

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНОЙ  
БИОТЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ» ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Гусев Александр Евгеньевич

**Пищуховые (Mammalia: Ochotonidae) юга Дальнего Востока России в  
позднем плейстоцене и голоцене**

1.5.12. Зоология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
д.б.н., проф. Тиунов Михаил Петрович

г. Владивосток  
2024

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР .....	8
ГЛАВА 2. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМОЙ ФАУНЫ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ .....	14
2.1. Пещера Коридорная .....	14
2.2. Пещера Тетюхинская .....	16
2.3. Пещера Перспективная .....	19
2.4. Пещера Сухая.....	22
2.5. Пещера Медвежий Клык.....	23
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	28
3.1. Современный материал.....	28
3.2. Палеонтологический материал.....	28
3.3. Сбор палеонтологического материала .....	29
3.4. Анализ окклюзионной поверхности премоляров и моляров .....	30
3.5. Статистический анализ .....	32
3.6. Морфологический анализ .....	33
3.6.1. Форма перешейка, соединяющего антероконид и постероконид P <sub>3</sub> . ...	33
3.6.2. Форма антероконида P <sub>3</sub> . .....	34
3.6.3. Форма постероконида P <sub>3</sub> . .....	35
ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ОККЛЮЗИОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ ТРЕТЬЕГО НИЖНЕГО ПРЕДКОРЕННОГО ЗУБА СЕВЕРНОЙ ПИЩУХИ .....	36
4.1. Морфологическое исследование.....	37
4.2. Морфометрическое исследование .....	41
4.3. Встречаемость форм перешейка .....	44

4.4. Встречаемость форм антероконида .....	44
4.5. Встречаемость форм постероконида .....	45
ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТРЕТЬЕГО НИЖНЕГО ПРЕДКОРЕННОГО ЗУБА СЕВЕРНОЙ ПИЩУХИ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ .....	47
5.1. Встречаемость форм перешейка .....	49
5.2. Встречаемость форм антероконида .....	50
5.3. Встречаемость форм постероконида .....	51
ГЛАВА 6. ИСКОПАЕМЫЙ РОД <i>TONOMOCHOTA</i> TIUNOV ET GUSEV, 2021 В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ.....	52
6.1. Описание рода <i>Tonomochota</i> .....	53
6.2. Описание видов <i>Tonomochota</i> .....	54
6.3. Сравнение видов <i>Tonomochota</i> .....	76
6.4. Географическая и временная изменчивость <i>Tonomochota khasanensis</i> .....	82
ГЛАВА 7. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПИЩУХОВЫХ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ПРИРОДНЫХ ОБСТАНОВОК В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ ..	87
РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ .....	93
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	95
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	112

## ВВЕДЕНИЕ

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. khinganica* 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 пищевых 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 ФНЦ 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 одного 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 пище; научному руководителю д.б.н., проф. М. П. Тиуну за всестороннюю помощь в работе.

## ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Пищуховые (Ochotonidae Thomas, 1897) – семейство мелких млекопитающих, относится к отряду Зайцеобразные (Lagomorpha Brandt, 1855). К данному семейству относятся два подсемейства: Synolagomyinae Gureev, 1960 и Ochotoninae Thomas, 1897. Гуреев предложил выделить еще одно подсемейство Prolaginae Gureev, 1960 [Гуреев, 1964]. Позднее Ербаевой этот статус был повышен до семейства [Ербаева, 1988; Erbajeva, 1994].

Из 17 родов, описанных для семейства Ochotonidae, 16 вымерших и только один современный – *Ochotona* Link, 1795 [Erbajeva, 2011]. Состав рода насчитывает от 26 до 34 видов [Аргиропуло, 1948; Гуреев, 1964; Ербаева, 1988, 2015; Павлинов, 2003; Павлинов, Лисовский, 2012; Григорьева и др., 2007; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Hoffman, Smith, 2005; Smith, Jo, 2018a].

На востоке Азии в настоящее время обитает семь видов пищух из двух подродов *Ochotona* Link, 1795 и *Pika* Lacépède, 1799 .

К подроду *Ochotona* относится один вид – даурская пищуха *O. dauurica* (Pallas, 1776) [Соколов и др., 1994]. Ареал пищух этого вида захватывает юго-восток Забайкалья, Монголию и северную часть Китая.

Подрод *Pika* представлен следующими видами: северная пищуха *O. hyperborea* Pallas, 1811, алтайская пищуха *O. alpina* Pallas, 1773, маньчжурская пищуха *O. mantchurica* Thomas, 1909, туруханская пищуха *O. turuchanensis* Naumov, 1934, хэнтэйская пищуха *O. hoffmanni* Formozov et al., 1996 и корейская пищуха *O. coreana* Allen et Andrews, 1913 [Ербаева, 1988; Соколов и др., 1994; Формозов и др., 1996, 2006; Лисовский, 2005; Формозов, Баклушинская, 2011; Павлинов, Лисовский, 2012; Kishida, 1930; Hoffmann, 1993; Lissovsky, 2003; Lissovsky et al., 2007, 2008].

Наиболее широко распространена среди всех этих видов северная пищуха. Ее ареал простирается от Чукотки и Камчатки до Тувы, Приморья, о. Сахалин, о. Хоккайдо [Ербаева, 1988; Соколов и др., 1994]. Изолированная популяция северной пищухи отмечена также на северном Урале [Гашев, 1969, Формозов,

Никольский, 1979]. Основной ареал алтайской пищухи находится на юге Восточной Сибири и в Монголии [Соколов и др., 1994]. Маньчжурская пищуха обитает в междуречье Шилки и Аргуни, северных областях КНР, и восточной части Монголии [Формозов, Баклушинская, 2011]. Туруханская пищуха встречается от южного течения р. Енисей до оз. Байкал и среднего течения р. Лена. Хэнтэйская пищуха была найдена на южных отрогах Хэнтея в Монголии и на хребте Эрмана в Забайкалье [Формозов, Баклушинская, 1999]. *O. coreana* обитает в Северной Корее и северо-восточном Китае (Цзилинь) [Won, 1968; Kim et al. 2015; Smith, Jo, 2018a].

Одни пищухи рода *Ochotona* приспособились к жизни на открытых пространствах и рытью нор [Борисова и др., 2014], другие – к жизни в горах и на каменистых россыпях, используя в качестве укрытия пустоты между камнями [Формозов, 1981, Соколов и др., 1994].

Так как пищухи являются колониальными млекопитающими, для них характерны различные групповые формы поведения. Защитная форма проявляется при обнаружении опасности. При повышении уровня опасности, у пищух, помимо изменения индивидуального состояния зверька, присутствует функция оповещения в виде крика, позволяющая предупреждать других особей колонии [Формозов, 1981; Kawamichi, 1969]. С помощью звуковых сигналов у пищух также происходят различные взаимодействия между особями внутри колонии [Лисовский, 2005; Володина, 2012; Борисова, 2013; Kawamichi, 1981].

Размножаются пищухи в основном с апреля по сентябрь, принося за это время по 2-3 выводка от 3 до 8 детенышей. Молодые особи начинают жить самостоятельно примерно с середины июля, в августе их уже не отличить от взрослых особей [Ербаева, 1988; Соколов и др., 1994]. Особенности развития детенышей связаны с условиями их обитания [Гуреев, 1964]. Так детеныши в горах рождаются с шерстью, а на открытых местообитаниях – голыми.

Современные виды пищух используют в пище 312 видов растений, из них более половины видов относятся к сложноцветным, розоцветным, бобовым, злакам и лютиковым [Ge et al., 2012]. Летом пищухи питаются в основном

листьями, тонкими ветвями кустарников, подростами лиственницы, могут поедать также семена, ягоды, плауны, папоротники, лишайники и грибы. К зиме пищухи запасают корма на зиму [Ербаева, 1988, Сагачева, 2007]. Весной питание может частично проходить за счет не съеденных зимних запасов.

Жевательный аппарат пищух приспособлен преимущественно к нарезанию пищи. Но перед этим пищухи предварительно размлачивают пищу, о чем свидетельствует более складчатое строение их передних премоляров [Гуреев, 1964].

Зубы пищуховых гипсодонтного типа, для них характерен постоянный рост. Зубная система пищух представлена следующей формулой  $I \frac{2}{1} C \frac{0}{0} P \frac{3}{2} M \frac{2}{3}$ .

Передняя пара резцов пищуховых имеют смещенную в медиальном направлении бороздку на передней поверхности. На режущем крае резцов имеется глубокая выемка [Громов, Ербаева, 1995]. При откусывании пищи нижние резцы пищух ударяются в заднюю пару верхних резцов. Нижние резцы пищух узкие и длинные. Также по сравнению с верхними резцами, нижние резцы менее изогнуты [Гуреев, 1964].

Верхние коренные зубы сужены в передне-заднем направлении. Четвертый премоляр, первый и второй моляры у пищух рассечены глубокой складкой посередине, входящей с внутренней стороны коронки зуба [Гуреев, 1964]. На втором верхнем премоляре имеются входящие складки на передней стороне коронки зуба. Третий верхний премоляр отличается от остальных зубов наличием входящей U-образной складки с наружной стороны коронки [Гуреев, 1964].

Нижние коренные зубы состоят из двух конидов призматической формы. Между собой кониды соединены узкой полосой цемента. По размеру передний и задний кониды примерно равны и имеют форму почти правильного ромба [Гуреев, 1964].

Коронка третьего нижнего премоляра северной пищухи состоит из трех сросшихся в различной степени конидов. Передний конид – антероконид, обособлен и соединяется с задней частью зуба посредством узкого перешейка. Второй и третий кониды разделены складкой с буккальной стороны. С

лингвальной стороны тоже может присутствовать складка (мезофлексид), различная по длине [Лисовский, 2004].

Как известно, пищуховые сформировались в олигоцене центральной Азии и являются одной из древнейших групп млекопитающих [Ербаева, 2015; Erbajeva 1994, 2007; Erbajeva, Zheng, 2005]. Благодаря благоприятным условиям обитания, в начале миоцена представители подсемейства *Synolagomyinae* смогли заселить Европу, северную Америку и Африку [Ербаева, 1988]. В раннем миоцене происходит сокращение представителей *Synolagomyinae* и формирование новой группы пищуховых – представителей подсемейства *Ochotoninae*. К позднему миоцену пищуховые достигли наибольшего таксономического разнообразия. В Европе и Азии появились такие роды пищуховых, как *Bellatonoidea*, *Prolagus*, *Pliolagomys*, *Ochotonoma*, *Ochotonoides* и *Ochotona*. Ископаемые остатки представителей этих родов были обнаружены в центральной и восточной Европе [Аргиропуло, Пидопличка, 1939; Гуреев, 1964; Топачевский, Скорик, 1977; Лунгу, 1981; Агаджанян, Ербаева, 1983; Рековец, 1985; Fostowicz-Frelik, 2010; Cermak, 2016], в окрестностях оз. Байкал и в западном Забайкалье [Базаров и др., 1976; Калмыков, 2015], а также в центральной Азии [Zheng, Li, 1982; Jin et al., 2021]. К концу миоцена численность этих родов стала резко сокращаться, некоторые роды полностью исчезают [Гуреев, 1964; Ербаева, 1988; Erbajeva, 1994, 2007, 2015; Cermak, 2010]. К концу позднего миоцена все роды *Synolagomyinae* вымерли [Erbajeva et al., 2011]. К концу плиоцена вымирают и представители *Ochotoninae*, за исключением одного рода *Ochotona*, сохранившегося до наших дней. Необходимо отметить, что таксономическое разнообразие рода *Ochotona* к концу плиоцена также снизилось. По предположению Ербаевой [Ербаева, 2015], образование современных видов рода *Ochotona* могло произойти в позднем плейстоцене и голоцене.

Одной из причин, с которой связывают вымирание и сокращение ареала охотонид в позднем миоцене и плиоцене, является расширение ареалов растений С4 в позднем миоцене (Edwards et al., 2010).

Первым продуктом фотосинтеза у большинства растений является фосфоглицериновая кислота, содержащая 3 атома водорода. Такие растения называются С3-растениями. У других растений первым продуктом фотосинтеза являются органические кислоты не с тремя, а с четырьмя атомами углерода – С4-растения. В то же время известно, что охотониды отдают явное предпочтение растениям С3 (Ge et al., 2012; Ge et al., 2013).

Изучению изменчивости современных пищуховых было уделено особое внимание. Долгое время существовали две схемы деления пищух группы *alpina-hyperborea*. Одни авторы выделяли два вида: *O. alpina* и *O. hyperborea* [Огнёв, 1940; Соколов и др., 1994; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Hoffmann, 1993]. С другой точки зрения существовал только один вид *O. alpina* [Аргиропуло, 1948; Гуреев, 1964; Corbet, 1978]. Окончательно этот вопрос был решен после изучения кариотипов северной и алтайской пищух, по результатам которых они были разделены на два вида [Воронцов, Иваницкая, 1973]. Отдельный видовой статус был выделен и для хэнтэйской пищухи [Формозов, Баклушинская, 1999]. Благодаря проведенным молекулярным, морфологическим и биоакустическим исследованиям, систематика пищух рода *Ochotona* за последние несколько лет претерпела некоторые изменения. Так маньчжурская, туруханская и корейская пищухи, которые считались подвидами северной и алтайской пищух, были повышены до вида [Формозов и др., 2006; Lissovsky, 2005; Lissovsky et al., 2007, 2008]. В 2014 году, при проведении молекулярно-генетических исследований было предположено, что особи северной пищухи из заповедника «Бастак» и хребта Сихоте-Алиня являются разными подвидами [Картавцева и др., 2014]. На основе морфологического исследования черепов, Лисовский А.А. описал новый подвид маньчжурской пищухи *Ochotona mantchurica loukashkini* с хребта Малый Хинган [Lissovsky, 2015]. По звуковым сигналам, морфологическим исследованиям черепа и генетическим исследованиям на Приморском хребте Иркутской области были обнаружены особи туруханской пищухи [Борисова и др., 2022]. Ранее считалось, что там обитает только северная пищуха.

Ископаемые остатки пищух рода *Ochotona* на востоке Азии известны из позднеплейстоценовых и голоценовых отложениях. Так остатки *O. dauurica* были найдены на территории Бурятии, Забайкалья, северного Китая [Ербаева, 1988; Ербаева и др., 1997; Борисова и др., 2020]. Остатки северной пищухи известны из нескольких местонахождений: отложения Мамонтовой горы (Якутия), обнажения Мамонтов обрыв (р. Майн на Чукотке), пещер Блинец и Медвежий Клык (Приморье) и Китая [Оводов, 1977; Алексеева, Голенищев, 1986; Алексеева, 1986, 2020; Громов, Ербаева, 1995; Панасенко, Тиунов, 2010; Averianov, 2001; Zhang, Kawamura, 2008]. Ископаемые остатки альпийской пищухи известны только из западного и юго-западного Алтая [Лисовский, 2004]. Данные об ископаемых местонахождениях *O. turuchanensis*, *O. mantchurica*, *O. coreana* и *O. hoffmanni* в настоящее время отсутствуют.

## ГЛАВА 2. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМОЙ ФАУНЫ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

### 2.1. Пещера Коридорная

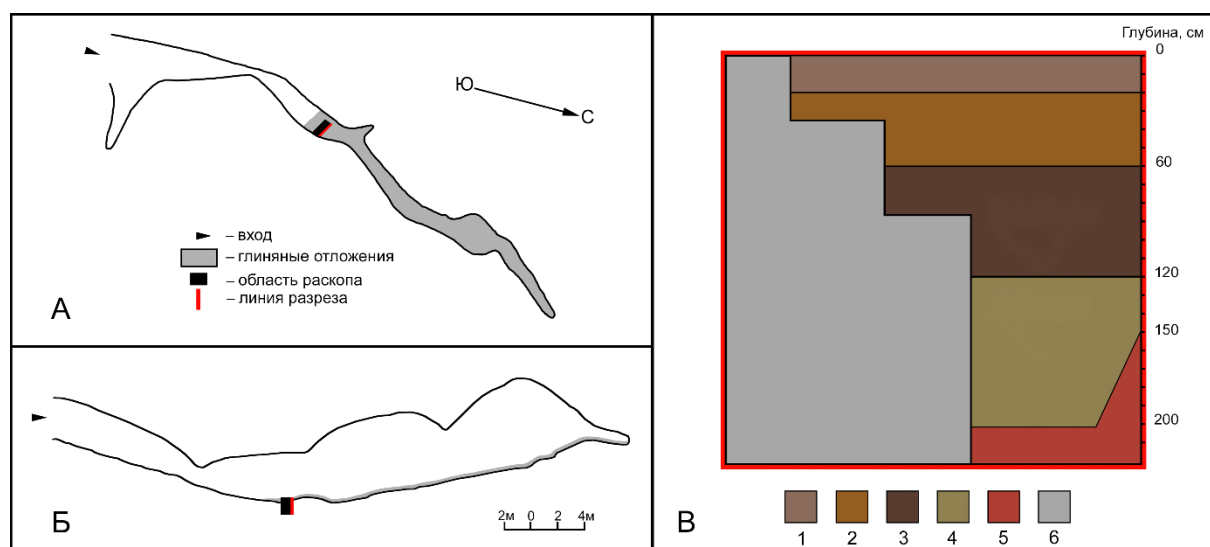
Пещера Коридорная расположена в Еврейской автономной области (Дальний Восток России) в южной части Помпеевского хребта (Рисунок 1), на правом берегу реки Столбуха ( $48^{\circ}00'$  с.ш.,  $130^{\circ}59'$  в.д.). Помпеевский хребет является частью Хингано-Буреинской горной системы, расположенной на северо-западе Еврейской автономной области. Высота Помпеевского хребта увеличивается с юга на север (от горы Синюха (679 м) до пика Царь (1013 м)). Южная и юго-восточная части Помпеевского хребта возвышаются над заболоченной низиной реки Амур, и многочисленные притоки реки Амур (Самара, Малая Самарка, Осиновка, Кулемная, Луговая и Мами) стекают с этой части хребта.



Рисунок 1 – Местонахождение пещеры Коридорная.

Окружающий вид ландшафта – низкогорные среднерасчлененные эрозионно-денудационные на мезозойских и палеозойских карбонатных породах с кедрово-широколиственными лесами и производными смешанными широколиственными и мелколиственными лесами на бурых лесных почвах [Фетисов, 2018]. На южных сухих склонах распространены дубняки с леспедецей двуцветной, лещиной и разнотравьем. Кроме дуба произрастают береза даурская, липа амурская, ясень маньчжурский, бархат амурский, орех маньчжурский, маакия амурская [География Еврейской автономной области – 2018].

Вход в пещеру расположен на высоте 230 м над уровнем моря и обращен на юго-юго-восток. Вход начинается пологим спуском, дно которого покрыто камнями разного размера, переходящим в подъем примерно в средней части пещеры. С начала подъема дно покрыто глиной. Общая длина пещеры составляет около 45 м [Юшманов и др., 2009]. В пещере был заложен шурф перед началом подъема (Рисунок 2А, Б).



**Рисунок 2** – План (А) и разрез (Б) пещеры Коридорная [по: Юшманов и др., 2009, с дополнениями] и схема разреза отложений по северо-восточной стенке шурфа (В). Описание литологических слоев 1–6 приведено в разделе 2.1.

Первоначальная площадь раскопа составляла 1,7x1,1 м. Начиная с глубины 0,35 м площадь раскопа уменьшили до 1,2x1,1 м, с глубины 0,8 м и ниже площадь раскопа составляла 0,8x1,1 м. Общая глубина раскопа составила 2,1 м (Рисунок 2

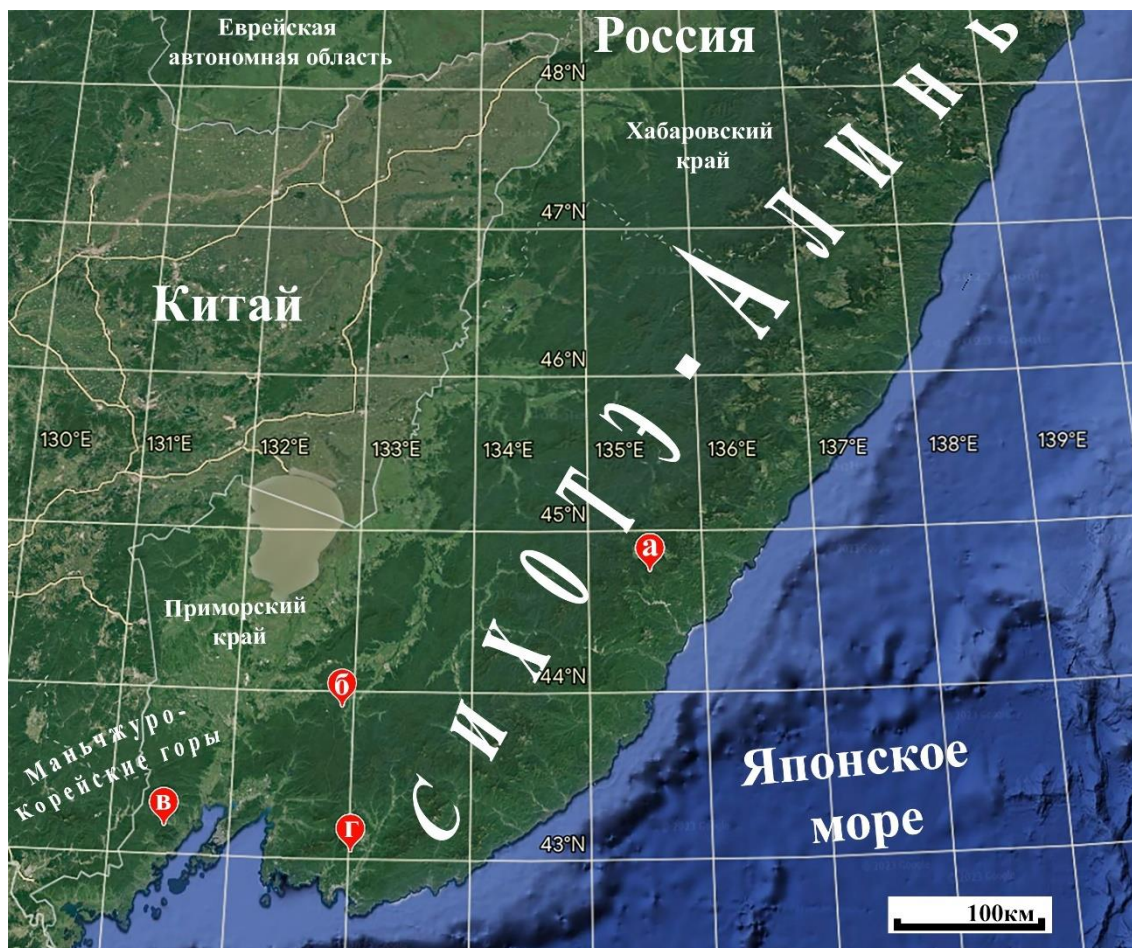
В). На основе литологических характеристик породы, в раскопе можно выделить следующие слои: 1 – светло-бурый средний суглинок; 2 – буро-охристый тяжелый суглинок; 3 – бурый тяжелый суглинок; 4 – желто-бурая глина; 5 – красная рассыпчатая глина, много мелкой хорошо окатанной гальки; 6 – пещерные отложения.

Радиоуглеродное датирование методом ускорительной масс-спектрометрии (AMS) позволило установить возраст пястной кости косули (глубина 110-120 см, слой 3) равный  $> 49435$  лет назад (IGANAMS-7598) [Voyta et al., 2021]. Еще одна радиоуглеродная датировка была получена по фрагменту кости лошади (глубина 160-170 см, слой 4), равная  $> 50000$  лет назад [Kusliy et al., 2020]. Полученные датировки соответствуют времени между холодным ранним вюрмом и теплым средним вюрмом (MIS 3) (= черноручьинский этап [Короткий и др., 2005]).

