022]. Нахождение костных остатков северной пищухи в местах, где она в настоящее

время не обитает, свидетельствует о значительно меньшей облесенности горных склонов в голоцене и позднем плейстоцене на юге Приморья.

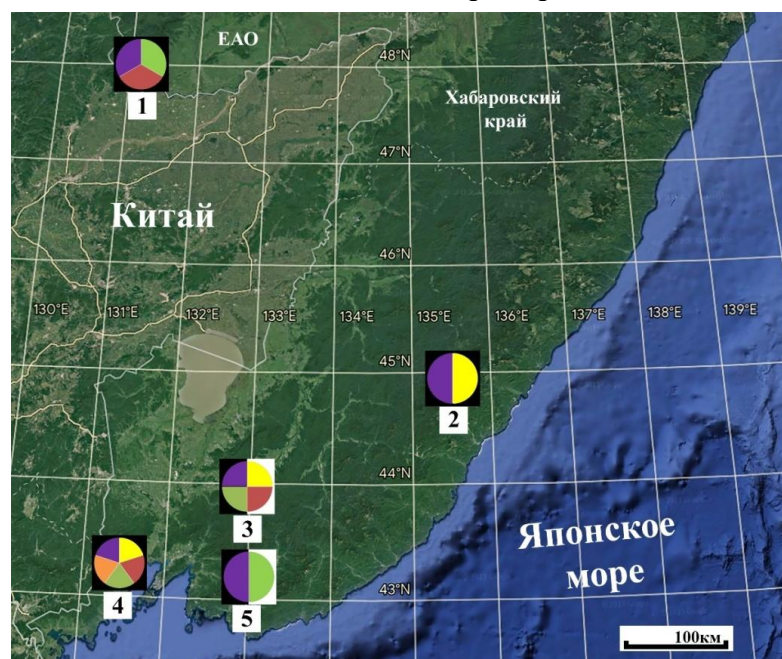


Рис. 14. Позднеплейстоценовые (внешний черный квадрат) и голоценовые (внешний белый квадрат) находки пищух на юге Дальнего Востока. Обозначения: 1 – пещера Коридорная, 2 – пещера Тетюхинская, 3 – пещера Перспективная, 4 – пещера Сухая, 5 – пещера Медвежий клык; фиолетовый цвет – *Ochotona hyperborea*, оранжевый цвет – *Tomomochota major*, желтый цвет – *Tomomochota sikhotana*, красный цвет – *Tomomochota khinganica*, зеленый цвет – *Tomomochota khasanensis*.

В позднем плейстоцене и раннем голоцене одновременно с северной пищухой обитали все четыре вида рода *Tomomochota*. Единственный зуб *T. major* обнаружен в пещере Сухая в слоях возрастом около 50000 л. н. Это единственное местонахождение вымершего вида, обитавшего на самом юге Приморского края. Вероятно, это был один из последних представителей вида.

Наиболее широкое распространение среди вымерших видов рода *Tomomochota* имела *T. khasanensis*, костные остатки которой найдены в пещерах Сухая, Перспективная, Коридорная и Медвежий Клык (рис. 14). Костные остатки *T. sikhotana* обнаружены в отложениях пещер Сухая, Перспективная и Тетюхинская. *T. khinganica* найдена в отложениях пещер Коридорная, Перспективная и Сухая. Костные остатки этих видов встречаются в отложениях возрастом около 50000 л. н. и до середины голоцена (7-6 тыс. л. н.).

Вероятно *T. sikhotana*, *T. khasanensis* и *T. khinganica* были обитателями открытых степных пространств, как например, современные степная *Ochotona pusilla* Pallas, 1768 и даурская *O. daurica* Pallas, 1776 пищухи. В связи с этим, очевидно, что вымирание этих видов произошло именно в период оптимума голоцена, когда шло прогрессивное облесение территории и деградация открытых степных пространств. Таким образом, наличие костных остатков этих видов в рыхлых отложениях уже говорит об иной палеоландшафтной обстановке на обследуемой территории в период их обитания.

О широком распространении открытых лесостепных и степных ландшафтов в позднем плейстоцене и голоцене свидетельствуют находки костных остатков маньчжурского цокора *Myospalax psilurus* Milne-Edwards, 1874 в местонахождениях, расположенных в настоящее время в типично лесной зоне юга Дальнего Востока

[Tiunov, 2014; Tiunov, Vinokurova, 2019]. Основными местами обитания этого вида являются остепненные луга. В настоящее время на территории России маньчжурский цокор обитает лишь на 4 небольших изолированных участках в юго-западной части Приханкайской равнины [Костенко, 2001; Павленко и др., 2014]. В тоже время его костные остатки найдены в отложениях пещер Сухая, Юных Спелеологов, Близнец, Медвежий Клык, Тетюхинская и Коридорная [Тиунов, 2022]. Широко были распространены и такие обитатели открытых ландшафтов, как восточноазиатские полевки. В позднеплейстоценовых и голоценовых слоях пещерных отложений были обнаружены костные остатки полевки экономки *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1778, полевки Максимовича *A. maximowiczii* Schrenk, 1858 и монгольской полевки *A. mongolicus* Radde, 1861 [Voita et al., 2013]. В настоящее время основные ареалы этих видов расположены значительно севернее и западнее рассматриваемой территории. В отложениях пещер Тетюхинская и Сухая были найдены также костные остатки длиннохвостого суслика *Urocitellus undulatus* (Pallas, 1778) [Тиунов и др., 2022].