## 2.2. Пещера Тетюхинская

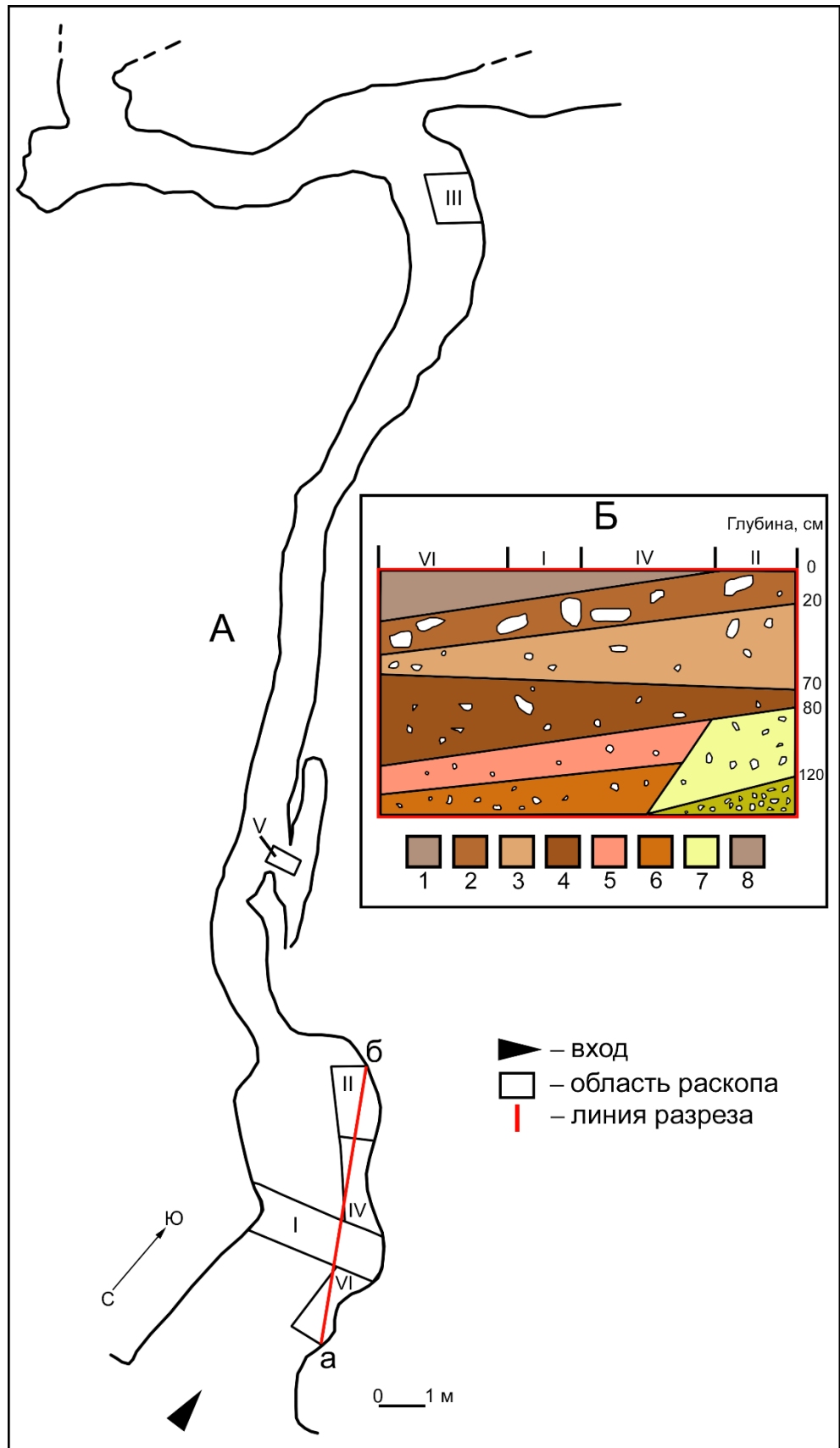
Пещера Тетюхинская расположена на территории Приморского края в средней части Сихотэ-Алиня недалеко от города Дальнегорска в поздне триасовых известняках ( $44^{\circ} 35'$  с.ш.,  $135^{\circ} 36'$  в.д) (Рисунок 3а). Основная растительность в окрестностях пещеры представлена вторичным широколиственным лесом.

Вход в пещеру расположен на высоте 410 метров над уровнем моря и обращен на юг. Общая глубина пещеры составляет около 31,5 метров, суммарная протяженность описанной части пещеры 350 м [Гасилин и др., 2013]. В период с 2012 по 2015 года М.П. Тиуновым были заложены шесть шурфов, четыре из которых расположены в привходовом гроте (Рисунок 4).



**Рисунок 3** – Местонахождения пещер Тетюхинская (а), Перспективная (б), Сухая (в) и Медвежий Клык (г).

Отложения шурфов в привходовом гроте были выбраны до материнской породы. В литологических слоях шурфов отмечалась неоднородность, связанная с роющей деятельностью могоер и барсука. При этом последовательность самих слоев хорошо прослеживалась. Всего было выделено 8 литологических слоев: 1 – серовато-коричневый средний суглинок; 2 – коричневый средний суглинок с крупными камнями; 3 – коричневатый тяжелый суглинок с мелкими камнями; 4 – коричневый средний суглинок с мелкими камнями; 5 – желтовато-коричневый легкий суглинок с мелкими камнями; 6 – светло-коричневый суглинок с мелкими камнями; 7 – желтоватая глина с мелкими камнями; 8 – темно-желтая глина с мелкими многочисленными обломками известняка.



**Рисунок 4** – План (А) пещеры Тетюхинская и схема разреза отложений по линии а-б (Б). Описание литологических слоев 1–8 приведено в разделе 2.2. Цифрами I–VI обозначены места расположения шурфов. [по: Тиупов, Gusev, 2021 с дополнениями].

По костным ископаемым остаткам из отложений пещеры были получены следующие радиоуглеродные даты:  $39874 \pm 133$  лет назад (изолированный зуб гималайского медведя, шурф II, глубина 40-50 см, слой 3, NSK-850, UGAMS-21786) [Kosintsev et al., 2016];  $37673 \pm 950$  лет назад (зуб носорога, шурф I, глубина 50-60 см, слой 3, NSKA-851);  $20215 \pm 1000$  лет назад (кости млекопитающих, слой 3, SPb-1057) [Osipova et al., 2024]. Первые две полученные датировки соответствуют климатическому оптимуму среднего вюрма (MIS 3), для которого характерно интенсивное повышение температур и установление режима влажности, сопоставимого с климатом среднего голоцена [Короткий и др., 2005]. Последняя датировка соответствует главному климатическому минимуму позднего вюрма (MIS 2) и максимуму позднеледниковой регрессии мирового океана [Короткий и др., 2005].

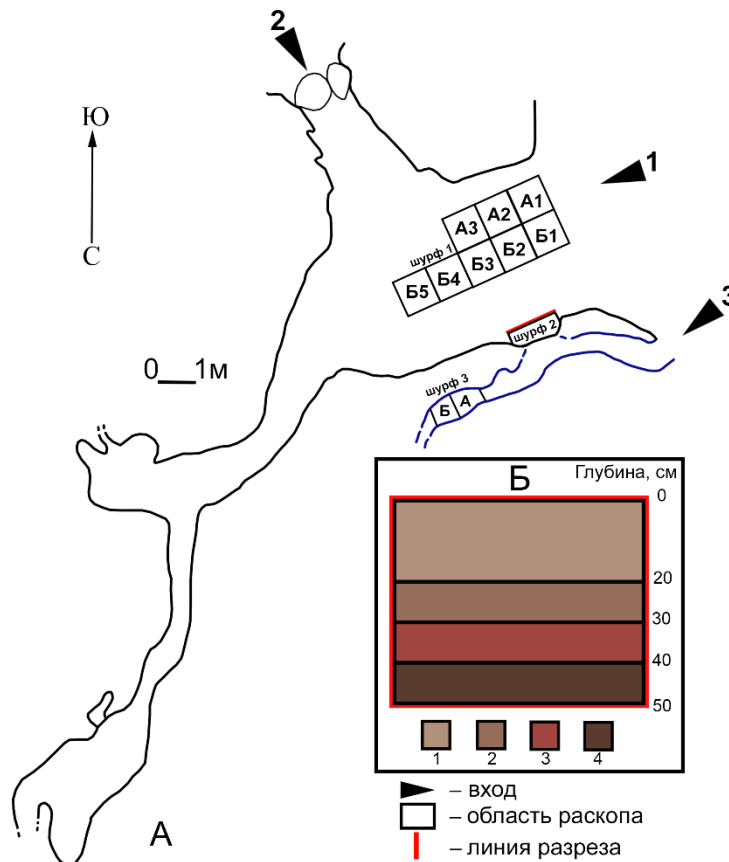
### 2.3. Пещера Перспективная

Пещера Перспективная расположена на территории Приморского края в южной части Михайловского района в скальном выходе известняка на склоне сопки в 20 метрах от уреза воды на левом берегу р. Левая Илистая ( $43^{\circ}39'820''$  с.ш.,  $132^{\circ}43'645''$  в.д.) (Рисунок 3б). Истоки р. Иистой – северная часть Шкотовского плато, относящегося к горам Пржевальского. Северная краевая часть плато покрыта кедрово-еловыми лесами с участием ели аянской, пихты белокорой, кедровой сосны корейской. На южных склонах плато развиты чернопихтово-широколиственные леса. Центральная часть занята темнохвойными пихтово-еловыми лесами с участием берез [Колесников, 1969].

Основной вход в пещеру имеет высоту 5,4 м при ширине до 4,3 м. Стены входа близки к вертикальным. За входом следует относительно большой привходовой грот с ровным горизонтальным залом, имеющим незначительное понижение вглубь пещеры. Пол покрыт гумусированным суглинком с большим количеством обломков известняка. В западном направлении от грота, вверх под

углом  $30^\circ$ , ведет наклонная галерея, которая оканчивается вторым выходом, размеры которого составляют 4 м в высоту и 2 м в ширину. Часть выхода завалена большим обломком известняка. Пол галереи покрыт обломками известняка различного размера. В дальней части привходового грота, вниз под углом  $25^\circ$ , вглубь известняка уходит наклонная галерея, которая переходя в углубление поменьше, заканчивается небольшой полостью. Пол галереи глинистый, завален обломками известняка различного размера. На левой по ходу от основного входа стене в ее верхней части есть ниша с отходящей из нее верхней частью пещеры, имеющей отдельный выход наружу (вход 3).

В период с 2021 по 2023 годы в пещере был заложен один археологический раскоп и два шурфа. Археологический раскоп имеет площадь  $8 \text{ м}^2$  (шурф 1), площадь расположенного рядом небольшого раскопа составляет около  $1 \text{ м}^2$  (шурф 2), площадь раскопа, заложенного в верхней части пещеры, равна  $2 \text{ м}^2$  (шурф 3) (Рисунок 5).



**Рисунок 5** – План (А) пещеры Перспективная и схема разреза отложений по северо-западной стенке шурфа 2 (Б). Описание литологических слоев 1–4 приведено в разделе 2.3.

В археологическом раскопе сверху находились лёгкие суглинки различной окраски (серо-коричневого, светло-серого, серовато-рыжего цвета), а снизу культурного слоя — буро-коричневый и коричневато рыжий вязкий суглинок. Мощность культурного слоя достигала 70 см [Клюев и др., 2023].

В отложениях раскопа были найдены археологические материалы, представленные обломками керамики и каменными изделиями. По различным характеристикам найденные материалы были отнесены к руднинской археологической культуре среднего неолита (7–6 тыс. л. н.) [Клюев и др., 2022]. В 2023 году при раскопках в верхней части пещеры были найдены несколько зубов человека.

В лаборатории радиоуглеродного датирования Beta Analytic с использованием AMS были получены две радиоуглеродные даты из шурфа 2:  $17510 \pm 60$  лет назад ( $21136 \pm 120$  кал.) (лопатка белой куропатки, глубина 20–30 см, слой 2, Beta-660121) и  $18550 \pm 60$  лет назад ( $22442 \pm 73$  кал.) (лопатка белой куропатки, глубина 40–50 см, слой 4, Beta-660120). Это время соотносится с наиболее холодным периодом в позднем плейстоцене с резкими изменениями растительного состава (MIS 2)[Короткий, 2005]. Еще одна AMS-дата из шурфа 3 получена в Лаборатории радиоуглеродного датирования Пекинского университета:  $6400 \pm 25$  лет назад ( $7321 \pm 51$  кал.) (зуб человека, глубина 0–5 см, BA231397).

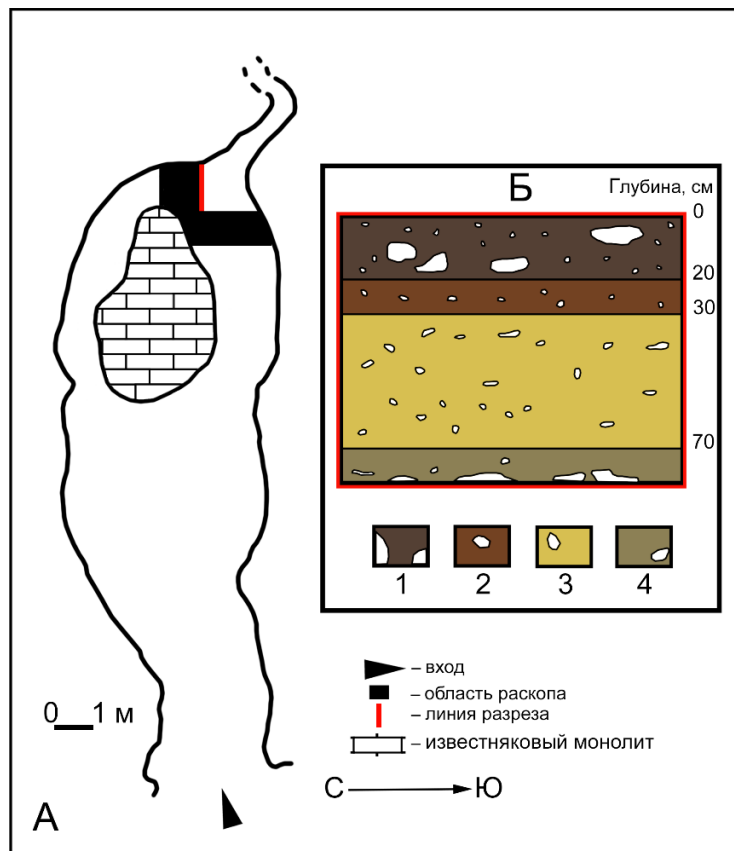
Таким образом, очевидно, что пещерные отложения из шурфа 1 и шурфа 3 являются одновозрастными и относятся к середине голоцена. Возраст отложений из шурфа 2 значительно отличается от возраста рядом расположенного шурфа 1. Вполне вероятно, что обрушение кровли и правой стены (от входа) привходового грота произошло в наиболее холодный период позднего плейстоцена. Сформировался относительно ровный пол грота из крупных известняковых валунов. Левая стена оставалась относительно стабильной и выступающий из стены камень, вскрытый в результате раскопок, служил присадой для хищной птицы. Большое количество костей птиц, целых нижних челюстей насекомых, пищух и грызунов, нижних челюстей ласки и горносталя позволяют считать, что

эти костные остатки происходят из погадок обыкновенного филина. В результате накопления погадок на камне и под ним сформировался холмик высотой около 0,4 м. Остальная площадь привходового грота, начиная с 0,5 м глубины, заполнялась отложениями в более позднее время.

## 2.4. Пещера Сухая

Пещера Сухая расположена на территории Приморского края в 3-5 км от поселка Барабаш в отрогах Восточно-Маньчжурских гор ( $43^{\circ}09'$  с.ш.,  $131^{\circ}28'$  в.д.) (Рисунок 3в). Преобладающий тип растительности в окрестностях местонахождения – вторичный дубово-широколиственный лес.

Пещера Сухая представляет собой горизонтальную полость, вход в которую расположен на высоте 126 м над уровнем моря и обращен на восток (Рисунок 6А).



**Рисунок 6** – План (А) пещеры Сухая и схема разреза отложений по южной стенке шурфа (Б). Описание литологических слоев 1–4 приведено в разделе 2.4. [по: Tiunov, Gusev, 2021 с дополнениями].

Длина пещеры составляет примерно 21 м, пол покрыт глинистыми отложениями с большим количеством обломков известняка. В дальней части пещеры был заложен шурф глубиной 80 см. В шурфе было выделено четыре литологических слоя: 1 – буроватый тяжелый суглинок с включениями крупных камней; 2 – коричневая глина, с мелкими камнями; 3 – буро-палевая глина, с мелкими камнями; 4 – желто-бурая глина с крупными камнями в нижней части литологического слоя.

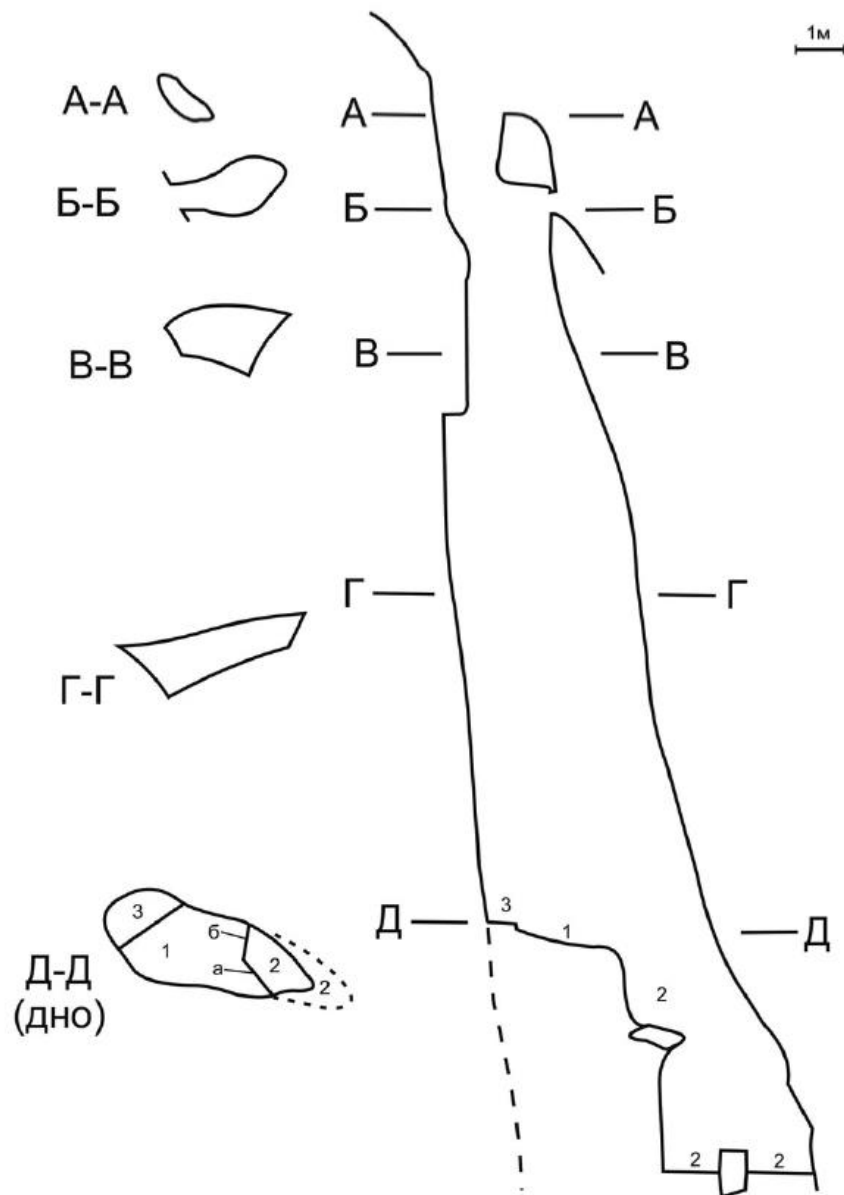
По остаткам крупных млекопитающих в отложениях пещеры с помощью AMS метода были получены четыре радиоуглеродные даты [Косинцев и др., 2020; Tiunov, Gimranov, 2020]:  $24440 \pm 90$  лет назад, NUTA2–1527;  $25570 \pm 90$  лет назад, NUTA2–1529;  $48400 \pm 1700$  лет назад, UCIAMS–211763;  $51300 \pm 2500$  лет назад, UCIAMS–211762 (Рисунок 6 В). Значение этих дат соотносятся с теплыми периодами конца раннего вюрма и среднего вюрма (MIS 3, MIS 2), с преобладанием темнохвойной тайги с элементами широколиственных пород [Короткий и др., 2005].

## 2.5. Пещера Медвежий Клык

Пещера Медвежий Клык расположена на территории Приморского края на хребте Лозовый (Чандалаз) ( $43^{\circ}01.72'$  с.ш.,  $133^{\circ}01.38'$  в.д.) (Рисунок 3г). Хребет Лозовый находится в южных отрогах горной системы Сихотэ-Алинь и является самым крупным древним карстовым рифом на Дальнем Востоке. Длина его составляет 7,5 км, ширина 2 км, самая высокая точка (пик Чертов Утес) расположена на высоте 760 метров над уровнем моря. В настоящее время различные участки хребта покрыты дубовыми редколесьями, кустарниковыми и травяными зарослями, широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, имеются также безлесные участки, покрытые лугами, каменистыми осыпями и скалистыми утесами [Дудкин, 1998].

Вход в пещеру расположен на высоте 465 м над уровнем моря, обращенный вверх. Входное отверстие представлено узкой щелью от 1 до 0,55 м. Полость пещеры представлена расширяющимся сверху вниз колодцем карстового происхождения, общая глубина которого первоначально была равна 17,4 м (Рисунок 7). Из-за своей формы, данная пещера служила для животных, обитающих на прилегающей территории, природной ловушкой.

В юго-восточной части дна пещеры был заложен шурф, глубина которого составила 5,4 м [Панасенко, Тиунов 2010] (Рисунок 7).



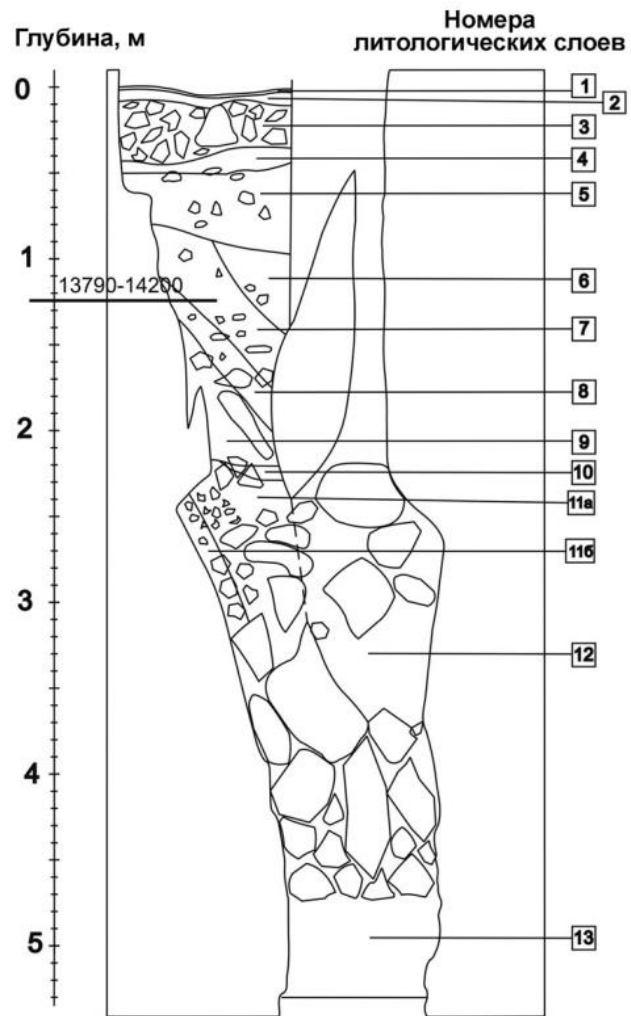
**Рисунок 7** – Разрез-развертка пещеры Медвежий Клык и схема шурфа. 1 – уровень дна, 2 – шурф (а – стенка шурфа, б – закрытая стенка), 3 – отсыпанная ступенька на дне [Панасенко, Тиунов, 2010].

На основе литологических характеристик было выделено 13 слоев (Рисунок 8). Слой 1 (горизонт 1) – антропогенный, из плотно утрамбованной темно-коричневой глины и гумуса, с мелкими костными остатками, мелким щебнем, битым стеклом, окурками, фрагментами ткани; глубина 0,03–0,06 м. Слой 2 (горизонт 1, 2) – плотный гумус с включениями костных остатков и щебня; глубина 0,04–0,11 м. Слой 3 (горизонты 2–8) – каменный завал, заполненный черно-коричневой гумусированной супесью, наличие пустот с остатками древесины; глубина 0,1–0,45 м. Слой 4 (горизонты 8–9) – черная гумусированная супесь с включениями щебня и большого количества мелких костей; глубина 0,38–0,51 м. Слой 5 (горизонты 9–18, кроме квадрата А1 18 горизонта) – темно-коричневый суглинок с включениями мелкого и крупного щебня, большого количества костных остатков и раковин моллюсков; глубина 0,49–0,95 м. Слой 6 (горизонты 17–26, квадрат А2) – серый суглинок с включением щебня и глыб; 0,9–1,4 м. Слой 7 (горизонты 5–17, квадрат А1), горизонты 18–31, квадраты А1 и А2) – рыжий суглинок с включением отдельных глыб; глубина 0,8–1,7 м. Слой 8 (горизонты 21–26, квадрат А1, горизонты 27–36) – серый суглинок с линзой рыжего суглинка; глубина 1,1–1,95 м. Слой 9 (горизонты 25–39) – коричневый суглинок с включениями крупного щебня и одиночных глыб; глубина 1,38–2,18 м. Слой 10 (горизонты 39–40) – тяжелый суглинок серого цвета; глубина 2,2–2,3 м. Слой 11а – темно-коричневый суглинок с многочисленными включениями крупного щебня, камней и глыб. Много пустот; глубина 2,37–3,2 м. Слой 11б (горизонты 39–52, 40'–44', 45, 47') – рыжий суглинок, состав включений такой же, как в слое 11а. Граница между ними выделяется по цвету, четкая, проходит вдоль левой стены пещеры на расстоянии 10–15 см от нее; глубина 2,2–3,4 м. Слой 12 (горизонты 45'; 46–52; 48'–50'; 53–61) – тяжелый суглинок серого и рыжего цвета. Переходит в глыбовый завал с пустотами, представлен перемешанным материалом, который попал сюда из верхних слоев при разборе глыбового завала; глубина 2,45–3,75 м. Слой 13 (горизонты 100–111; 100а–108а) – начинается ниже глыбового завала. Коричневый суглинок с включениями небольшого количества щебня. Вскрыт не полностью.

По остаткам млекопитающих в отложениях пещеры с помощью AMS метода было получено девять радиоуглеродных дат [Панасенко, Тиунов, 2010; Omelko et al., 2020]: > 44630 лет назад, слой 13, AA-98291; 20410–19410 лет назад, AA-90673 и 13950–13490 лет назад, AA-98290, слой 11, нижняя часть; 39540–35210 лет назад, AA-90672 и > 44170 лет назад, AA-98289, слой 11, верхняя часть; 11260–10790 лет назад, AA-90670 и 14250–13760 лет назад, ГИН-13479, слой 7; 5910–5730 лет назад, слой 5, AA-90669; 2300-2000 лет назад, слой 3, AA-90668. Значения дат для слоя 13 и 11 оказались неточными, но они вполне могут охватывать период конца раннего вюрма, начало и конец среднего вюрма (MIS 3, MIS 2) [Omelko et al., 2020]. Значения дат из слоев 7, 5, 3 соотносятся с периодами раннего, среднего и позднего голоцена (MIS 1).

Климат в начале голоцена был прохладным и сухим [Короткий, 2005]. Для периода среднего голоцена было характерно повышение среднегодовой температуры на 3-5°C по сравнению с современными значениями, сильные летние муссоны и преобладание лиственной (ясень, вяз, береза) и сосново-лиственной растительности [Короткий, 2005; Razjigaeva et al., 2017]. В позднем голоцене климат был похож на современный, но с некоторыми колебаниями. На восточном побережье Приморья отмечалось похолодание (1750–2200 лет назад) [Razjigaeva et al., 2018]. Для южного Сихотэ-Алиня почти в это время отмечалось временное потепление (2015–2250 лет назад) [Razjigaeva et al., 2017]. Из растительности в этот период преобладали лиственные леса с примесью корейской сосны [Короткий, 2005].

По итогам различных исследований ископаемых остатков, в отложениях пещеры Медвежий Клык были найдены многочисленные кости млекопитающих, птиц, рыб, моллюсков и земноводных и проведены попытки палеореконструкций окрестностей пещеры в периоды позднего плейстоцена и голоцена [Прозорова и др., 2006; Панасенко, Тиунов 2010; Панасенко, Холин 2011, 2013; Омелько, Холин 2017; Ратников и др., 2023; Tiunov, Panasenko 2010; Tiunov 2016; Tiunov et al., 2016; Omelko et al., 2020].

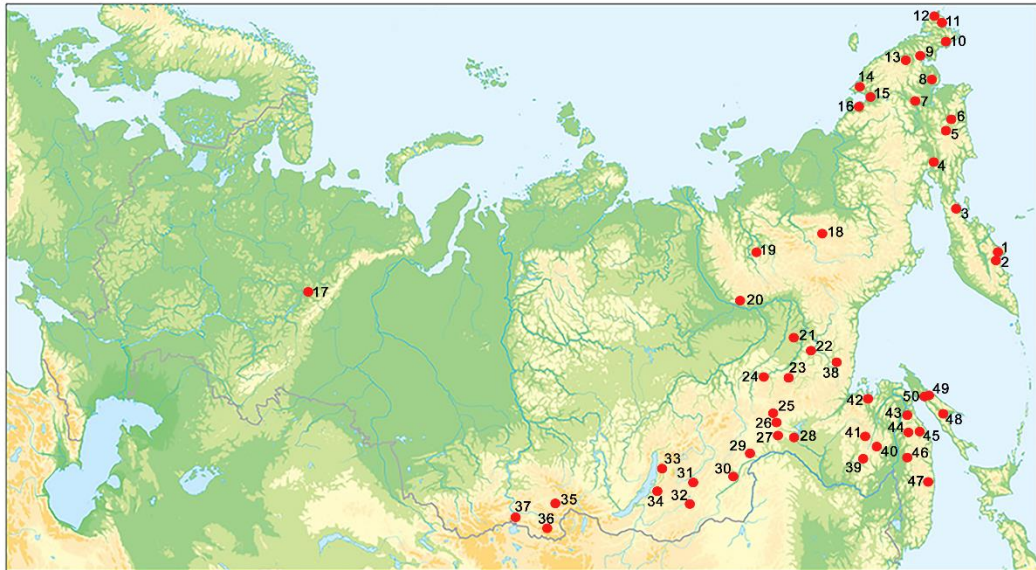


**Рисунок 8** – Схема разреза отложений по юго-западной стенке шурфа в пещере Медвежий Клык [Панасенко, Тиунов, 2010]. Описание литологических слоев 1–13 приведено в разделе 2.5.

## 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 (Приложение) 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) (Рисунок 9).



**Рисунок 9** – Точки сбора коллекционного материала современной северной пищухи. Описание номеров 1–50 представлено в Приложении.

### 3.2. Палеонтологический материал

Сбор ископаемого материала проводили с 2018 по 2023 гг., в карстовых полостях юга Дальнего Востока России, организованных лабораторией

териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Помимо этого, автором была проведена ревизия ископаемых остатков пищуховых из отложений пещер Тетюхинская и Медвежий Клык, полученных при раскопках в период с 2004 по 2015 годы.

Всего определено и использовано в работе 348 ископаемых костных остатков, главным образом, изолированных зубов верхней (ВЧ) и нижней (НЧ) челюсти (Таблица 1).

Таблица 1 – Количество костных остатков пищух в пещерах юга Дальнего Востока России.

Пещера	Вид	Количество костных остатков									Сумма
		P <sub>3</sub>	P <sup>2</sup>	P <sup>3</sup>	P <sup>4</sup>	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sub>2</sub>	НЧ	ВЧ	
Коридорная	<i>O. hyperborea</i>	22	12	48	–	–	38	–	–	1	121
	<i>T. khasanensis</i>	21	4	11	–	–	26	–	–	–	62
	<i>T. khinganica</i>	8	1	7	–	–	11	–	–	–	27
Тетюхинская	<i>O. hyperborea</i>	9	–	–	–	–	–	–	–	–	9
	<i>T. sikhotana</i>	5	–	4	2	3	–	3	–	–	17
Перспективная	<i>O. hyperborea</i>	5	5	–	–	–	–	–	1	–	11
	<i>T. khasanensis</i>	13	3	–	–	–	–	–	1	–	17
	<i>T. khinganica</i>	2	1	–	–	–	–	–	–	–	3
	<i>T. sikhotana</i>	2	1	–	–	–	–	–	–	–	3
Сухая	<i>T. khasanensis</i>	22	–	–	–	–	–	–	–	–	22
	<i>T. khinganica</i>	3	–	–	–	–	–	–	–	–	3
	<i>T. sikhotana</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
	<i>T. major</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Медвежий клык	<i>O. hyperborea</i>	41	–	–	–	–	–	–	–	–	41
	<i>T. khasanensis</i>	10	–	–	–	–	–	–	–	–	10
Всего		165	27	70	2	3	75	3	2	1	348

**Примечание:** P<sub>3</sub> – третий нижний премоляр; P<sup>2</sup> – второй верхний премоляр; P<sup>3</sup> – третий верхний премоляр; P<sup>4</sup> – четвертый верхний премоляр; M<sup>1</sup> – первый верхний моляр; M<sup>2</sup> – второй верхний моляр; M<sub>2</sub> – второй нижний моляр; НЧ – нижняя челюсть; ВЧ – верхняя челюсть.

### 3.3. Сбор палеонтологического материала

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.

При написании номеров ископаемых зубов, найденных в пещерах Приморского края, использовали следующую аббревиатуру: RPRV: R – Россия, PR – Приморье, V – Владивосток; TetC – пещера Тетюхинская; SukC – пещера Сухая, PersC – пещера Перспективная, MKC – пещера Медвежий Клык. Ископаемые экземпляры из пещеры Коридорная нумеровались следующим образом: FSC RJARV–KorC: FSC – Федеральный научный центр, R – Россия, JAR – Еврейская автономная область, V – Владивосток; KorC – пещера Коридорная.

Для обозначения временных интервалов плейстоцена и голоцена в работе использовали схемы, составленные А.М. Коротким [Короткий и др., 1997, 2005].

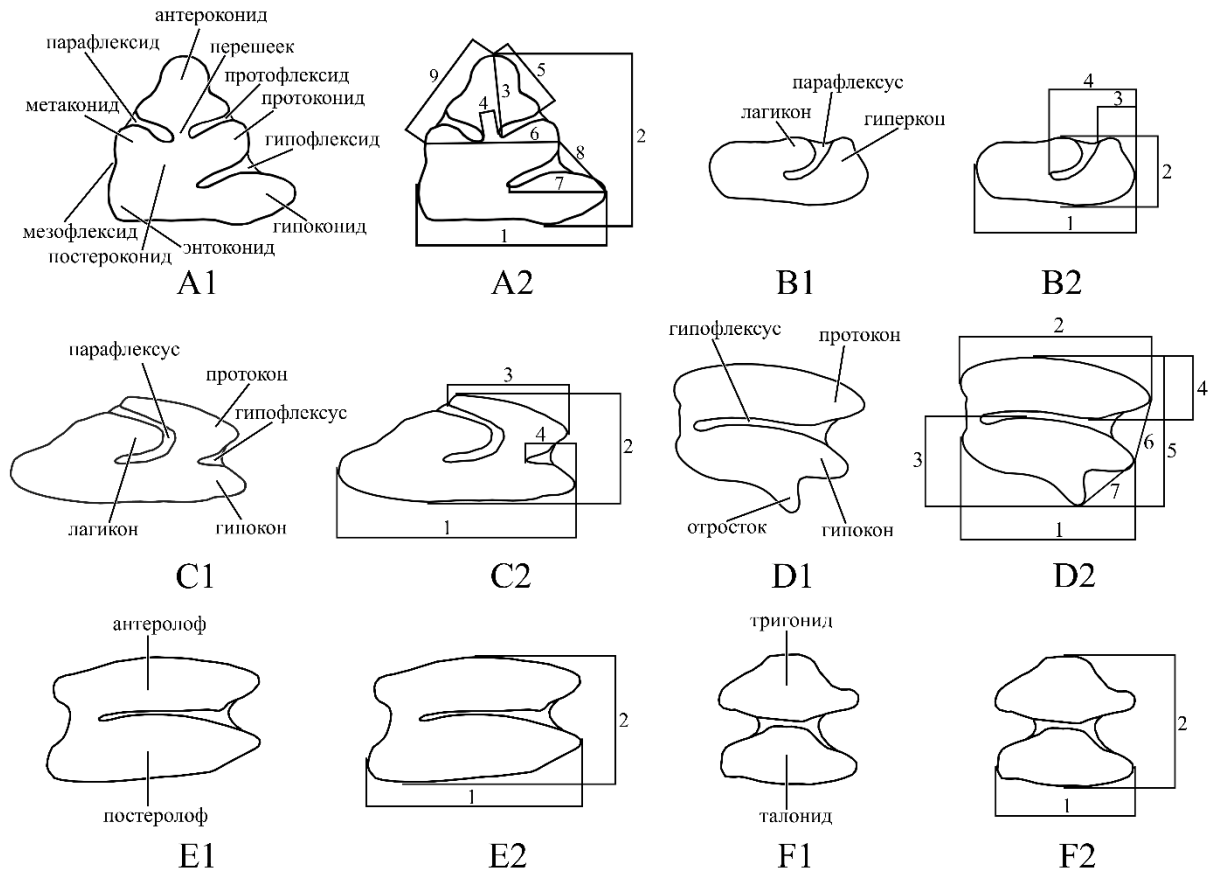
#### **3.4. Анализ окклюзионной поверхности премоляров и моляров**

При описании окклюзионной поверхности зубов использовали терминологию из работ Лопеза-Мартинеса [Lopez-Martnez, 1986], Фостович-Фрейлик [Fostowicz-Frelik, 2008] и Чермака [Cermak, 2009] (Рисунок 10). 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).

При составлении иллюстраций, включающих фотографии зубов или зарисовки окклюзионной поверхности, нумерация зубов и зарисовок осуществляли с помощью букв английского алфавита.

Для улучшения контрастности и яркости, для готовых иллюстраций проводили постобработку с помощью программного обеспечения Adobe® Photoshop® software. Измерение ископаемых зубов проводили по фотографиям с помощью программного обеспечения Adobe® Photoshop® software.

Измерение и зарисовки жевательной поверхности зубов северной пищухи из коллекции Зоологического музея МГУ проводили с помощью бинокулярного микроскопа Zeiss Stemi SV 6 с окулярным микрометром и рисовальным аппаратом. Увеличение окуляра составляло 10х, объектива 5х.



**Рисунок 10** – Оклюзионная 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 гипофлексиде; 8 – расстояние от протокониде до гипоконида; 9 – расстояние между самой лингвальной точкой метаконида и самой выступающей точкой на вершине антероконида; (B2) 1 – ширина зуба; 2 – длина зуба; 3 – расстояние от самой начальной точки парафлексуса до самой лингвальной точки гиперкона; 4 – расстояние между самой глубокой точкой парафлексуса и самой лингвальной точкой гиперкона; (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 (Рисунок 10А2, В2, С2, D2). В качестве группирующей переменной для современного материала в анализе использовали значение выборки, а при сравнении ископаемого материала в качестве группирующей переменной использовали значение предполагаемого «вида». Классификацию групп осуществляли с помощью вычисления расстояния Махаланобиса и функции матричной классификации методом “складного ножа” (jackknife). Так как объем исследуемых выборок  $n > 100$ , для вычисления достоверности расстояний Махаланобиса использовали значение уровня значимости  $p$ -level, равное 0,01 [Наследов, 2004]. Для вычисления достоверности различий между выборками был рассчитан критерий Стьюдента [Малков, 2005]. Для различия малых выборок в работе использовали критерий U-критерий Манна — Уитни. Для анализа использовали только зубы взрослых особей. Молочные зубы пищух *Ochotona* отличаются от коренных более выраженным трехсегментным строением, строением коронки и сужением зуба к вершине жевательной поверхности [Гуреев, 1964; Lisovsky, 2004], из-за чего значения этих показателей могут существенно влиять на достоверность результатов статистического исследования.

Статистическую обработку материала проводили с использованием программного обеспечения Statistica 13, Systat 12.00.08, SPSS Statistics 26.0.0.0 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 $P_3$ .

Изменение этого признака зависит от расположения по отношению друг к другу пара- и протофлексидов; длины и строения этих флексидов и расположения относительно вершины антероконида. Были выделены три формы положения перешейка: **I – изогнутый**, **II – S-образный**, **III – прямой** (Рисунок 11).



**Рисунок 11** – Формы перешейка  $P_3$ . Обозначения: I – изогнутый перешеек, II – S-образный перешеек, III – прямой перешеек. Пунктирная линия показывает направление перешейка относительно вершины антероконида.

При изогнутом перешейке протофлексид расположен ниже парафлексидов, за счет чего от начала середины перешейка до вершины антероконида можно

провести изогнутую линию. При S-образном перешейке в нижнем положении находится парафлексид и, следовательно, линия от начала перешейка до вершины антероконида имеет форму изогнутой в двух положениях кривой (Рисунок 11). При прямом перешейке парафлексид и протофлексид находятся один напротив другого, за счет чего можно провести прямую линию от начала перешейка до вершины антероконида.

### 3.6.2. Форма антероконида P<sub>3</sub>.

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 антероконида (Рисунок 12).

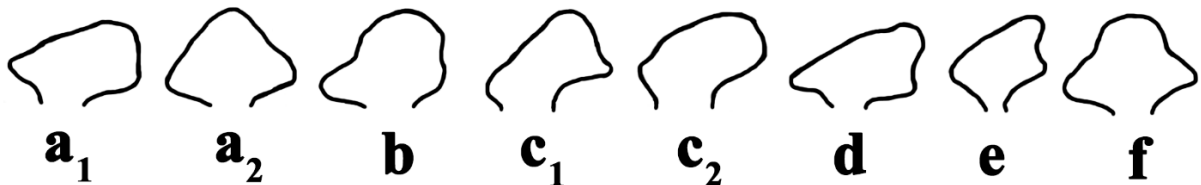


Рисунок 12 – Формы антероконида P<sub>3</sub>. Обозначения в тексте.

**a<sub>1</sub>**. Антероконид в виде ромба, без выраженной либо с едва заметной входящей складкой на лабиальной стороне.

**a<sub>2</sub>**. Антероконид в виде ромба без выраженных отростков и складок.

**b**. Антероконид закруглен, с выраженным отростком с лингвальной или лабиальной сторон.

**c<sub>1</sub>**. Антероконид в виде овала с коротким отростком на лабиальной стороне.

**c<sub>2</sub>**. Антероконид в виде овала без выраженных отростков.

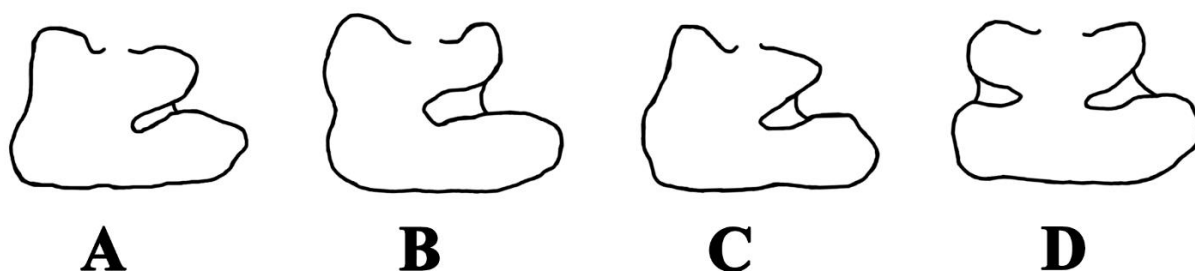
**d**. Антероконид в виде ромба или трапеции. В отличие от остальных форм, данная форма характеризуется наличием входящей складки с лабиальной стороны, плоской верхней частью складки парафлексиды и длинной лингвальной стороной.

**e**. Антероконид в виде ромба, с вытянутой вершиной, имеет входящую складку и небольшой отросток на лабиальной стороне.

**f.** Антероконид в виде трапеции, с выраженными отростками с лингвальной и лабиальной сторон. Вершина антероконида плоская либо конической формы. В редких случаях отростки с лингвальной и лабиальной сторон могут быть едва заметны.

### 3.6.3. Форма постероконида P<sub>3</sub>.

Наиболее характерными изменяющимися структурами являются строение протокониды, наличие/отсутствие на постерокониде мезофлексида (Рисунок 13).



**Рисунок 13** – Формы постероконида P<sub>3</sub>. Обозначения в тексте.

**A.** Широкий протоконид, с вытянутой в прямом направлении вершиной относительно вершины гипоконида.

**B.** Широкий протоконид, закруглен, и своей вершиной вытянут вверх в сторону антероконида.

**C.** Протоконид очень короткий и имеет заостренное, треугольное строение.

**D.** Единственная форма с наличием предполагаемого аберрантного признака – мезофлексида.

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

Северная пищуха (*Ochotona hyperborea* Pallas, 1811) относится к одному из наиболее широко распространенных видов Северной Азии. Обитание этой пищухи связано преимущественно с каменистыми россыпями на открытых и покрытых лесом и кустарником горных склонах, побережьях рек и морским побережьем. Благодаря своему широкому распространению, этот вид привлекал внимание исследователей к изучению различных аспектов его изменчивости.

Проводили изучения географической изменчивости черепа [Lisovsky, 2003], молекулярно-генетические [Lisovsky, 2014; Картавцева и др., 2014], кариологические [Воронцов, Иваницкая, 1973] и биоакустические исследования [Лисовский, 2005; Kawamichi, 1981; Lisovsky, Lisovskaya, 2002].

В 2005 году была исследована изменчивость предупреждающих об опасности сигналов криков пищух группы *alpina-hyperborea*, в результате которой для ареала северной пищухи были выделены три акустические формы: северная (Камчатка, Чукотка, Полярный Урал, плато Путорана), южная (Хангай, Тува, Саяны, Забайкалье, вдоль Амуро-Якутской магистрали) и восточная (Хоккайдо, Сахалин, Сихоте-Алинь, окрестности Хабаровска, Зейский заповедник) [Лисовский, 2005].

Отдельный интерес представляет изучение изменчивости третьего нижнего предкоренного зуба  $P_3$ , так как этот зуб чаще всего используется при идентификации ископаемых пищух, остатки которых зачастую представлены только отдельными зубами. В начале двухтысячных годов Лисовский А. А. предложил использовать строение этого зуба для исследования изменчивости пищух с помощью методов многомерной статистики [Лисовский, 2000]. Позднее при помощи этих методов были исследованы ископаемые зубы северной пищухи из Денисовской пещеры, расположенной на Алтае. Было показано, что большую часть изменчивости составляет размерная компонента [Лисовский, Сердюк, 2004]. Проведенное недавно изучение изменчивости методом геометрической

морфометрии формы антероконида и передних складок (пара- и протофлексиды) у четырех современных видов пищух, одним из которых являлась северная пищуха, показало отсутствие значимых различий между исследуемыми видами по форме этих структур, что связывается с их значительной внутривидовой изменчивостью [Volkova, Lissovsky, 2018]. В то же время, в этой работе высокая внутривидовая изменчивость только фиксируется, а не рассматривается все пространство морфологических состояний формы третьего нижнего предкоренного зуба у исследуемых видов. Работы по изучению внутривидовой 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 (Рисунок 14).

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 15. Первой была рассчитана встречаемость форм перешейка. Большее 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 **a<sub>1</sub>-A**, **c<sub>1</sub>-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 **c<sub>1</sub>-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.

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

Рисунок 14 – Морфологическая классификационная таблица для P<sub>3</sub>. Подробное описание таблицы приведено в разделе 4.1.

Форма перешейка	Форма постероконида	Форма антероконида							
									
I  49,18	<b>A</b> 	<b>6,01</b> (11)	1,09 (2)	—	1,09 (2)	4,92 (9)	<b>6,56</b> (12)	2,73 (5)	<b>6,01</b> (11)
	<b>B</b> 	2,19 (4)	0,55 (1)	3,83 (7)	2,19 (4)	—	3,28 (6)	0,55 (1)	3,28 (6)
	<b>C</b> 	2,19 (4)	—	0,55 (1)	1,09 (2)	0,55 (1)	—	—	0,55 (1)
	<b>D</b> 	—	—	—	—	—	—	—	—
II  46,99	<b>A</b> 	3,83 (7)	3,28 (6)	1,09 (2)	3,83 (7)	3,83 (7)	4,37 (8)	1,09 (2)	<b>7,10</b> (13)
	<b>B</b> 	0,55 (1)	—	—	<b>6,01</b> (11)	0,55 (1)	4,92 (9)	3,83 (7)	1,64 (3)
	<b>C</b> 	—	—	—	—	—	—	—	0,55 (1)
	<b>D</b> 	—	—	—	—	—	0,55 (1)	—	—
III  3,83	<b>A</b> 	—	—	—	—	—	—	—	1,64 (3)
	<b>B</b> 	—	—	0,55 (1)	—	—	—	—	1,09 (2)
	<b>C</b> 	0,55 (1)	—	—	—	—	—	—	—
	<b>D</b> 	—	—	—	—	—	—	—	—

**Рисунок 15** – Частота встречаемости морфотипов P<sub>3</sub> (в %), приведенных на Рисунке 14. В скобках – число морфотипов. Жирным шрифтом выделена наибольшая частота встречаемости.