Таким образом, находки костных остатков мышевых в рыхлых отложениях, наряду с находками костных остатков других видов, приспособленных к обитанию в открытых степных и лесостепных ландшафтах, являются отражением происходивших качественных изменений палеотериофаун и условий их обитания на исследуемой территории и вполне могут использоваться при реконструкции природной обстановки голоцена и позднего плейстоцена на юге Дальнего Востока России.

Находки на юге Дальнего Востока России костных остатков четырех видов ископаемого рода *Tomomochota*, до настоящего времени не обнаруженных ни в одном из многочисленных местонахождений ископаемой фауны Китая, подтверждают высказанное ранее предположение о том, что Сихотэ-Алинский рефугиум предоставлял возможность отдельным видам растений и животных выживать здесь в течение длительных неблагоприятных периодов и был центром видообразования для некоторых из них [Крестов и др., 2009; Тиунов, 2022]. Об этом свидетельствуют и находки в позднеплейстоценовых отложениях (50–30 тыс. л.н.) карстовых полостей юга Дальнего Востока России костных остатков нового вида вымерших полевок *Mymomys chandolensis* [Tiunov et al., 2016], – последние находки представителей этого рода были известны только из среднего плейстоцена, а так же землеройки *Beremendia minor* Rzebik-Kowalska, 1976 [Voita et al., 2021], последние находки которой известны только из раннего плейстоцена [Storch et al., 1998; Zazhigin, Voita, 2019]. В позднеплейстоценовых слоях отложений пещер Сухая и Тетюхинская были обнаружены отдельные зубы, принадлежащие новому виду позднеплейстоценовой гигантской летяги – *Petaurista tetyukhensis* [Tiunov, Gimranov, 2020]. Гигантская летяга, как и ископаемые виды мышевых, найдена к настоящему времени только на юге Дальнего Востока России.

Наиболее вероятно, что происхождение рода *Tomomochota* связано с самой крайней частью юго-востока России – южным Сихотэ-Алинем и граничащей с ним на западе длинной полосой низменных равнин. Некоторые исследователи считают, что эти равнины неоднократно заливались морем во время трансгрессий и отделяли Сихотэ-Алинь от материка [Никольская, 1974; Галанин, Беликович, 2012]. Анализируя ареалы эндемичных жуужелиц Сихотэ-Алиня и палеогеографические карты [Берсенев, Безверхний, 1991], к подобному выводу пришел и энтомолог Ю.Н. Сундуков [Сундуков, 2019]. По его мнению, Сихотэ-Алинь мог становиться островом во время сильных трансгрессий раннего (2.0–1.8 млн. л. н.) и среднего (700–375 тыс. л. н.) плейстоцена. По мнению других авторов, хотя подъем уровня Японского моря сопровождался проникновением морских вод в речные долины на десятки километров

[Короткий и др., 1980], далеко внутрь суши они не проникали и на формирование рельефа глубинных районов континента существенно не влияли [Кулаков, 1980].

Так или иначе, глобальные изменения климата и колебания уровня Японского моря способствовали образованию многочисленных рефугиумов на Дальнем Востоке [Крестов, 2010], что приводило к какой-либо форме изоляции отдельных видов пищуховых в течение определенного времени и образованию новых видов. В тоже время, наиболее вероятно, что происхождение рода *Tonomochota* связано с более ранним периодом. Наиболее близким по строению зубов к роду *Tonomochota* является род *Ochotonoma*, представители которого известны из отложений раннего плиоцена Турции и Греции и отложений позднего миоцена Китая (Ганьсú, провинция на севере центральной части Китая). Китайский вид *Ochotonoma primitive* [Zheng, Li, 1982] первоначально был описан как *Ochotonoides primitives*. Предполагается, что род *Ochotonoides* произошел от рода *Ochotonoma*. Вполне возможно, что от него произошел и род *Tonomochota*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. Впервые на основе оригинальной методики морфологической классификации формы окклюзионной поверхности 183 зубов третьего нижнего премоляра *Ochotona hyperborea* из 50 локальных популяций десяти географических регионов (Полярный Урал, Чукотка, Камчатка, Якутия, Амурская область, Забайкалье, Тува, Хабаровский край, Приморский край, Сахалин) показано, что основными критериями для морфологической классификации являются форма перешейка, соединяющего антероконид и постероконид, а также формы антероконида и постероконида.

2. Построенная морфологическая классификационная таблица позволяет выявить весь спектр форм третьего нижнего предкоренного зуба у *Ochotona hyperborea* и *Tonomochota khasanensis*.