## 4.2. Морфометрическое исследование

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

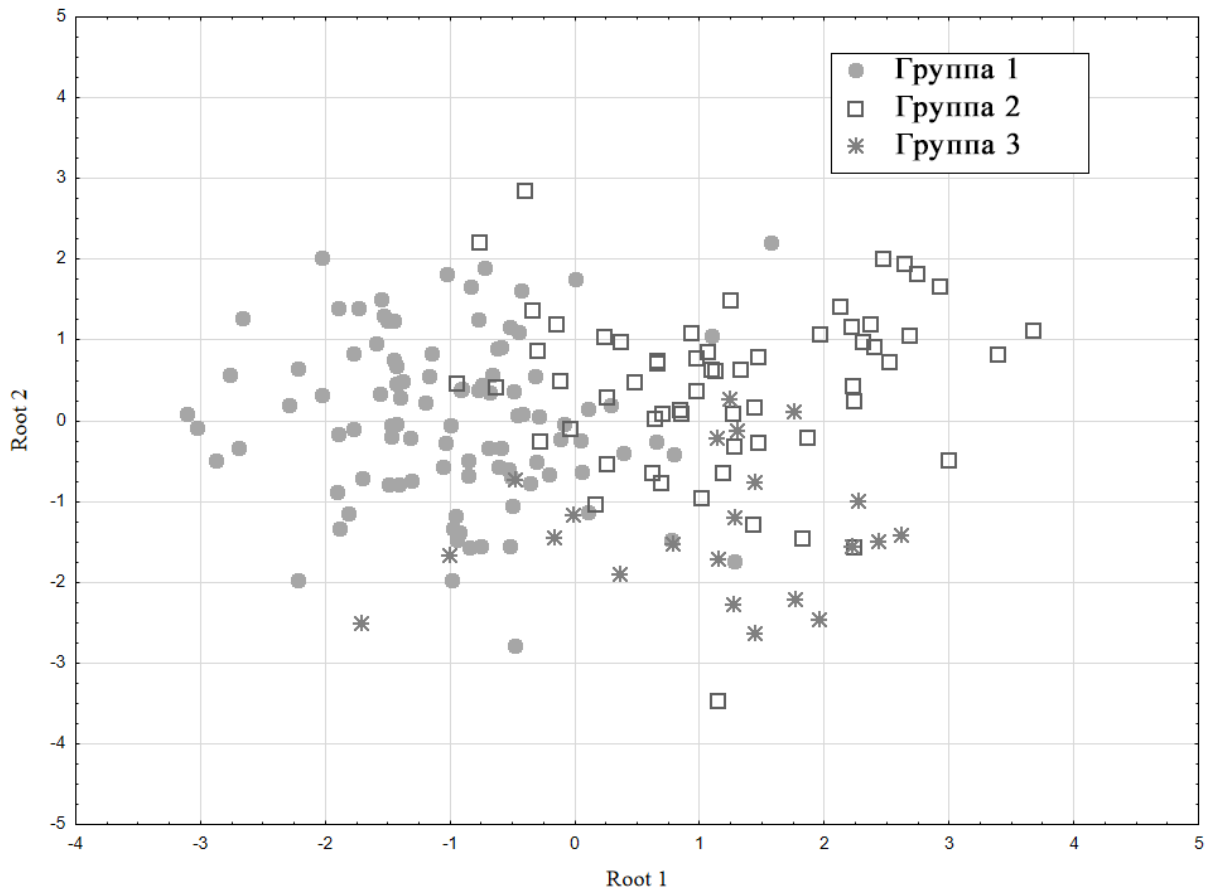
При проведении последовательного дискриминантного анализа выборки северной пищухи классифицировались между собой в несколько этапов. После первого этапа выборки с Чукотки, Камчатки и Полярного Урала оказались статистически отличны от остальных выборок, так как их значения уровня значимости  $p\text{-level} < 0.01$  (Таблица 2). Эти выборки были объединены в общую группу.

Таблица 2 – Квадраты расстояний Махаланобиса между выборками из 10 географических регионов

	Чукотка	Камчатка	Полярный Урал	Амурская область	Тува	Якутия	Забайкалье	Хабаровский край	Приморский край	Сахалин
Чукотка		1,42 (0,00)	5,75 (0,02)	12,88 (0,00)	5,27 (0,00)	7,94 (0,00)	6,05 (0,00)	7,78 (0,00)	10,74 0,00	11,37 (0,00)
Камчатка	1,42 (0,00)		5,97 (0,02)	8,87 (0,00)	3,22 (0,00)	4,85 (0,00)	3,16 (0,00)	4,28 (0,00)	7,54 (0,00)	6,60 (0,00)
Полярный Урал	5,75 (0,02)	5,97 (0,02)		22,75 (0,00)	10,21 (0,00)	14,64 (0,00)	12,26 (0,00)	11,63 (0,00)	19,12 (0,00)	16,77 (0,00)
Амурская область	12,88 (0,00)	8,87 (0,00)	22,75 (0,00)		4,67 (0,00)	2,10 (0,27)	2,85 (0,05)	9,55 (0,00)	2,38 (0,61)	8,96 (0,00)
Тува	5,27 (0,00)	3,22 (0,00)	10,21 (0,00)	4,67 (0,00)		1,08 (0,56)	2,33 (0,02)	7,74 (0,00)	7,03 (0,00)	8,27 (0,00)
Якутия	7,94 (0,00)	4,85 (0,00)	14,64 (0,00)	2,10 (0,27)	1,08 (0,56)		1,26 (0,30)	6,09 (0,00)	3,73 (0,16)	6,44 (0,00)
Забайкалье	6,05 (0,00)	3,16 (0,00)	12,26 (0,00)	2,85 (0,05)	2,33 (0,02)	1,26 (0,30)		3,94 (0,00)	2,36 (0,43)	3,44 (0,09)
Хабаровск	7,78 (0,00)	4,28 (0,00)	11,63 (0,00)	9,55 (0,00)	7,74 (0,00)	6,09 (0,00)	3,94 (0,00)		4,72 (0,09)	3,72 (0,14)
Приморский край	10,74 (0,00)	7,54 (0,00)	19,12 (0,00)	2,38 (0,61)	7,03 (0,00)	3,73 (0,16)	2,36 (0,43)	4,72 (0,09)		6,86 (0,04)
Сахалин	11,37 (0,00)	6,60 (0,00)	16,77 (0,00)	8,96 (0,00)	8,27 (0,00)	6,44 (0,00)	3,44 (0,09)	3,72 (0,14)	6,86 (0,04)	

**Примечание.** В скобках значение уровня значимости.

Следующий повторный этап дискриминантного анализа включал в себя оставшиеся не классифицированные выборки. Конечным результатом таких последовательных этапов стало объединение всех исследуемых выборок в три группы: группа 1, группа 2 и группа 3 (Рисунок 16). Группа 1 состоит из образцов зубов пищух Камчатки (n=28), Чукотки (n=68) и Полярного Урала (n=4). Группу 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).



**Рисунок 16** – Распределение экземпляров пищух в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам  $P_3$ .

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.

Исследованные зубы из группы 1 мельче подобных из группы 2 и группы 3 (Таблица 3). Размеры зубов из группы 2 и группы 3 схожи между собой.

Таблица 3 – Размеры зубов (мм) P<sub>3</sub> трех групп современной северной пищухи

Промеры	Группа 1		Группа 2		Группа 3	
	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max
1	1,16 ± 0,09	0,94 – 1,44	1,31 ± 0,12	1,00 – 1,52	1,33 ± 0,10	1,00 – 1,52
2	1,05 ± 0,09	0,84 – 1,30	1,23 ± 0,10	1,00 – 1,36	1,24 ± 0,11	1,00 – 1,36
3	0,44 ± 0,07	0,12 – 0,60	0,54 ± 0,07	0,32 – 0,62	0,53 ± 0,08	0,32 – 0,62
4	0,14 ± 0,03	0,06 – 0,20	0,13 ± 0,03	0,10 – 0,24	0,16 ± 0,04	0,10 – 0,24
5	0,28 ± 0,06	0,16 – 0,46	0,40 ± 0,08	0,22 – 0,56	0,40 ± 0,09	0,22 – 0,56
6	0,77 ± 0,09	0,56 – 0,96	0,92 ± 0,09	0,70 – 1,08	0,91 ± 0,10	0,70 – 1,08
7	0,55 ± 0,07	0,42 – 0,74	0,65 ± 0,09	0,54 – 0,74	0,66 ± 0,06	0,54 – 0,74
8	0,47 ± 0,06	0,32 – 0,78	0,54 ± 0,06	0,40 – 0,60	0,52 ± 0,06	0,40 – 0,60
9	0,74 ± 0,06	0,58 – 0,98	0,85 ± 0,08	0,60 – 0,90	0,80 ± 0,08	0,60 – 0,90

**Примечание:** Mean – среднее значение, SD – стандартное отклонение, Min – минимальное значение, Max – максимальное значение. Расшифровка промеров представлена на Рисунке 10.

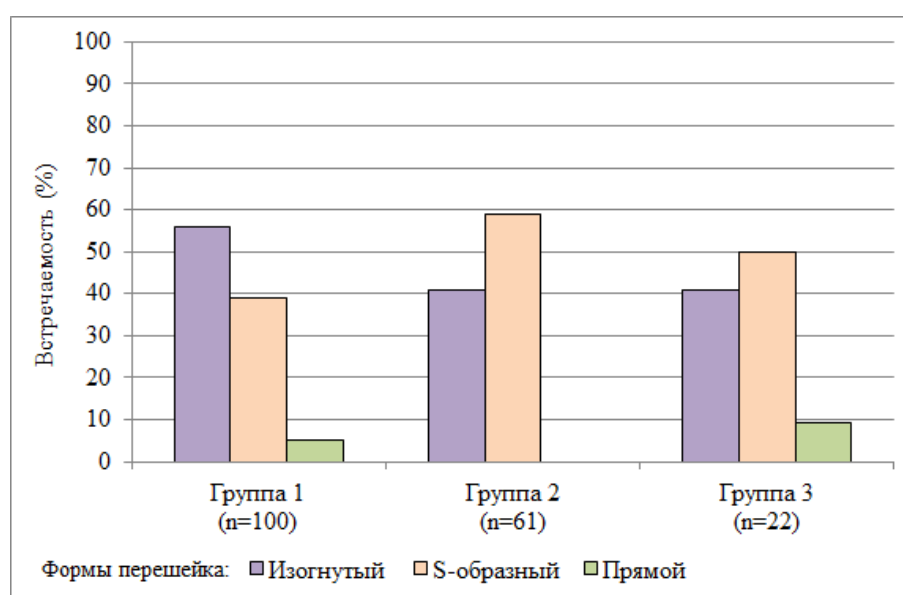
При этом расстояние Махаланобиса между группой 2 и группой 3 значительно меньше. Таким образом, экземпляры из этих групп наиболее близки друг к другу по размерным характеристикам третьего нижнего предкоренного зуба, относительно группы 1 (Таблица 4).

Таблица 4 – Квадраты расстояний Махаланобиса между группами современной северной пищухи и уровень значимости

	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Уровень значимости
Группа 1	0,00	4,94	5,97	<0,01
Группа 2	4,94	0,00	3,24	<0,01
Группа 3	5,97	3,24	0,00	<0,01

### 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 (Рисунок 17). 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.

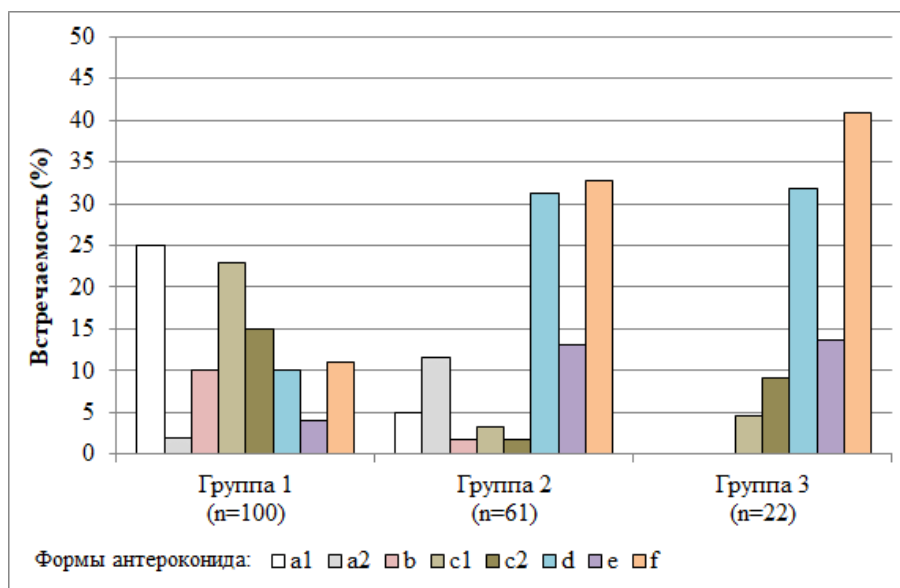


**Рисунок 17** – Частота встречаемости форм перешейка  $P_3$  у трех групп современной *Ochotona hyperborea*. Описание форм перешейка приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

### 4.4. Встречаемость форм антероконида

Все формы антероконида встречаются только в группе 1 и группе 2 (Рисунок 18). Преобладающими формами для группы 1 являются формы **a**<sub>1</sub> (25%) и **c**<sub>1</sub> (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**, **a<sub>2</sub>**, **b**, но при этом преобладающими являются формы **d** (32%) и **f** (40%).

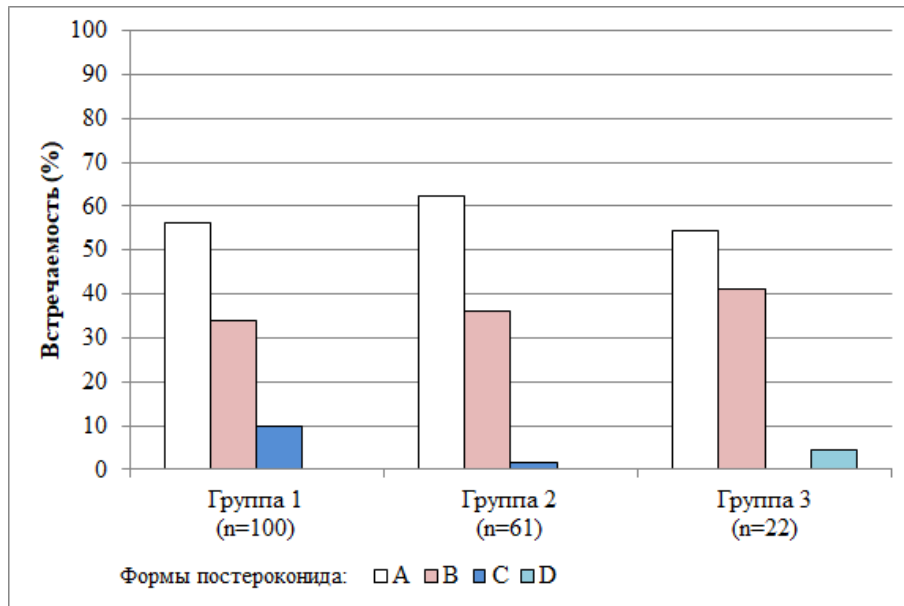


**Рисунок 18** – Частота встречаемости форм антероноида  $P_3$  у трех групп современной *Ochotona hyperborea*. Описание форм антероноида приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

#### 4.5. Встречаемость форм постероноида

У всех трех групп форма постероноида **A** является преобладающей и включает в себя более половины экземпляров в каждой группе (Рисунок 19). 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.



**Рисунок 19** – Частота встречаемости форм постероконида  $P_3$  у трех групп 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. Для оценки изменчивости абсолютных размеров окклюзионной поверхности третьего нижнего премоляра во времени, необходимо было сравнить ископаемые зубы с современными. В качестве сравниваемой группы была выбрана группа 3. Этот выбор был обусловлен в первую очередь близостью ископаемых локалитетов с местами отлова пищух из данной группы. Средние значения и минимальные и максимальные значения ширины и длины зубов представлены в таблице 5.

При использовании двухвыборочного t-критерия Стьюдента и критерия U-Манна — Уитни ( $P < 0.05$ ) было установлено отсутствие различий по ширине жевательной поверхности третьего нижнего премоляра у ископаемых и современных зубов. Также отсутствуют различия по длине этого зуба между выборкой из группы 3 и выборками из пещер Тетюхинская и Перспективная. Достоверность различий по длине  $P_3$  была подтверждена только между выборкой из группы 3 и выборками из пещер Коридорная и Медвежий Клык.

Таким образом, можно заключить, что на протяжении позднего плейстоцена и голоцена размеры жевательной поверхности  $P_3$  у северной пищухи на юге Дальнего Востока России в целом не изменялись.

Таблица 5 – Размеры (мм) зубов P<sub>3</sub> ископаемой и современной северной пищухи

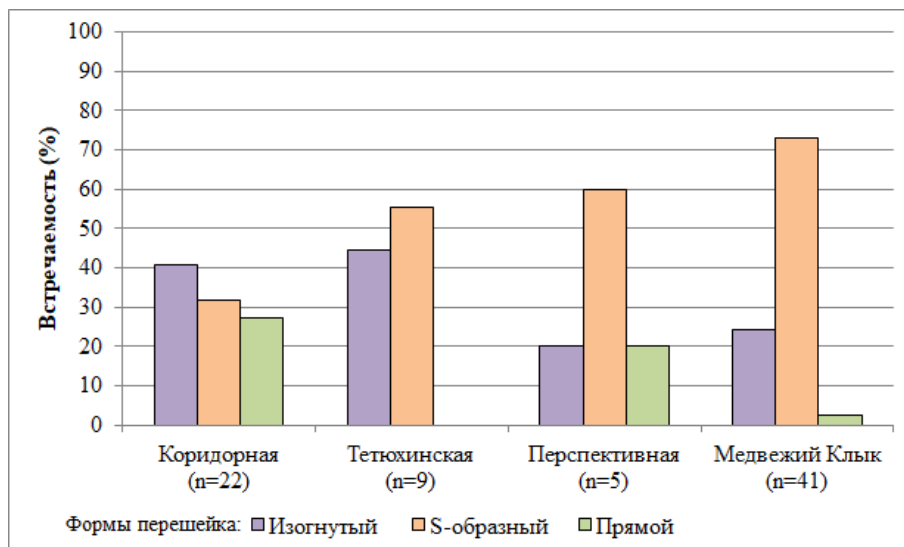
Промеры	Группа 3		пещ. Коридорная		пещ. Тетюхинская		пещ. Перспективная		пещ. Медвежий клык	
	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max	Mean ± SD	Min – Max
1	1,33 ± 0,10	1,00 – 1,52	1,35 ± 0,05	1,23 – 1,41	1,34 ± 0,06	1,24 – 1,41	1,30 ± 0,11	1,20 – 1,45	1,35 ± 0,06	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	1,29 ± 0,08	1,21 – 1,38	1,31 ± 0,05	1,16 – 1,40

**Примечание:** Mean – среднее значение, SD – стандартное отклонение, Min – минимальное значение, Max – максимальное значение.  
Расшифровка промеров представлена на Рисунке 10.

### 5.1. Встречаемость форм перешейка

У ископаемых экземпляров *O. hyperborea* больше всего оказалось экземпляров с **S-образным** перешейком – пещеры Тетюхинская (55,56%), Перспективная (50%) и Медвежий Клык (73,17%). В пещере Коридорная отмечается больше экземпляров с **изогнутым** перешейком (40,91%). Помимо этого, среди исследуемых зубов из Коридорной, в отличие от остальных пещер, отмечается значительное количество зубов с **прямой** формой перешейка (27,27%). Близкое соотношение различных форм перешейка наблюдается только у современной группы 1 (Рисунок 17). В небольшом количестве прямая форма перешейка встречается у зубов из пещер Перспективная и Медвежий Клык (Рисунок 20).

Возможно, сходство форм перешейка у ископаемых зубов северной пищухи из пещеры Коридорная и зубами из современной группы 1 связано с месторасположением самой пещеры. Необходимо отметить, что она расположена в области распространения современной группы 2, а не группы 3, как остальные пещеры. В отличие от других изученных местонахождений это наиболее удаленная от них на северо-запад точка.

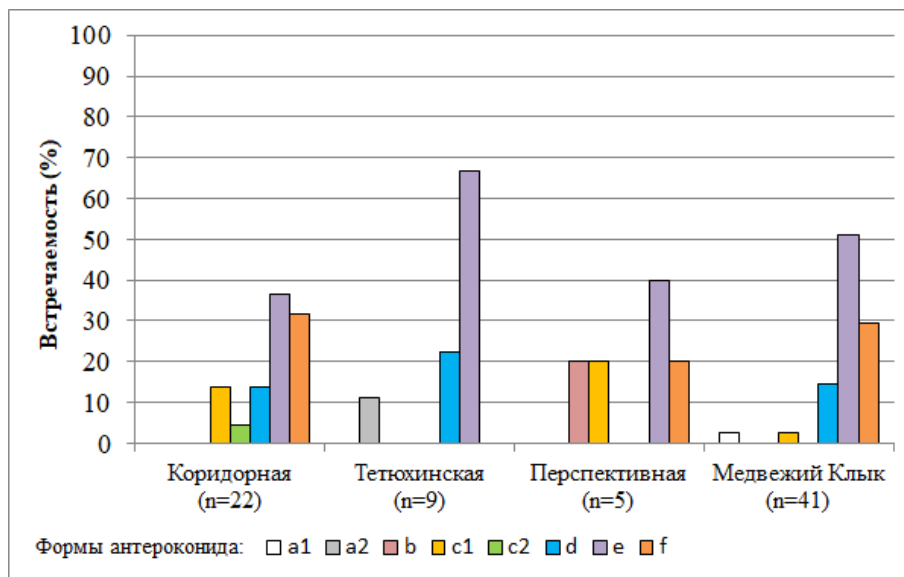


**Рисунок 20** – Частота встречаемости форм перешейка P<sub>3</sub> у ископаемых экземпляров *Ochotona hyperborea* из отложений пещер Коридорная, Тетюхинская, Перспективная и Медвежий Клык. Описание форм перешейка приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

## 5.2. Встречаемость форм антероконида

В пещерах Тетюхинская, Медвежий Клык и Перспективная отмечается больше всего экземпляров с **e** формой антероконида, процент встречаемости равен 67%, 51% и 40% соответственно (Рисунок 21). Для пещеры Коридорная характерно наличие пяти форм, с небольшим преобладанием **e** формы (36%). Формы **a**, **a2**, **b**, **c1**, **c2** отмечаются в единичных количествах.

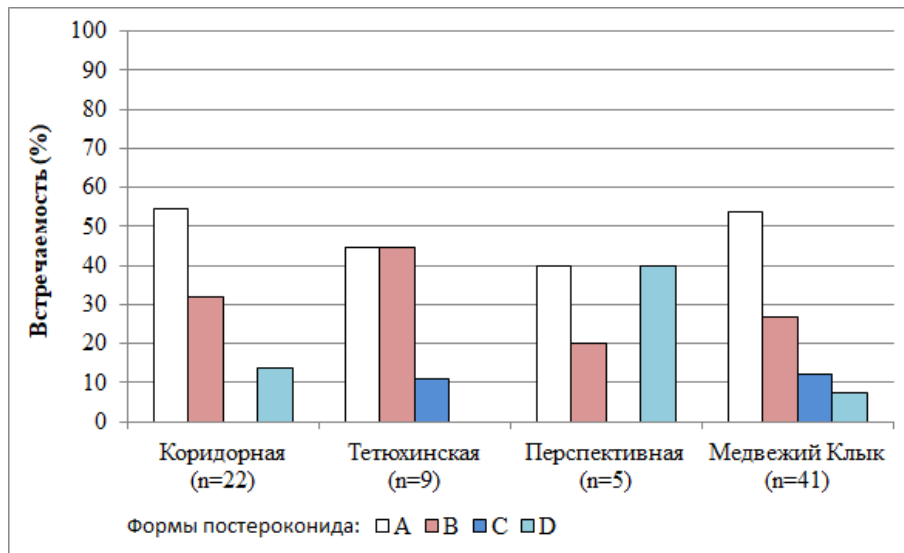
Таким образом, по форме антероконида ископаемые зубы пищух в целом довольно сильно отличаются от современных. Превалирующая в позднем плейстоцене форма антероконида **e** (п. Коридорная, п. Тетюхинская, п. Медвежий Клык) к настоящему времени сменяется на формы **f** и **d** (группа 2 и группа 3) и **a1** и **c1** (группа 1).



**Рисунок 21** – Частота встречаемости различных форм антероконида P<sub>3</sub> у ископаемых экземпляров *Ochotona hyperborea* из отложений пещер Коридорная, Тетюхинская, Перспективная и Медвежий Клык. Описание форм антероконида приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

### 5.3. Встречаемость форм постероконида

В пещерах Коридорная и Медвежий Клык форма **A** постероконида у зубов присутствует в 54% случаях (Рисунок 22). В пещерах Тетюхинская и Перспективная частота встречаемости форм **A** 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 мезофлексида на постерокониде вероятно достаточно древний признак, часто встречающийся у вымерших видов пищуховых [Sen, 1998; Tiunov, Gusev, 2021].



**Рисунок 22** – Частота встречаемости различных форм постероконида  $P_3$  у ископаемых экземпляров *Ochotona hyperborea* из отложений пещер Коридорная, Тетюхинская, Перспективная и Медвежий Клык. Описание форм приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

## ГЛАВА 6. ИСКОПАЕМЫЙ РОД *TONOMOCHOTA* TIUNOV ET GUSEV, 2021 В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

При изучении ископаемого материала, полученного при проведении раскопок в пещерах Тетюхинская и Сухая в период 2012–2016 годов, были обнаружены остатки третьих нижних премоляров пищуховых, по морфологическим признакам не относящихся к роду *Ochotona*. Для подсемейства Ochotoninae Thomas, 1897, к которому относится род *Ochotona*, характерны следующие признаки третьего нижнего предкоренного зуба: во-первых, у представителей этого подсемейства имеется хорошо выраженный антероконид с округлым или треугольным контуром (Рисунок 10А); во-вторых, присутствует неглубокая лингвальная складка – парафлексид и глубокая лабиальная складка – протофлексид [Sen, 2003]. В настоящее время ведутся дискуссии по поводу количества родов, входящих в это подсемейство [Ербаева, 2015]. Автор придерживается классификации Чермака [Cermak, 2010], в которой к этому подсемейству относятся следующие роды: *Bellatonoides* Sen, 2003, *Ochotona* Link, 1795, *Ochotonoma* Sen, 1998, *Pliolagomys* Erbajeva, 1983 и *Ochotonoides* Teilhard de Chardin et Young, 1931. После проведения морфологического и морфометрического сравнения зубов из пещер Тетюхинская и Сухая со всеми родами подсемейства Ochotoninae выяснилось, что эти зубы не относятся ни к одному из этих родов. Результатом их изучения было описание нового ископаемого рода *Tonomochota* с тремя видами *T. khasanensis*, *T. sikhotana*, *T. major* [Tiunov, Gusev, 2021]. На основании датировок и составу сопутствующей фауны [Kosintsev et al., 2016; Osipova et al., 2022], костные остатки которой были собраны в этих пещерах, все найденные ископаемые остатки пищуховых были отнесены к позднеплейстоценовому комплексу. Изучение материала, полученного при проведении последующих раскопок в пещерах Коридорная и Перспективная, а также ревизия ископаемого материала из пещеры Медвежий Клык, позволили выделить новые местонахождения для *T. khasanensis* и *T. sikhotana* и описать еще

один новый вид из рода *Tomomochota* – *T. khinganica* [Gusev, Tiunov, 2023]. Далее приводится описание ископаемого рода *Tomomochota* и входящих в него четырех видов.

### 6.1. Описание рода *Tomomochota*

Отряд Lagomorpha Brandt, 1855

Семейство Ochotonidae Thomas, 1897

Подсемейство Ochotoninae Thomas, 1897

Род *Tomomochota* Tiunov et Gusev, 2021

**Типовой вид.** *Tomomochota khasanensis* Tiunov et Gusev, 2021

**Этимология.** Анаграмма родового названия *Ochotona*.

**Местонахождение типа.** Пещера Сухая, отроги Восточно-Маньчжурских гор, Хасанский район, Приморский край, Россия.

**Диагноз.** Пищуховые мелких, средних и крупных размеров. Антероконид всегда имеет лабиальную складку, заполненную цементом. Лингвальная складка может быть как с цементом, так и без него. Складки на антерокониде направлены латерально.

**Сравнительная характеристика рода с другими родами пищуховых.** От рода *Ochotona* новый род *Tomomochota* 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* и *Ochotonoides* складки на антерокониде расположены антеролабиально и антеролингвально. От рода *Ochotonoides* новый род также отличается отсутствием гофрированных складок на пара- и протофлексидах. От

рода *Pliolagomys* новый род отличается соединением антероконида и постероконида, которое у *Pliolagomys* расположено латерально, за счет чего парафлексид крупнее протофлексида. Также представители *Pliolagomys* крупнее, чем *Tomomochota* и обычно не имеют цементированных складок на антерокониде. Для рода *Bellatonoides* характерны лабиально расположенный округлый антероконид, ограниченный глубоким протофлексидом и неглубоким парафлексидом, отсутствие складок на антерокониде и широкое соединение между антероконидом и постероконидом.

**Распространение.** Юг Дальнего Востока России, поздний плейстоцен.

## 6.2. Описание видов *Tomomochota*

*Tomomochota khasanensis* Tiunov et Gusev, 2021

**Этимология.** Название нового вида связано с типовым местонахождением (Хасанский район Приморского края).

**Местонахождения.** Пещера Сухая, отроги Восточно-Маньчжурских гор, Хасанский район, Приморский край. Пещера Коридорная, Еврейская автономная область. Пещера Перспективная, Михайловский район, Приморский край. Пещера Медвежий Клык, хребет Лозовый, Приморский край.

**Голотип.** RPRV–SukC–08, правый  $P_3$  (Рисунок 23 D, 24 D).

**Возраст.** Поздний плейстоцен.

**Материал.** Собрано вместе с голотипом: пещера Сухая: одиннадцать левых  $P_3$  и одиннадцать правых  $P_3$  (Рисунок 23 A–V, Рисунок 24 A–V). Пещера Коридорная: десять левых  $P_3$  и одиннадцать правых  $P_3$ ; семь  $P^2$ ; одиннадцать  $P^3$ ; двадцать шесть  $M^2$  (Рисунок 25 A–U, Рисунок 26 A–O, Рисунок 27 A–Z). Пещера Перспективная: восемь левых  $P_3$  и пять правых  $P_3$  (Рисунок 28 A–M). Пещера Медвежий Клык: три левых  $P_3$  и семь правых  $P_3$  (Рисунок 29 A–J).

**Диагноз.** Пищуховые мелких размеров. На треугольном антерокониде имеется лабиальная складка, заполненная цементом. На антерокониде может присутствовать еще и лингвальная складка, как заполненная цементом, так и без него.

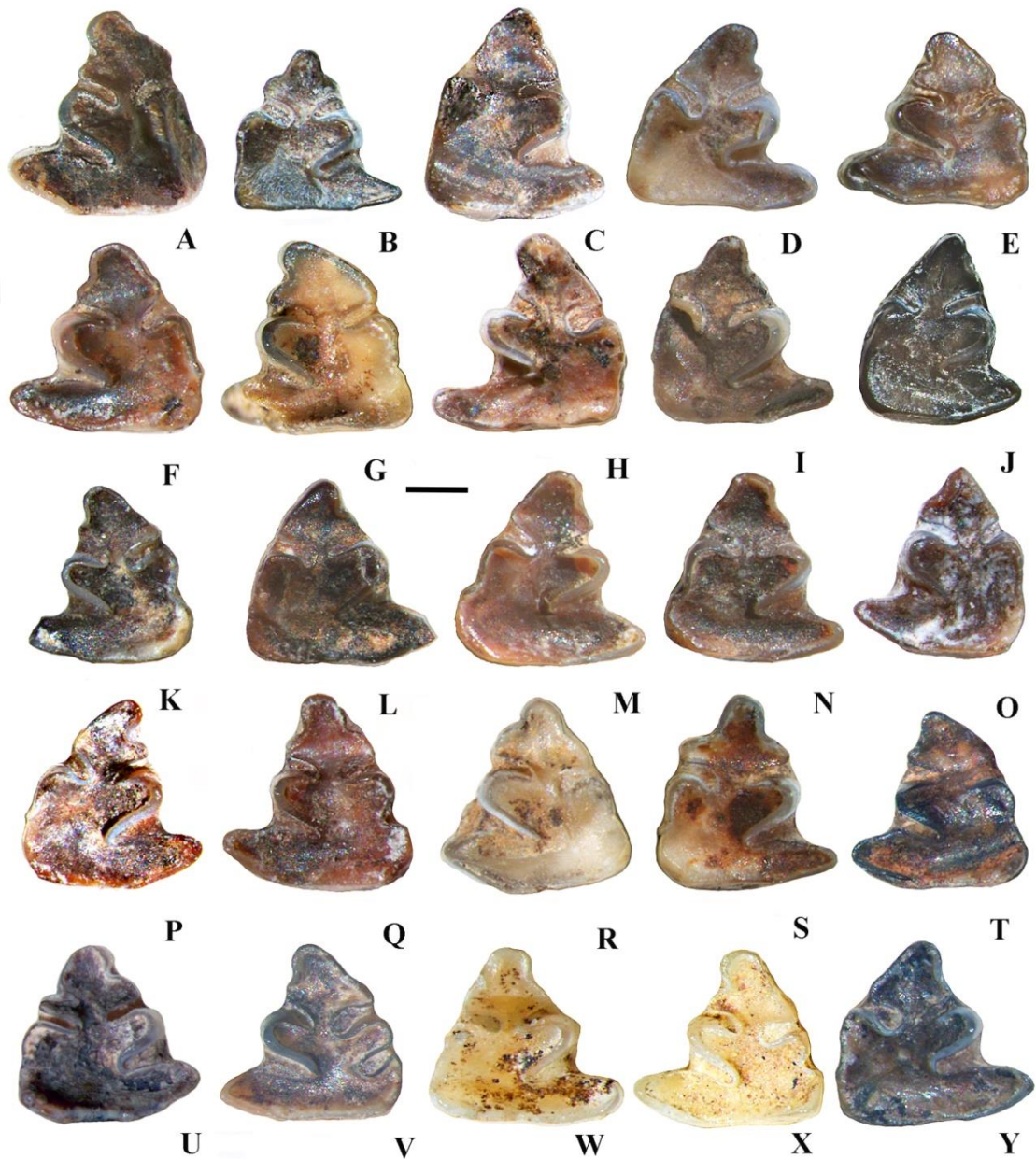
**Описание и сравнение.** Самый мелкий вид рода *Tomomochota*. Окклюзионная поверхность  $P_3$  имеет треугольную форму. Отношение ширины к длине жевательной поверхности варьируется от 0,83 до 1,06, в среднем составляет 1,00. ( $n=66$ ). У экземпляров из Коридорной, Перспективной и Медвежий Клык отношение ширины к длине зуба примерно равно, в среднем составляет 1,01. Антероконид чаще всего треугольной формы, но встречаются также экземпляры и с ромбовидной и трапециевидной формой. На антерокониде всегда имеется лабиальная складка, заполненная цементом. У семнадцати из шестидесяти шести исследованных экземпляров (26%) имелась также заполненная цементом лингвальная складка, у шестнадцати экземпляров (24%) эта складка не была заполнена цементом, и еще у тридцати трех экземпляров (50%) эта складка отсутствовала. У большинства экземпляров, эта складка не доходит до окклюзионной поверхности. Ширина перешейка между антероконидом и постероконидом составляет примерно одну пятую расстояния между метаконидом и протоконидом (Рисунок 23, 25, 28, 29; Таблица 6). Экземпляры из Коридорной имеют наименьшее значение ширины перешейка, соединяющего антероконид и постероконид. У одного экземпляра **FSC RJARV-KorC-35**, на постерокониде имеется круглое отверстие, без обрамления эмали (Рисунок 25 E). Мезофлексид изменчив. У двенадцати экземпляров мезофлексид заполнен цементом, шестнадцать экземпляров имеют мезофлексид без цемента, и еще у тридцати восьми экземпляров мезофлексид отсутствует.

Описание  $P^2$ ,  $P^3$  и  $M^2$  было составлено по экземплярам из пещеры Коридорная и Перспективная. Окклюзионная поверхность второго верхнего премоляра  $P^2$  имеет овальную форму с узким парафлексусом, заполненным цементом (Рисунок 26 A–D). Парафлексус берет свое начало из верхней части гиперкона и направлен в сторону задней щечной области. Ширина от самой

крайней лингвальной точки гиперкона до самой глубокой точки парафлексуса у экземпляров из Коридорной меньше половины ширины самого зуба, в среднем 0,47 мм. У экземпляров из Перспективной это значение больше половины, в среднем 0,54 мм. По всей границе окклюзионной поверхности присутствует тонкая эмаль.

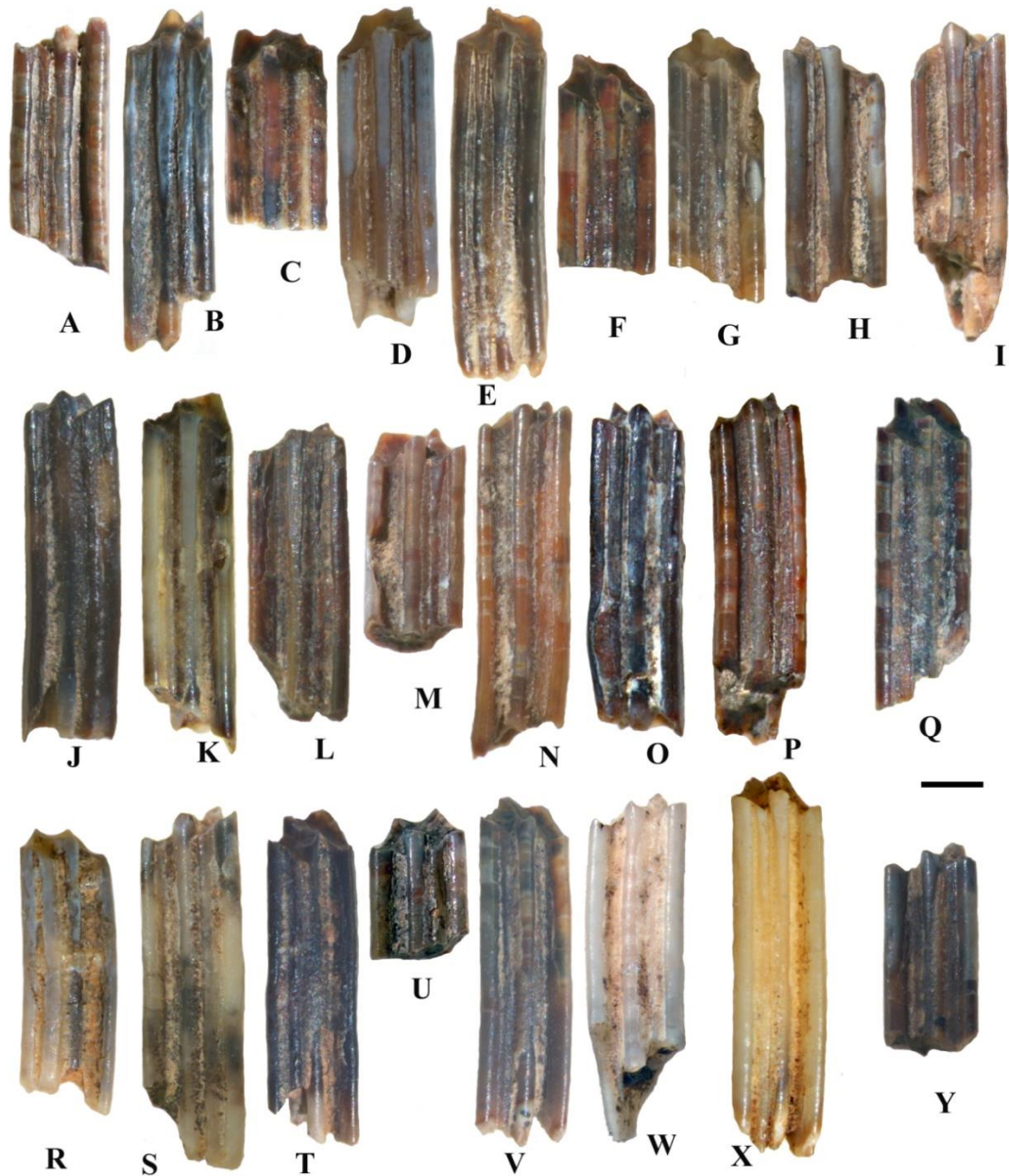
Окклюзионная поверхность третьего верхнего премоляра  $P^3$  трапецевидной формы (Рисунок 26 Е–О). Антеролоф составляет около 56% ширины зуба ( $n=11$ ). U-образный парафлексус у большинства экземпляров начинается от  $1/3$  и заканчивается на  $1/3-1/2,5$  ширины жевательной поверхности зуба относительно щечной стороны. Гипофлексус узкий, короткий, заполнен цементом.

Второй верхний премоляр  $M^2$  состоит из двух гребней, на постеролофе имеется хорошо развитый отросток (Рисунок 27). У одного экземпляра имеется еще одна складка на постеролофе (Рисунок 27 N). Длина окклюзионной поверхности варьируется от 1,41 до 1,49 мм, в среднем 1,44 мм (Таблица 6).



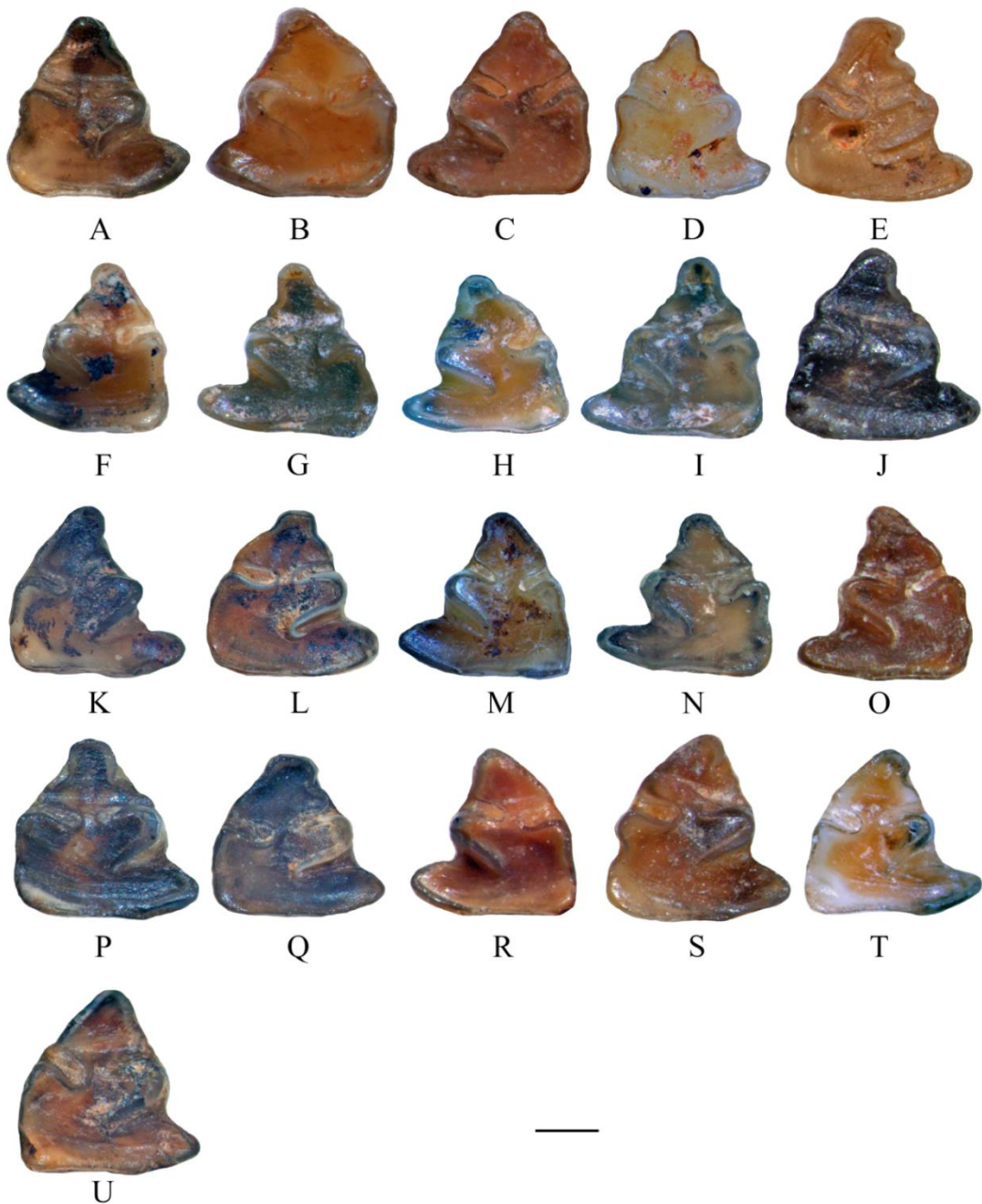
**Рисунок 23** – Оклюзионная поверхность зуба  $P_3$  *Tonomochota khasanensis* (A–V) и *Tonomochota khinganica* (W–Y) из пещеры Сухая. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV–SukC–05, левый  $P_3$ ; B – RPRV–SukC–06, правый  $P_3$ ; C – RPRV–SukC–07, правый  $P_3$ ; D – RPRV–SukC–08, правый  $P_3$ ; E – RPRV–SukC–09, левый  $P_3$ ; F – RPRV–SukC–10, левый  $P_3$ ; G – RPRV–SukC–11, левый  $P_3$ ; H – RPRV–SukC–12, левый  $P_3$ ; I – RPRV–SukC–13, правый  $P_3$ ; J – RPRV–SukC–14, правый  $P_3$ ; K – RPRV–SukC–15, левый  $P_3$ ; L – RPRV–SukC–16, правый  $P_3$ ; M – RPRV–SukC–17, правый  $P_3$ ; N – RPRV–SukC–18, правый  $P_3$ ; O – RPRV–SukC–19, левый  $P_3$ ; P – RPRV–SukC–21, правый  $P_3$ ; Q – RPRV–SukC–22, левый  $P_3$ ; R – RPRV–SukC–24, левый  $P_3$ ; S – T – RPRV–SukC–25, правый  $P_3$ ; T – RPRV–SukC–26, левый  $P_3$ ; U – RPRV–SukC–27, правый  $P_3$ ; V – RPRV–SukC–28, левый  $P_3$ ; W – RPRV–SukC–20, правый  $P_3$ ; X – RPRV–SukC–23, левый  $P_3$ ; Y – RPRV–SukC–29, правый  $P_3$ . Масштабная линейка = 0,5 мм.