3. Установлено, что на севере современного ареала преобладают особи северной пищухи с **изогнутым** перешейком, **a₁**- и **c₁**-формами антероконида третьего нижнего предкоренного зуба. На юге и востоке преобладают особи с **S-образным** перешейком, **f**- и **d**-формами антероконида.

4. На протяжении позднего плейстоцена и голоцена у северной пищухи происходили изменения в преобладании форм перешейка, форм антероконида и постероконида. Для пещеры Коридорная характерно больше экземпляров с **изогнутым** перешейком, а для пещер Тетюхинская, Перспективная и Медвежий Клык экземпляров с **S-образным** перешейком. Преобладающая в позднем плейстоцене форма антероконида **e** (пещ. Коридорная, пещ. Тетюхинская, пещ. Медвежий Клык) к настоящему времени сменяется на формы **f** и **d** (группа 2 и группа 3) и **a₁** и **c₁** (группа 1). Экземпляры с глубоким мезофлексидом, являющимся отличительным признаком для формы постероконида **D**, отмечаются во всех пещерах, кроме Тетюхинской.

5. Описан новый ископаемый род пищуховых - *Tonomochota Tiunov et Gusev*, 2021 и четыре новых вида из этого рода: *T. khasanensis* Tiunov et Gusev, 2021; *T. sikhotana* Tiunov et Gusev, 2021; *T. major* Tiunov et Gusev, 2021 и *T. khinganica* Gusev et Tiunov, 2023.

6. На территории юга Дальнего Востока России в позднем плейстоцене одновременно обитали пять видов пищуховых из двух родов: *Ochotona hyperborea*, *Tonomochota khasanensis*, *T. sikhotana*, *T. major* и *T. khinganica*.

7. Установлено наличие географической изменчивости размеров жевательной поверхности третьего нижнего предкоренного зуба у *Tonomochota*

khasanensis в позднем плейстоцене. Наибольшими размерами характеризуются зубы из пещеры Сухая, наименьшими – из пещеры Медвежий Клык.

8. Анализ ископаемого материала по пищевым подтверждает полученный ранее по другим группам вывод о существовании в позднем плейстоцене Сихотэ-Алинского рефугиума.

9. Высокое таксономическое разнообразие и повсеместное распространение пищевых на юге Дальнего Востока России в позднем плейстоцене и большей части голоцена обусловлено широким распространением здесь открытых ландшафтов и преобладанием лесостепной растительности.

Статьи, опубликованные в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК

1. Tiunov, M.P. A new extinct ochotonid genus from the Late Pleistocene of the Russian Far East / M.P.Tiunov, A.E.Gusev // *Palaeoworld*. – 2021. – Vol. 30, N 3. – P. 562–572. (WoS Q1; ВАК K1)
2. Гусев, А.Е. Внутривидовая изменчивость формы строения третьего нижнего предкоренного зуба северной пищухи (*Ochotona hyperborea* (Pallas 1811)) / А.Е.Гусев, М.П.Тиунов // *Зоологический журнал*. – 2021. – Т. 100, № 1. – С. 104–114. (WoS Q4; ВАК K1)
3. Gusev, A.E. New finds of the fossil genus representatives of *Tonomochota* Tiunov et Gusev, 2021 (Lagomorpha, Ochotonidae) in Korydornaya Cave (Jewish Autonomous Oblast, Far East of Russia) / A.E.Gusev, M.P.Tiunov // *Amurian Zoological Journal*. – 2023. – Vol. 15, N 4. – P. 894–906. (ВАК)

Статьи в других научных журналах:

4. Ключев, Н.А. Новые пещерные археологические памятники Приморья (первые результаты исследований) / Н.А.Ключев, И.Ю.Слепцов, А.А.Гладченков, Е.Ю.Шаповалов, И.В.Белова, М.П.Тиунов, А.Е.Гусев, А.М.Воробьев, Н.М.Почивалова, П.С.Панин, А.М.Колганова // *Труды ИИАЭ ДВО РАН*. – 2023. – Т.39. – С. 50–65.

Работы, опубликованные в материалах международных и всероссийских конференций

1. Гусев, А.Е., Тиунов, М.П. Новый род и вид позднеплейстоценовой ископаемой пищухи с Дальнего Востока России // Конференция-конкурс молодых ученых ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН. – Владивосток, 2018.
2. Gusev, A., Tiunov, M. New finds of the fossil genus representatives of *Tonomochota* (Lagomorpha, Ochotonidae) in the Korydornaya cave (Jewish autonomous region, Far East of Russia) // *Proceedings of INQUA SEQS 2021 Conference*. – Wroclaw, Poland, 2021. – P. 37–38.
3. Тиунов, М.П., Винокурова, М.А., Гусев, А.Е. Первая находка позднеплейстоценовых остатков длиннохвостого суслика *Urocitellus undulatus* (Pallas, 1778) в Приморском крае (юг Дальнего Востока России). // *Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН): Материалы конференции с международным участием*. – Москва, 2022. – С. 3.