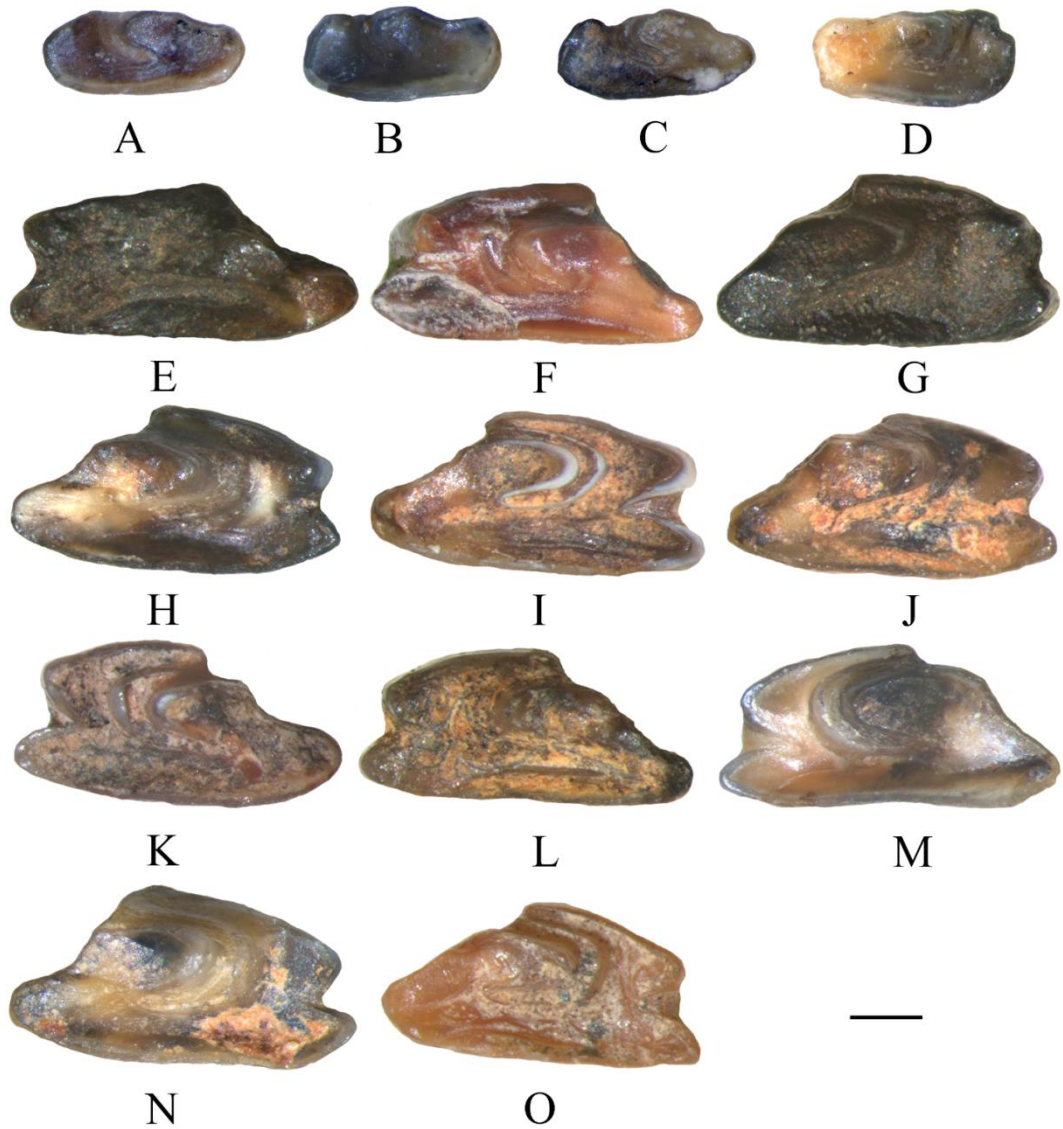
**Рисунок 24** – Боковая поверхность зуба P<sub>3</sub> *Tonomochota khasanensis* (A–V) и *Tonomochota khinganica* (W–Y) из пещеры Сухая. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV–SukC–05, левый P<sub>3</sub>; B – RPRV–SukC–06, правый P<sub>3</sub>; C – RPRV–SukC–07, правый P<sub>3</sub>; D – RPRV–SukC–08, правый P<sub>3</sub>; E – RPRV–SukC–09, левый P<sub>3</sub>; F – RPRV–SukC–10, левый P<sub>3</sub>; G – RPRV–SukC–11, левый P<sub>3</sub>; H – RPRV–SukC–12, левый P<sub>3</sub>; I – RPRV–SukC–13, правый P<sub>3</sub>; J – RPRV–SukC–14, правый P<sub>3</sub>; K – RPRV–SukC–15, левый P<sub>3</sub>; L – RPRV–SukC–16, правый P<sub>3</sub>; M – RPRV–SukC–17, правый P<sub>3</sub>; N – RPRV–SukC–18, правый P<sub>3</sub>; O – RPRV–SukC–19, левый P<sub>3</sub>; P – RPRV–SukC–21, правый P<sub>3</sub>; Q – RPRV–SukC–22, левый P<sub>3</sub>; R – RPRV–SukC–24, левый P<sub>3</sub>; S – T – RPRV–SukC–25, правый P<sub>3</sub>; T – RPRV–SukC–26, левый P<sub>3</sub>; U – RPRV–SukC–27, правый P<sub>3</sub>; V – RPRV–SukC–28, левый P<sub>3</sub>; W – RPRV–SukC–20, правый P<sub>3</sub>; X – RPRV–SukC–23, левый P<sub>3</sub>; Y – RPRV–SukC–29, правый P<sub>3</sub>. Масштабная линейка = 1 мм.



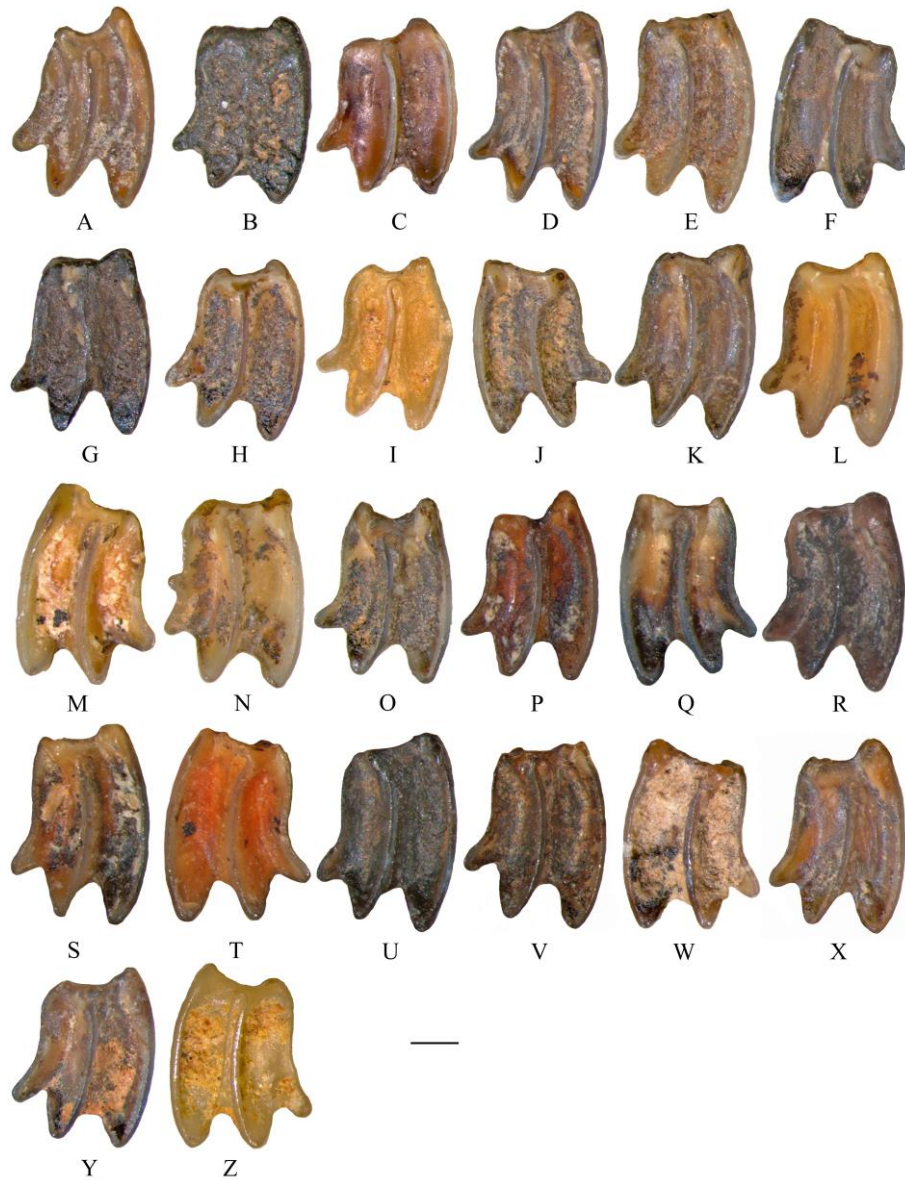
**Рисунок 25** – Оклюзионная поверхность зуба P<sub>3</sub> *Tonomochota khasanensis* из пещеры Коридорная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – FSC RJARV–KorC–31, правый P<sub>3</sub>; B – FSC RJARV–KorC–32, левый P<sub>3</sub>; C – FSC RJARV–KorC–33, левый P<sub>3</sub>; D – FSC RJARV–KorC–34, правый P<sub>3</sub>; E – FSC RJARV–KorC–35, правый P<sub>3</sub>; F – FSC RJARV–KorC–36, левый P<sub>3</sub>; G – FSC RJARV–KorC–37, левый P<sub>3</sub>; H – FSC RJARV–KorC–38, левый P<sub>3</sub>; I – FSC RJARV–KorC–39, левый P<sub>3</sub>; J – FSC RJARV–KorC–40, правый P<sub>3</sub>; K – FSC RJARV–KorC–41, правый P<sub>3</sub>; L – FSC RJARV–KorC–42, правый P<sub>3</sub>; M – FSC RJARV–KorC–43, левый P<sub>3</sub>; N – FSC RJARV–KorC–44, левый P<sub>3</sub>; O – FSC RJARV–KorC–45, левый P<sub>3</sub>; P – FSC RJARV–KorC–46, правый P<sub>3</sub>; Q – FSC RJARV–KorC–47, правый P<sub>3</sub>; R – FSC RJARV–KorC–48, левый P<sub>3</sub>; S – FSC RJARV–KorC–49, правый P<sub>3</sub>; T – FSC RJARV–KorC–50, правый P<sub>3</sub>; U – FSC RJARV–KorC–51, правый P<sub>3</sub>. Масштабная линейка = 0,5 мм



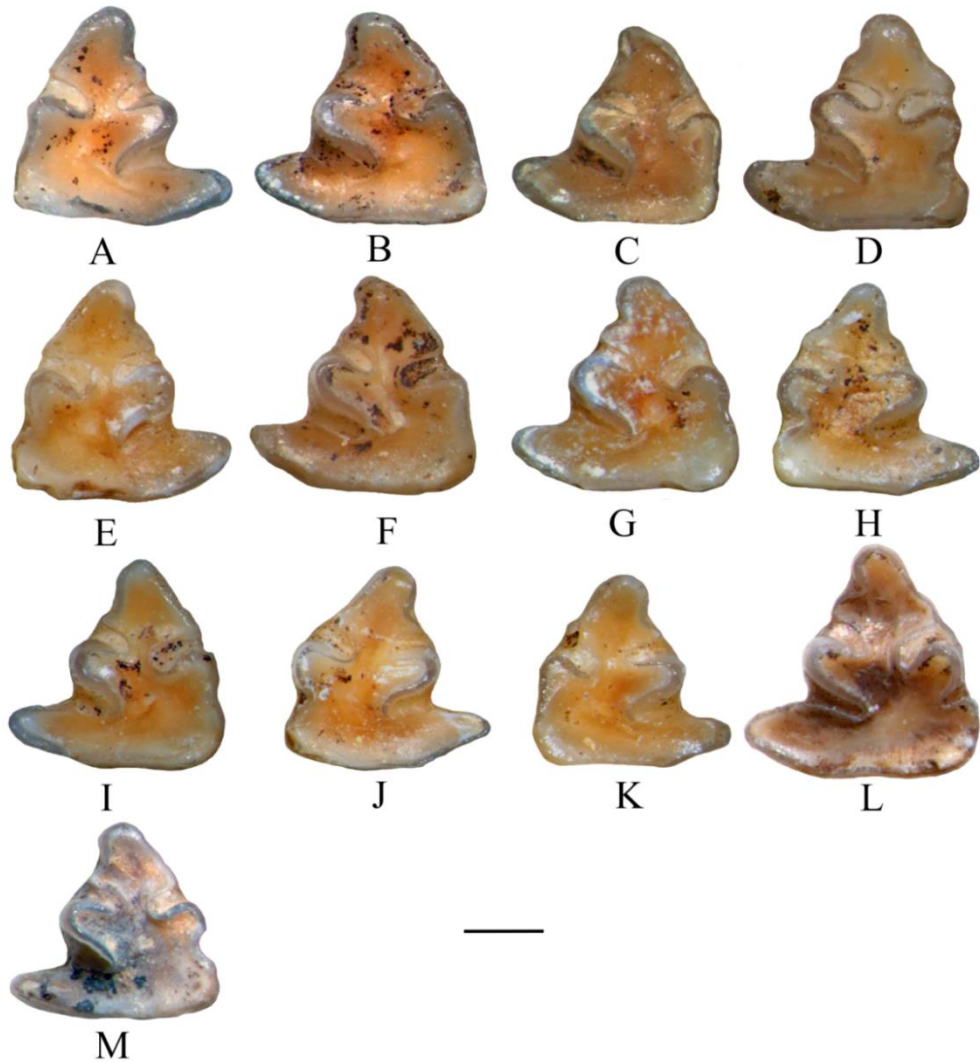
**Рисунок 26** – Оклюзионная поверхность зубов  $P^2$  (A–D) и  $P^3$  (E–O) *Tonnochota khasanensis* из пещеры Коридорная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV–KorC–52; B – RPRV–KorC–53; C – RPRV–KorC–54; D – RPRV–KorC–55; E – FSC RJARV–KorC–56; F – FSC RJARV–KorC–57; G – FSC RJARV–KorC–58; H – FSC RJARV–KorC–59; I – FSC RJARV–KorC–60; J – FSC RJARV–KorC–61; K – FSC RJARV–KorC–62; L – FSC RJARV–KorC–63; M – FSC RJARV–KorC–64; N – FSC RJARV–KorC–65; O – FSC RJARV–KorC–66. Масштабная линейка = 0,5 мм.



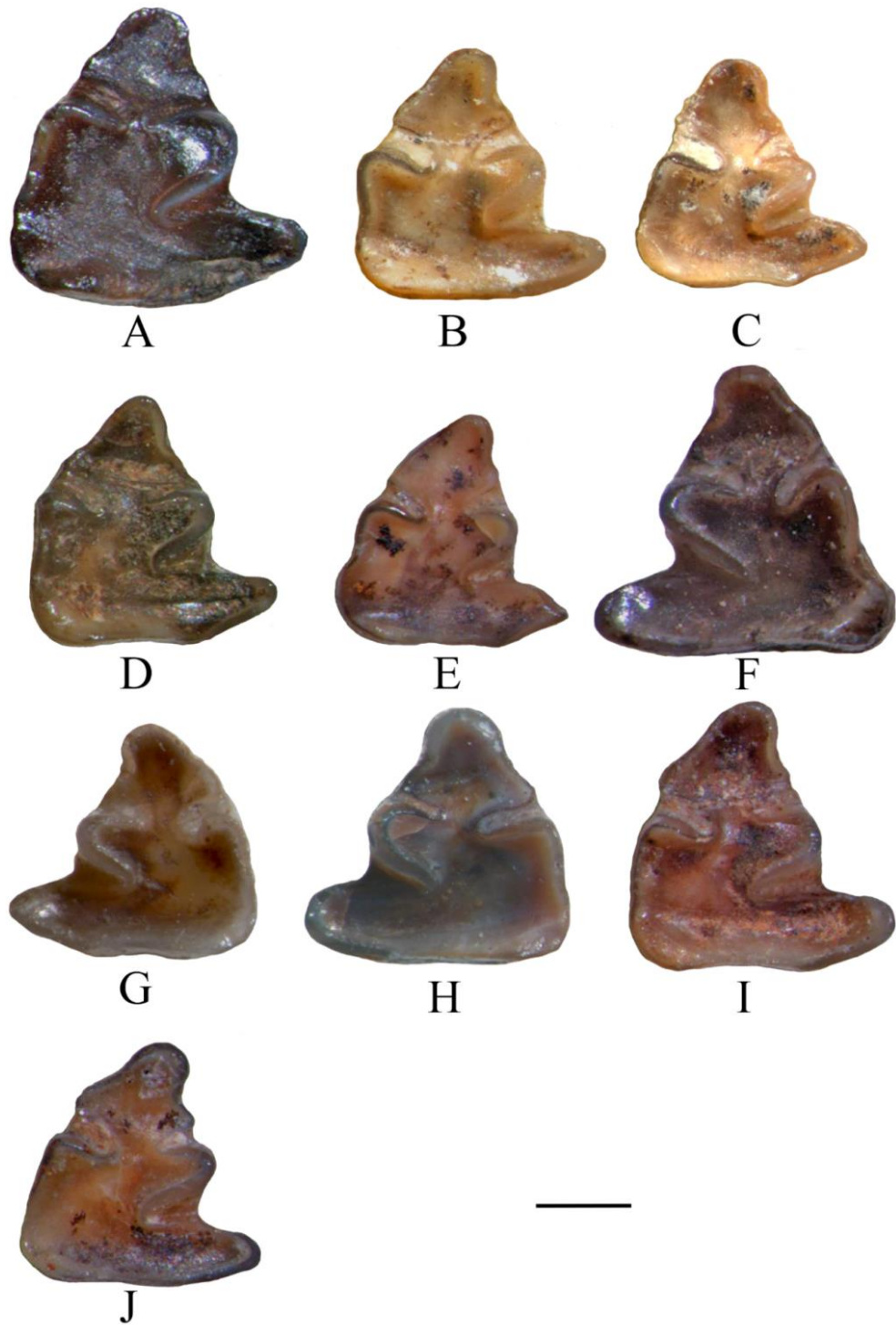
**Рисунок 27** – Окклюзионная поверхность зуба  $M^2$  *Tonomochota khasanensis* из пещеры Коридорная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – FSC RJARV–KorC–67, правый  $M^2$ ; B – FSC RJARV–KorC–68, правый  $M^2$ ; C – FSC RJARV–KorC–69, правый  $M^2$ ; D – FSC RJARV–KorC–70, правый  $M^2$ ; E – FSC RJARV–KorC–71, правый  $M^2$ ; F – FSC RJARV–KorC–72, левый  $M^2$ ; G – FSC RJARV–KorC–73, правый  $M^2$ ; H – FSC RJARV–KorC–74, правый  $M^2$ ; I – FSC RJARV–KorC–75, правый  $M^2$ ; J – FSC RJARV–KorC–76, левый  $M^2$ ; K – FSC RJARV–KorC–77, правый  $M^2$ ; L – FSC RJARV–KorC–78, правый  $M^2$ ; M – FSC RJARV–KorC–79, левый  $M^2$ ; N – FSC RJARV–KorC–80, правый  $M^2$ ; O – FSC RJARV–KorC–81, правый  $M^2$ ; P – FSC RJARV–KorC–82, правый  $M^2$ ; Q – FSC RJARV–KorC–83, левый  $M^2$ ; R – FSC RJARV–KorC–84, правый  $M^2$ ; S – FSC RJARV–KorC–85, правый  $M^2$ ; T – FSC RJARV–KorC–86, левый  $M^2$ ; U – FSC RJARV–KorC–87, правый  $M^2$ ; V – FSC RJARV–KorC–88, правый  $M^2$ ; W – FSC RJARV–KorC–89, левый  $M^2$ ; X – FSC RJARV–KorC–90, правый  $M^2$ ; Y – FSC RJARV–KorC–91, правый  $M^2$ ; Z – FSC RJARV–KorC–92, левый  $M^2$ . Масштабная линейка = 0,5 мм.



**Рисунок 28** – Оклюзионная поверхность зуба P<sub>3</sub> *Tonomochota khasanensis* из пещеры Перспективная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV-PersC-01, правый P<sub>3</sub>; B – RPRV-PersC-02, левый P<sub>3</sub>; C – RPRV-PersC-03, левый P<sub>3</sub>; D – RPRV-PersC-04, левый P<sub>3</sub>; E – RPRV-PersC-05, правый P<sub>3</sub>; F – RPRV-PersC-06, левый P<sub>3</sub>; G – RPRV-PersC-07, левый P<sub>3</sub>; H – RPRV-PersC-08, правый P<sub>3</sub>; I – RPRV-PersC-09, левый P<sub>3</sub>; J – RPRV-PersC-10, правый P<sub>3</sub>; K – RPRV-PersC-11, правый P<sub>3</sub>; L – RPRV-PersC-14, левый P<sub>3</sub>; M – RPRV-PersC-15, левый P<sub>3</sub>. Масштабная линейка = 0,5 мм.



**Рисунок 29** – Оклюзионная поверхность зуба  $P_3$  *Tonomochota khasanensis* из пещеры Медвежий Клык. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV–МКC–01, правый  $P_3$ ; B – RPRV–МКC–02, правый  $P_3$ ; C – RPRV–МКC–03, правый  $P_3$ ; D – RPRV–МКC–04, правый  $P_3$ ; E – RPRV–МКC–05, правый  $P_3$ ; F – RPRV–МКC–06, левый  $P_3$ ; G – RPRV–МКC–07, левый  $P_3$ ; H – RPRV–МКC–08, левый  $P_3$ ; I – RPRV–МКC–09, правый  $P_3$ ; J – RPRV–МКC–10, правый  $P_3$ . Масштабная линейка = 0,5 мм.

Таблица 6 – Размеры (мм) зубов для видов *T. khinganica*, *T. major*, *T. sikhotana*, *T. khasanensis*

Зуб	Промеры	<i>Tomomochota khinganica</i>			<i>Tomomochota major</i>		<i>Tomomochota sikhotana</i>			<i>Tomomochota khasanensis</i>		
		n	Mean ± SD	Min – Max	n	Min – Max	n	Mean ± SD	Min – Max	n	Mean ± SD	Min – Max
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
P <sub>3</sub>	1	15	1,57 ± 0,05	1,52 – 1,66	1	2,27	8	1,62 ± 0,07	1,52 – 1,72	66	1,41 ± 0,08	1,23 – 1,58
	2		1,42 ± 0,06	1,35 – 1,53		2,45		1,75 ± 0,09	1,60 – 1,89		1,41 ± 0,10	1,22 – 1,65
	1/2		1,11 ± 0,04	1,07 – 1,22		0,93		0,93 ± 0,05	0,86 – 1,00		1,00 ± 0,04	0,83 – 1,06
	3		0,64 ± 0,02	0,60 – 0,70		1,25		0,84 ± 0,06	0,76 – 0,94		0,63 ± 0,06	0,51 – 0,76
	4		0,20 ± 0,06	0,14 – 0,31		0,44		0,32 ± 0,03	0,28 – 0,37		0,18 ± 0,04	0,10 – 0,26
	5		0,52 ± 0,04	0,46 – 0,60		0,82		0,65 ± 0,07	0,56 – 0,75		0,51 ± 0,06	0,40 – 0,64
	6		1,09 ± 0,07	0,98 – 1,22		1,77		1,16 ± 0,05	1,11 – 1,24		1,00 ± 0,07	0,88 – 1,17
	7		0,79 ± 0,04	0,72 – 0,87		1,34		0,84 ± 0,07	0,69 – 0,94		0,71 ± 0,06	0,55 – 0,86
	8		0,63 ± 0,04	0,58 – 0,73		0,90		0,66 ± 0,06	0,56 – 0,78		0,60 ± 0,05	0,50 – 0,75
	9		0,96 ± 0,08	0,84 – 1,08	1,75		1,20 ± 0,11	1,04 – 1,34		0,93 ± 0,07	0,78 – 1,09	
P <sub>2</sub>	1	2	1,60 ± 0,06	1,55 – 1,64	–	–	1	–	1,76	7	1,46 ± 0,02	1,43 – 1,48
	2		0,69 ± 0,07	0,64 – 0,74		–		–	0,82		0,69 ± 0,05	0,63 – 0,77
	3		0,38 ± 0,04	0,35 – 0,40		–		–	0,60		0,38 ± 0,08	0,28 – 0,50
	4		0,82 ± 0,01	0,81 – 0,82		–		–	1,05		0,73 ± 0,06	0,66 – 0,82

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
P <sup>3</sup>	1	7	2,47 ± 0,07	2,40 – 2,56	–	–	4	2,61 ± 0,29	2,37 – 2,91	11	2,32 ± 0,05	2,23 – 2,39
	2		1,13 ± 0,04	1,06 – 1,17				1,25 ± 0,08	1,16 – 1,35		1,16 ± 0,04	1,10 – 1,25
	3		1,33 ± 0,13	1,14 – 1,47				–	–		1,29 ± 0,17	1,10 – 1,56
	4		0,54 ± 0,04	0,48 – 0,58				–	–		0,56 ± 0,06	0,48 – 0,66
P <sup>4</sup>	1	–	–	–	–	–	2	2,35 ± 0,10	2,28 – 2,48	–	–	–
	2		–	–				1,31 ± 0,03	1,29 – 1,33		–	–
M <sup>1</sup>	1	–	–	–	–	–	3	2,21 ± 0,28	1,89 – 2,42	–	–	–
	2		–	–				1,27 ± 0,08	1,19 – 1,32		–	–
M <sup>2</sup>	1	11	1,86 ± 0,09	1,70 – 2,01	–	–	–	–	–	26	1,74 ± 0,09	1,55 – 1,91
	2		2,06 ± 0,10	1,93 – 2,28				–	–		1,98 ± 0,09	1,79 – 2,10
	3		0,90 ± 0,04	0,85 – 0,99				–	–		0,82 ± 0,03	0,75 – 0,86
	4		0,58 ± 0,03	0,54 – 0,64				–	–		0,56 ± 0,03	0,51 – 0,60
	5		1,55 ± 0,04	1,52 – 1,65				–	–		1,44 ± 0,02	1,41 – 1,49
	6		0,73 ± 0,03	0,69 – 0,78				–	–		0,69 ± 0,03	0,58 – 0,74
	7		0,68 ± 0,07	0,50 – 0,73				–	–		0,64 ± 0,05	0,54 – 0,72
M <sub>2</sub>	1	–	–	–	–	–	3	1,80 ± 0,04	1,77 – 1,85	–	–	–
	2		–	–				1,67 ± 0,07	1,61 – 1,76		–	–

**Примечание:** n – количество экземпляров, Mean – среднее значение, SD – стандартное отклонение, Min – минимальное значение, Max – максимальное значение. Расшифровка промеров представлена на Рисунке 10.

*Tonomochota sikhotana* Tiunov et Gusev, 2021

**Этимология.** Название вида связано с местонахождением (хребет Сихотэ-Алинь).

**Местонахождения.** Пещера Тетюхинская, средний Сихотэ-Алинь возле города Дальнегорска, Дальнегорский городской округ, Приморский край. Пещера Сухая, отроги Восточно-Маньчжурских гор, Хасанский район, Приморский край. Пещера Перспективная, Михайловский район, Приморский край.

**Голотип.** RPRV–TetC–07, правый P<sub>3</sub> (Рисунок 30 D, 31 D).

**Возраст.** Пещера Тетюхинская – поздний плейстоцен; пещера Сухая – поздний плейстоцен; пещера Перспективная – поздний плейстоцен, голоцен.

**Материал.** Собрано вместе с голотипом: один левый P<sub>3</sub> и четыре правых P<sub>3</sub>; один левый P<sup>2</sup>; два левых P<sup>3</sup> и два правых P<sup>3</sup>; два правых P<sup>4</sup>; два левых M<sup>1</sup> и один правый M<sup>1</sup>; один левый M<sub>2</sub> и два правых M<sub>2</sub> (Рисунок 30 A–H, 30 I, 31 A–H, 32 E–F, 31 G–I, 31 J–L); один правый P<sub>3</sub> из пещеры Сухая (Рисунок 30 F, 31 F); один левый P<sub>3</sub> и один правый P<sub>3</sub> из пещеры Перспективная (Рисунок 30 G–H, 31 G–H).

**Диагноз.** Пищуховые средних размеров. На треугольном антерокониде имеется лабиальная складка, заполненная цементом. Эта складка может сужаться к верхнему краю зуба и может быть не видна с окклюзионной поверхности, но при этом всегда хорошо видна с боковой поверхности.

**Описание.** Вид средних размеров. Окклюзионная поверхность P<sub>3</sub> имеет треугольную форму. Длина окклюзионной поверхности больше его ширины (Таблица 6). Отношение ширины к длине жевательной поверхности варьируется от 0,86 до 1,00, в среднем составляет 0,93 (n=8). На антерокониде *T. sikhotana* всегда имеется небольшая лабиальная складка, заполненная цементом. У некоторых экземпляров эта складка не доходит до окклюзионной поверхности зуба, например как у **RPRV–TetC–08** и **RPRV–Sukh–04** (Рисунок 30 E, F). Однако эта складка всегда хорошо видна с боковой поверхности зуба. У четырех из восьми экземпляров также имеется лингвальная складка на антерокониде, заполненная цементом (две третьей нижней части зуба), у одного экземпляра эта складка не была заполнена цементом и еще у трех экземпляров эта складка отсутствовала. У большинства образцов эта складка не доходит до окклюзионной

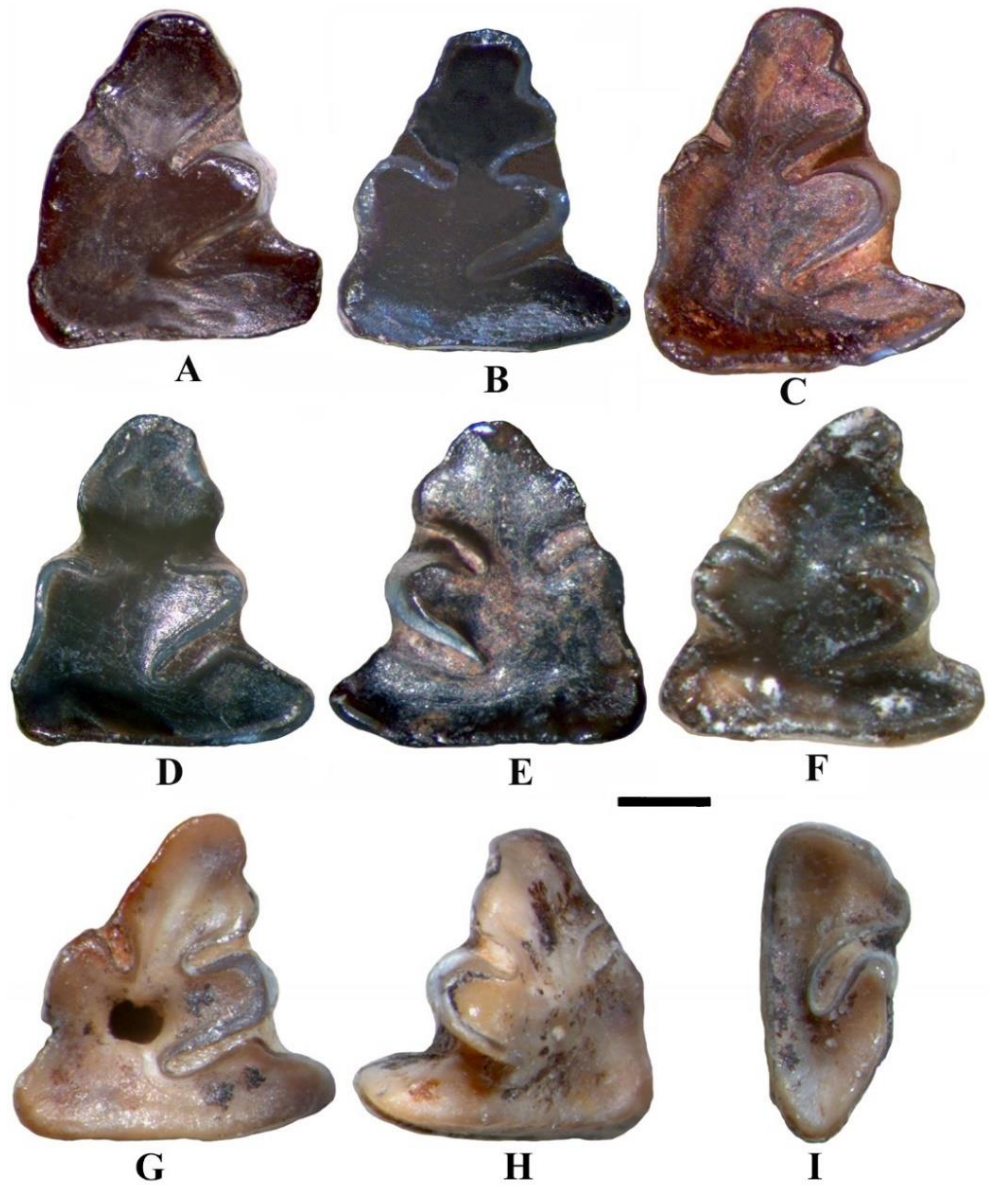
поверхности. Ширина перешейка между антероконидом и постероконидом составляет примерно четверть расстояния между метаконидом и протоконидом. У семи экземпляров имеется мезофлексид, с цементом в средней части. У одного экземпляра мезофлексид отсутствует.

Окклюзионная поверхность второго верхнего премоляра  $P^2$  имеет вытянутую овальную форму с широким парафлексусом, заполненным цементом. Ширина от самой лингвальной точки гиперкона до самой глубокой точки парафлексуса больше половины ширины самого зуба (Таблица 6). Эмаль хорошо видна вдоль парафлексуса и гиперкона.

Окклюзионная поверхность третьего верхнего премоляра  $P^3$  трапецевидной формы (Рисунок 32 А–D). Антеролоф составляет около 60% ширины зуба. U-образный парафлексус начинается от 1/4 и заканчивается на 1/3 ширины жевательной поверхности зуба относительно щечной стороны. Гипофлексус довольно короткий, узкий и заполнен цементом (Рисунок 30 I).

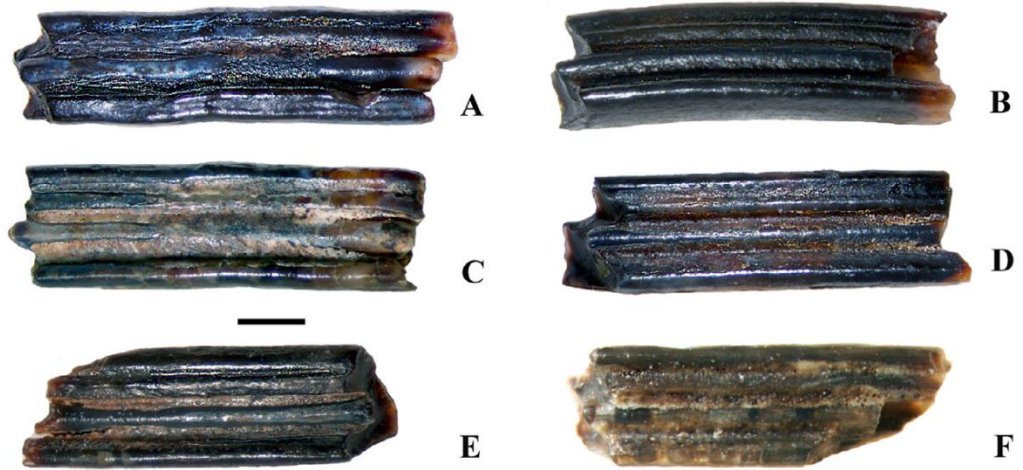
Верхние моляры  $P^4$  и  $M^1$  состоят из двух гребней, разделенных посередине гипофлексусом, заполненным цементом. Спереди гребни имеют утолщенную эмаль (Рисунок 32 E–I).

$M_2$  состоит из двух гребней (тригонидом и талонидом), соединенных цементом. По ширине тригонид равен талониду. Передне-буккальная стенка тригониды слабо вогнута и образует протофлексид (Рисунок 32 J–L).



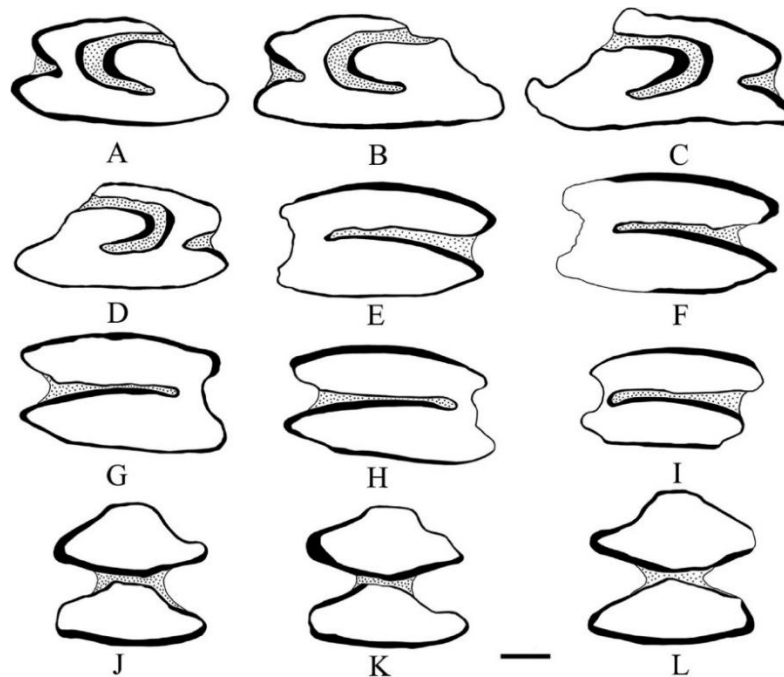
**Рисунок 30** – Окклюзионная поверхность зубов  $P_3$  (A–H) и  $P^2$  (I) *Tonomochota sikhotana* из пещер Тетюхинская, Сухая и Перспективная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV–TetC–04, правый  $P_3$ ; B – RPRV–TetC–05, правый  $P_3$ ; C – RPRV–TetC–06, правый  $P_3$ ; D – RPRV–TetC–07, правый  $P_3$ ; E – RPRV–TetC–08, левый  $P_3$ ; F – RPRV–SukC–04, правый  $P_3$ ; G – RPRV–PersC–16, правый  $P_3$ ; H – RPRV–PersC–17, левый  $P_3$ ; I – RPRV–PersC–21, левый  $P^2$ . Масштабная линейка = 0,5 мм.



**Рисунок 31** – Боковая поверхность зуба  $P_3$  *Tonomochota sikhotana* из пещер Тетюхинская и Сухая. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV-TetC-04, правый  $P_3$ ; B – RPRV-TetC-05, правый  $P_3$ ; C – RPRV-TetC-06, правый  $P_3$ ; D – RPRV-TetC-07, правый  $P_3$ ; E – RPRV-TetC-08, левый  $P_3$ ; F – RPRV-SukC-04, правый  $P_3$ ; Масштабная линейка = 1 мм.



**Рисунок 32** – Оклюзионная поверхность зубов  $P^3$  (A–D),  $P^4$  (E–H),  $M^1$  (I),  $M_2$  (J–L) *Tonomochota sikhotana* из пещеры Тетюхинская. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – RPRV-TetC-09, левый  $P^3$ ; B – RPRV-TetC-10, левый  $P^3$ ; C – RPRV-TetC-11, правый  $P^3$ ; D – RPRV-TetC-12, правый  $P^3$ ; E – RPRV-TetC-13, правый  $P^4$ ; F – RPRV-TetC-14, правый  $P^4$ ; G – RPRV-TetC-15, левый  $M^1$ ; H – RPRV-TetC-16, левый  $M^1$ ; I – RPRV-TetC-17, правый  $M^1$ ; J – RPRV-TetC-18, правый  $M_2$ ; K – RPRV-TetC-19, правый  $M_2$ ; L – RPRV-TetC-20, левый  $M_2$ . Масштабная линейка = 0.5 мм.

*Tomochota major* Tiunov et Gusev, 2021

**Этимология.** Название вида происходит от латинского слова «*major*» (большой)

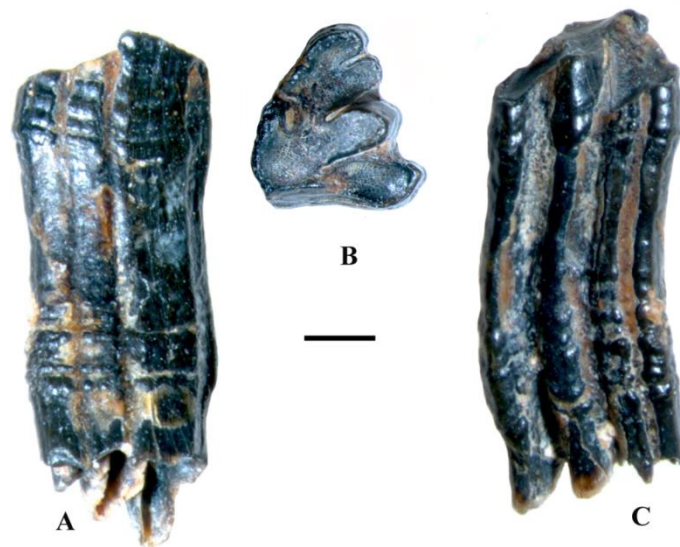
**Местоположение.** Пещера Сухая, отроги Восточно-Маньчжурских гор, Хасанский район, Приморский край.

**Голотип.** RPRV–SukC–30 правый P<sub>3</sub> (Рисунок 33)

**Возраст.** Поздний плейстоцен.

**Диагноз.** Пищуховые крупных размеров. На треугольном антерокониде имеется глубокая лабиальная складка, заполненная цементом.

**Описание.** Самый крупный вид рода *Tomochota*. Оклюзионная поверхность третьего нижнего премоляра треугольной формы. Длина окклюзионной поверхности зуба больше его ширины (Таблица 6). Отношение ширины к длине составляет 0,93. Ширина перешейка между антероконидом и постероконидом составляет четверть расстояния между метаконидом и постероконидом (Рисунок 33). Гипофлексид и протофлексид узкие и глубокие. Парафлексид голотипа L-образной формы. На антерокониде имеются лабиальная и лингвальная складки, заполненные цементом. Эти складки непрерывны на всем протяжении боковой поверхности зуба.



**Рисунок 33** – Лингвальная (А), окклюзионная (В) и лабиальная (С) поверхность зуба P<sub>3</sub> *Tomochota major* из пещеры Сухая. Масштабная линейка = 1 мм.

*Tonomochota khinganica* Gusev et Tiunov, 2023

**Этимология.** Название вида связано с системой горных хребтов Хинган.

**Местонахождения.** Пещера Коридорная, Еврейская автономная область. Пещера Перспективная, Михайловский район, Приморский край. Пещера Сухая, отроги Восточно-Маньчжурских гор, Хасанский район, Приморский край.

**Holotype:** FSC RJARV–KorC–02 (Рисунок 34А).

**Возраст.** Поздний плейстоцен.

**Материал.** Собрано вместе с голотипом: шесть левых  $P_3$  и девять правых  $P_3$ ; два левых  $P^2$ ; семь  $P^3$ , одиннадцать  $M^2$  (Рисунок 23 W–Y; Рисунок 34 A–J, 35 A–I, 36 A–K).

**Диагноз.** Пищухи средних размеров. Отношение ширины к длине жевательной поверхности составляет в среднем 1,11 мм, из-за чего зуб выглядит немного уплощенным.

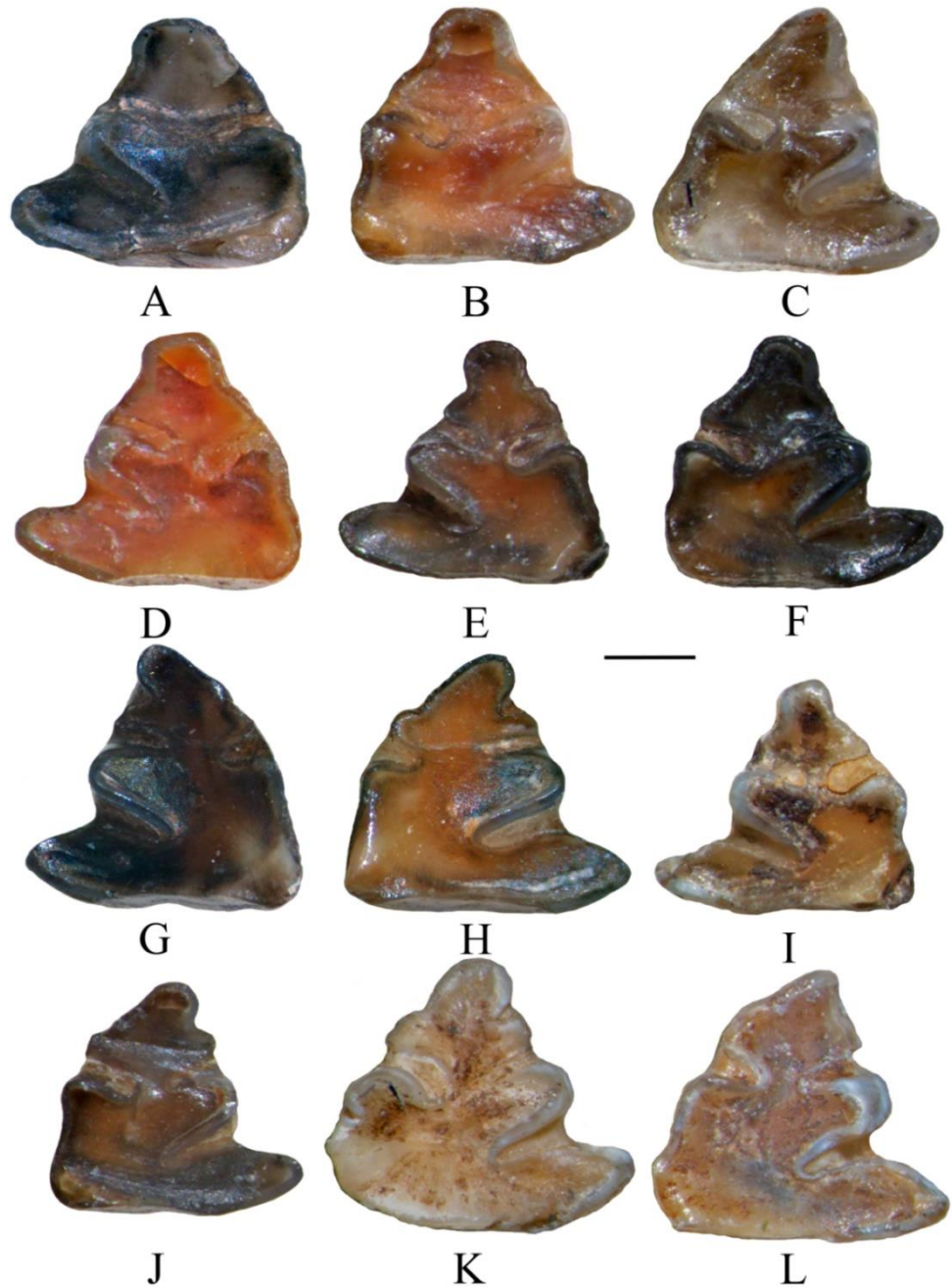
**Описание.** Пищухи средних размеров. Окклюзионная поверхность третьего нижнего премоляра имеет треугольную форму. Ширина окклюзионной поверхности зуба больше его длины (Таблица 6). Отношение ширины к длине жевательной поверхности варьирует от 1,07 до 1,22, в среднем составляет 1,11 ( $n=13$ ). Антероконид изменчив по своей форме, может быть треугольным, ромбовидным или трапециевидным (Рисунок 34). Лабиальная складка на антерокониде заполнена цементом. У экземпляров **RPRV–SukC–23**, **FSC RJARV–KorC–08**, **FSC RJARV–KorC–09**, **RPRV–PersC–12** эта складка вместе с цементом видна очень хорошо, в отличие от остальных экземпляров (Рисунок 23 X, Рисунок 34 G, H, K). У трех экземпляров **FSC RJARV–KorC–02**, **FSC RJARV–KorC–05** и **FSC RJARV–KorC–06** цемент почти не заметен с жевательной поверхности зуба, но при просмотре сбоку цемент присутствует. Все исследованные экземпляры имеют также лингвальную складку, но только у **FSC RJARV–KorC–05**, **FSC RJARV–KorC–07**, **FSC RJARV–KorC–09**, **RPRV–PersC–12** и **RPRV–PersC–13** она заполнена цементом. Перешеек, соединяющий антероконид с постероконидом, изменчив, его ширина варьирует от 0,14 до 0,31 мм (Таблица 6). У девяти из тринадцати экземпляров имеется слабо выраженный

мезофлексид, который заметен только при просмотре боковой стенки зуба. Из всех экземпляров, только у **FSC RJARV–KorC–05**, **RPRV–PersC–12**, **RPRV–PersC–13** и **RPRV–SukC–23** он заполнен цементом. У одного экземпляра, **RPRV–SukC–29** на постерокониде имеется круглое отверстие без обрамления эмали (Рисунок 23 Y). Два экземпляра **FSC RJARV–KorC–10** и **FSC RJARV–KorC–11** не были включены в статистический анализ, т.к. они оказались меньше остальных экземпляров по ширине и длине. Но при этом отношение ширины зуба к его длине у этих экземпляров такое же, как и других зубов, отнесенных к описываемому нами виду *T. khinganica* (Рисунок 34 I, J).

Окклюзионная поверхность второго верхнего премоляра  $P^2$  имеет вытянутую овальную форму с узким парафлексусом, заполненным цементом (Рисунок 35 А–В). Парафлексус берет свое начало из верхней части гиперкона и направлен в сторону задней щечной области. Ширина от самой лингвальной точки гиперкона до самой глубокой точки парафлексуса равна или немного больше половины ширины самого зуба. Эмаль тонкая (узкая), видна по всей границе окклюзионной поверхности.

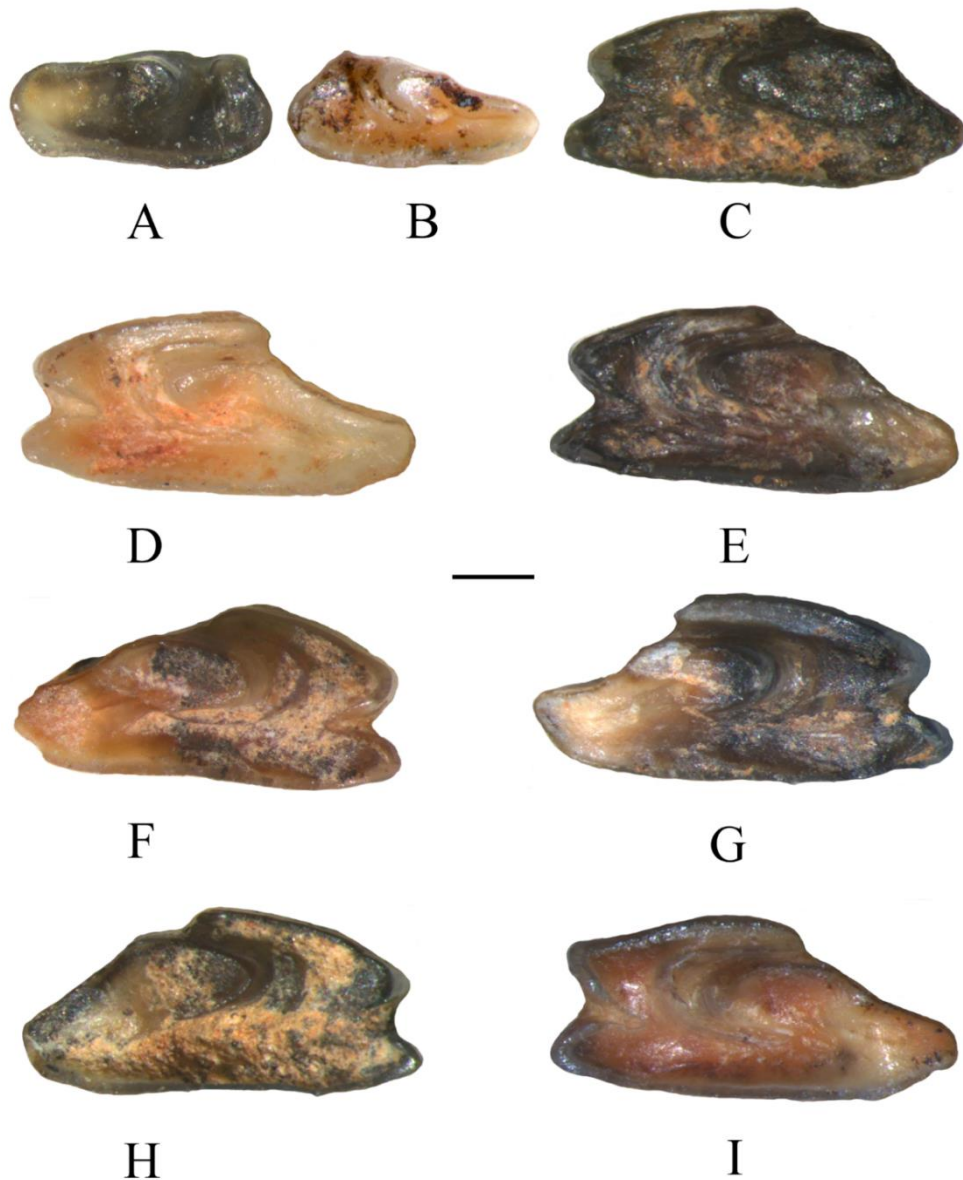
Окклюзионная поверхность третьего верхнего премоляра  $P^3$  трапециевидной формы (Рисунок 35 С–I). Антеролоф составляет около 54% ширины зуба ( $n=7$ ). U-образный парафлексус начинается от  $1/4$  и заканчивается на  $1/3$ – $1/2$  ширины жевательной поверхности зуба относительно щечной стороны. Гипофлексус узкий, короткий, заполнен цементом.

Второй верхний премоляр  $M^2$  широкий, длина варьирует от 1,52 до 1,65 мм, в среднем 1,55 мм (Таблица 6). Отросток на постеролофе у  $M^2$  крупный, хорошо развит (Рисунок 36 А–К).



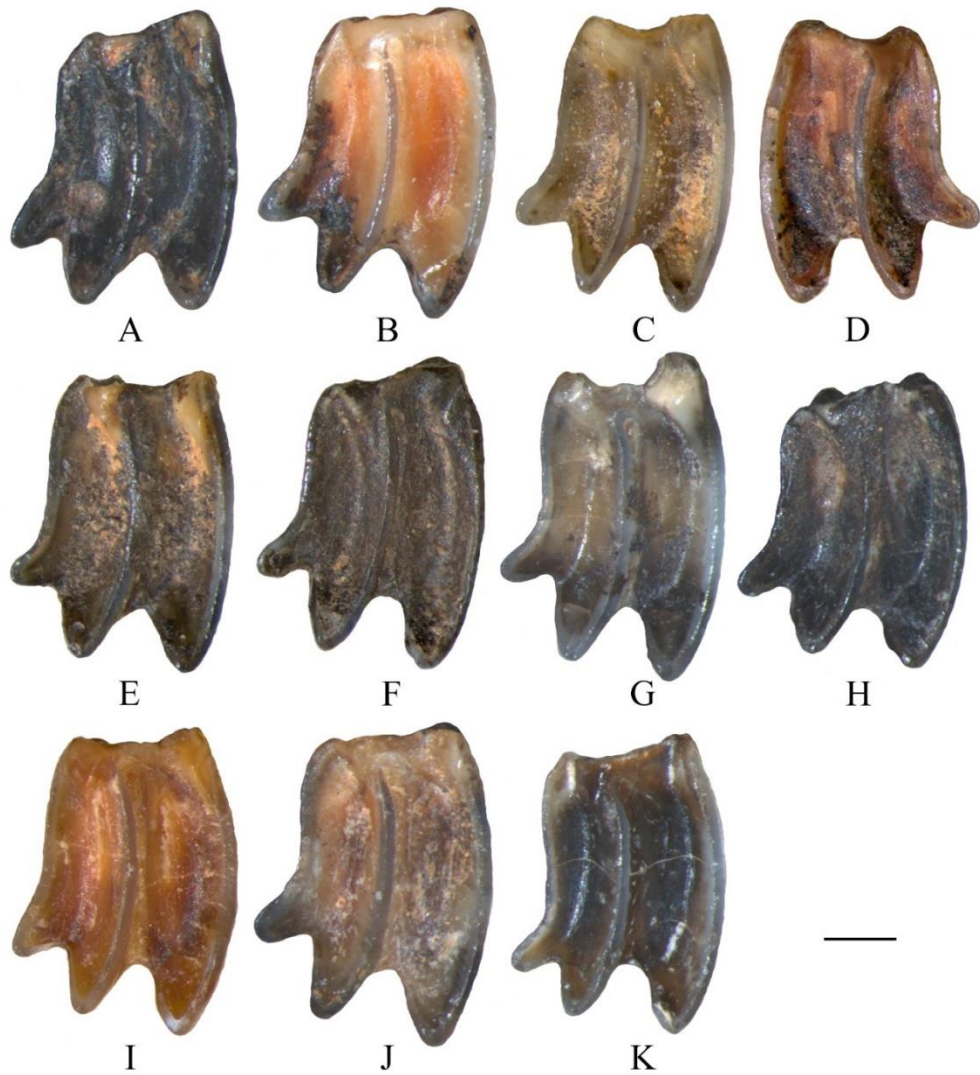
**Рисунок 34** – Окклюзионная поверхность зуба P<sub>3</sub> *Tonotochota khinganica* из пещер Коридорная и Перспективная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – FSC RJARV–KorC–02, левый P<sub>3</sub>; B – FSC RJARV–KorC–03, правый P<sub>3</sub>; C – FSC RJARV–KorC–04, правый P<sub>3</sub>; D – FSC RJARV–KorC–05, левый P<sub>3</sub>; E – FSC RJARV–KorC–06, левый P<sub>3</sub>; F – FSC RJARV–KorC–07, правый P<sub>3</sub>; G – FSC RJARV–KorC–08, левый P<sub>3</sub>; H – FSC RJARV–KorC–09, правый P<sub>3</sub>; I – FSC RJARV–KorC–10, левый P<sub>3</sub>; J – FSC RJARV–KorC–11, правый P<sub>3</sub>; K – RPRV–PersC–12, правый P<sub>3</sub>; L – RPRV–PersC–13, правый P<sub>3</sub>. Масштабная линейка = 0,5 мм.



**Рисунок 35** – Окклюзионная поверхность зубов  $P^2$  (A–B) и  $P^3$  (C–I) *Tonotochota khinganica* из пещеры Коридорная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – FSC RJARV–KorC–12, правый  $P^2$ ; B – FSC RJARV–KorC–13, левый  $P^3$ ; C – FSC RJARV–KorC–14, левый  $P^3$ ; D – FSC RJARV–KorC–15, левый  $P^3$ ; E – FSC RJARV–KorC–16, правый  $P^3$ ; F – FSC RJARV–KorC–17, правый  $P^3$ ; G – FSC RJARV–KorC–18, правый  $P^3$ ; H – FSC RJARV–KorC–19, левый  $P^3$ . Масштабная линейка = 0,5 мм.



**Рисунок 36** – Окклюзионная поверхность зуба  $M^2$  *Tonotochota khinganica* из пещеры Коридорная. Расшифровка аббревиатуры номеров для зубов представлена в главе материалы и методы.

A – FSC RJARV–KorC–20, правый  $M^2$ ; B – FSC RJARV–KorC–21, правый  $M^2$ ; C – FSC RJARV–KorC–22, правый  $M^2$ ; D – FSC RJARV–KorC–23, левый  $M^2$ ; E – FSC RJARV–KorC–24, правый  $M^2$ ; F – FSC RJARV–KorC–25, правый  $M^2$ ; G – FSC RJARV–KorC–26, правый  $M^2$ ; H – FSC RJARV–KorC–27, правый  $M^2$ ; I – FSC RJARV–KorC–28, правый  $M^2$ ; J – FSC RJARV–KorC–29, правый  $M^2$ ; K – FSC RJARV–KorC–30, правый  $M^2$ . Масштабная линейка = 0,5 мм.

### 6.3. Сравнение видов *Tomomochota*

Каждый из четырех видов *Tomomochota* 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*.

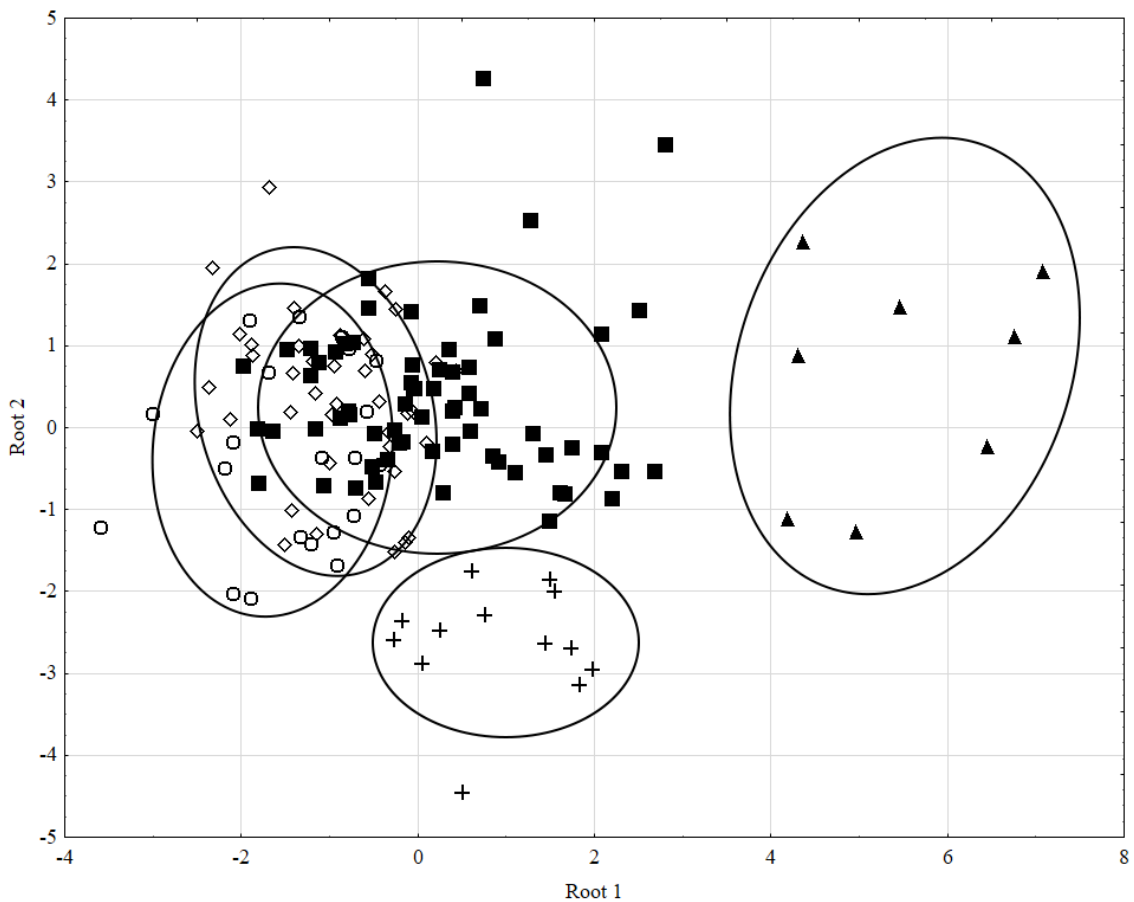
Таблица для определения видов рода *Tomomochota* по P<sub>3</sub>

- 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*

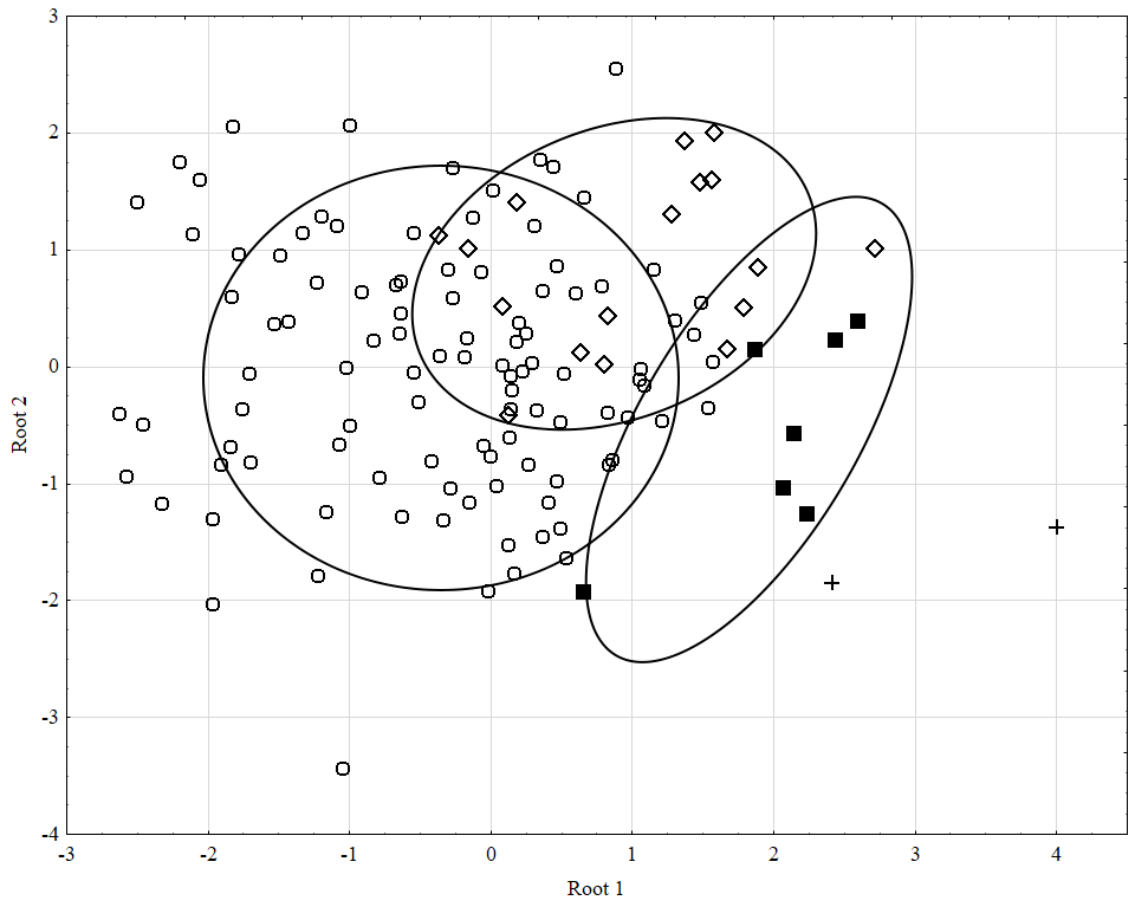
Необходимо отметить, что кроме P<sub>3</sub> было собрано значительное количество и других зубов. В связи с чем была предпринята попытка определить их видовую принадлежность. Материалом для определения послужили верхние зубы P<sup>2</sup>, P<sup>3</sup>, M<sup>2</sup> из пещер Коридорная, Перспективная и Тетюхинская. Так как для пещеры Коридорная наиболее крупным по размерам зубов видом выступает *T. khinganica*, то очевидно, что и остальные зубы этого вида должны быть крупнее зубов *T. khasanensis* и *O. hyperborea*. Аналогичная ситуация должна происходить и в пещере Тетюхинская, где было найдено всего два вида *T. sikhotana* и *O. hyperborea*.

Для проверки значимости морфометрических различий между видами рода в работе использовался дискриминантный анализ. Для сравнения в качестве внешней группы в анализе использовались экземпляры современной и

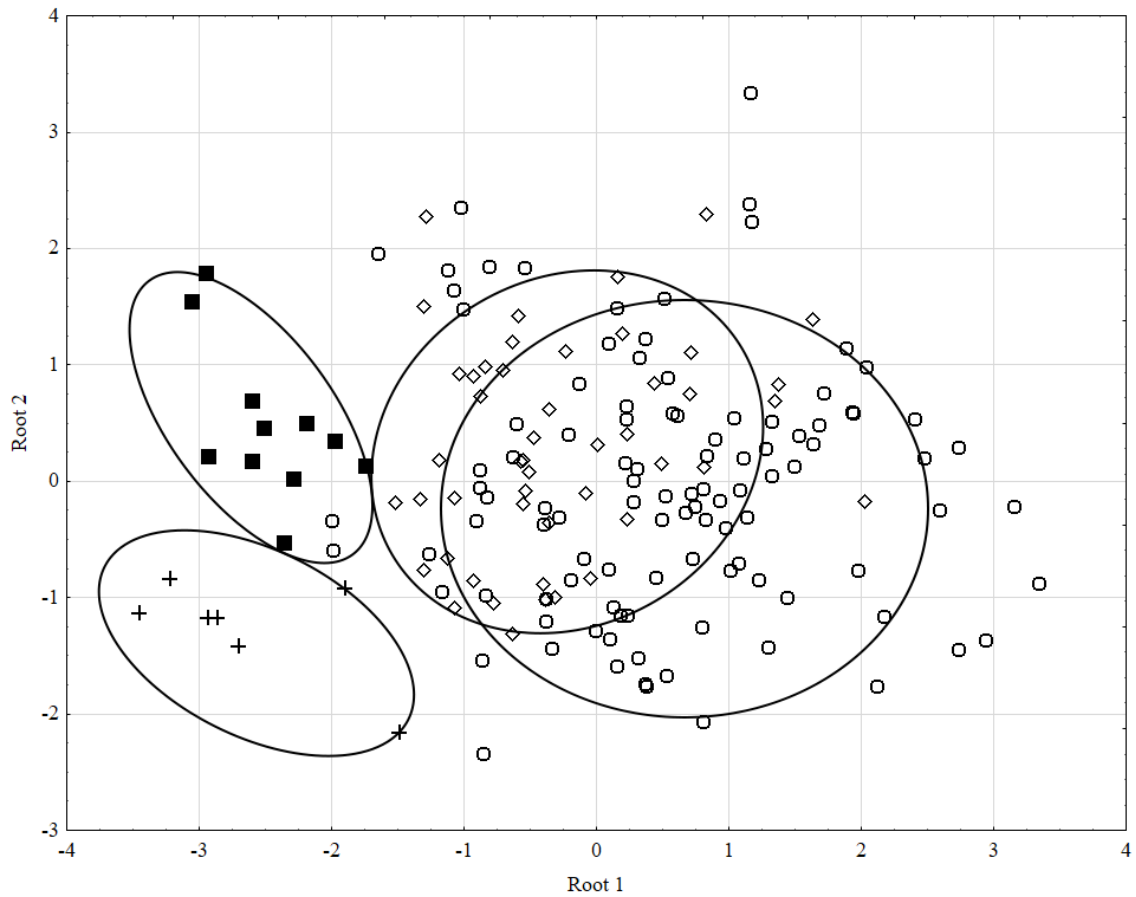
ископаемой северной пищухи. Общий процент правильно идентифицированных экземпляров для  $P_3$  составил 70%, при этом группы *T. sikhotana* и *T. khinganica* были идентифицированы на 100% (Wilks's=0,15,  $R=0,83$ ,  $\chi^2=267,44$ ,  $p<0,01$ ); для  $P^2$  составил 90% (Wilks's=0,55,  $R=0,60$ ,  $\chi^2=81,81$ ,  $p<0,01$ ); для  $P^3$  составил 70% (Wilks's=0,47,  $R=0,93$ ,  $\chi^2=127,30$ ,  $p<0,01$ ); для  $M^2$  составил 77% (Wilks's=0,33,  $R=0,76$ ,  $\chi^2=205$ ,  $p<0,01$ ). Графики рассеивания представлены на Рисунках 37 – 40. По результатам анализа измерения 1, 2, 4 для  $P_3$  (Рисунок 10 А), измерение 1 для  $P^2$  (Рисунок 10 В), измерения 1, 2, 3, 4 для  $P^3$  (Рисунок 10 С) и измерения 1, 4, 5, 7 для  $M^2$  (Рисунок 10 D) сыграли наиболее важную роль в дискриминации видов.



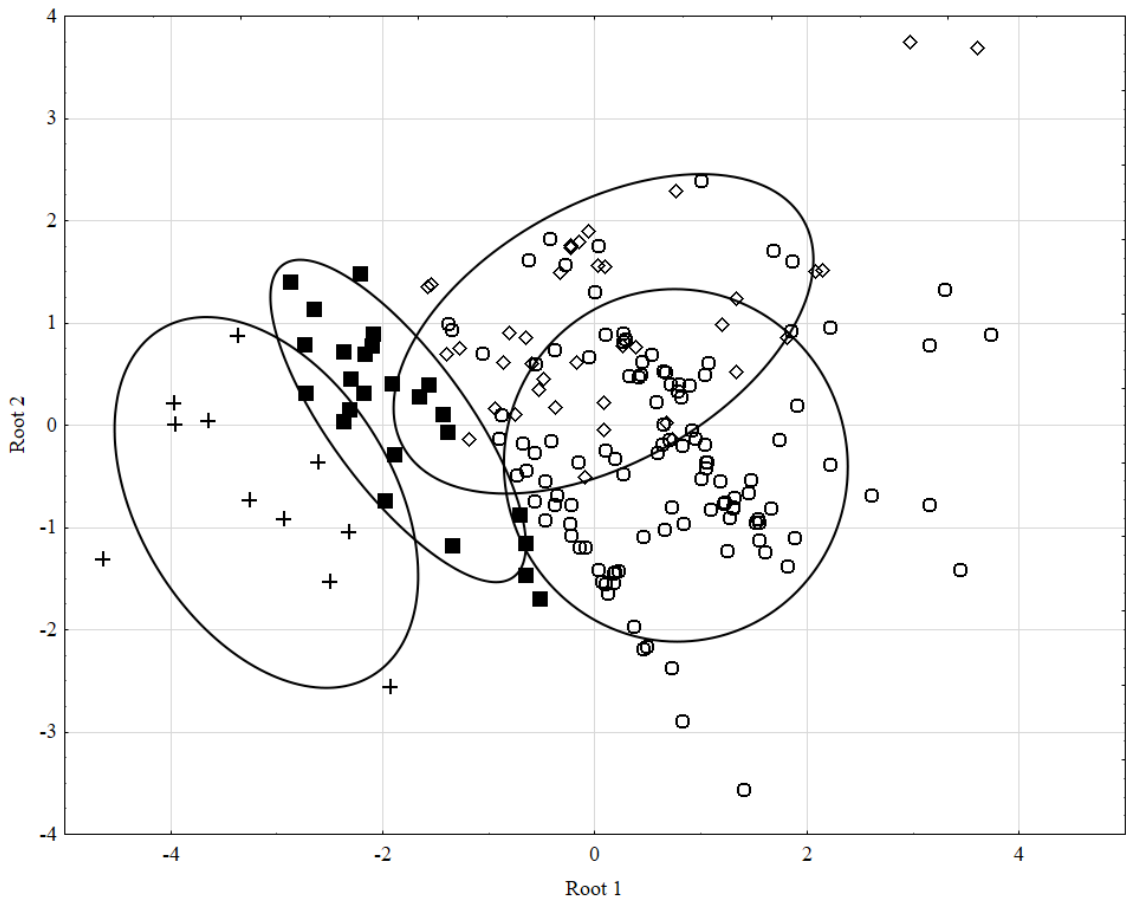
**Рисунок 37** – Распределение экземпляров пищух в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам  $P_3$ . Обозначения: черные треугольники – *Tomomochota sikhotana* (пещ. Тетюхинская, пещ. Сухая, пещ. Перспективная), черные квадраты – *Tomomochota khasanensis* (пещ. Коридорная, пещ. Сухая, пещ. Перспективная, пещ. Медвежий Клык), плюсы – *Tomomochota khinganica* (пещ. Коридорная, пещ. Перспективная, пещ. Сухая), белые ромбы – *Ochotona hyperborea* (пещ. Коридорная, пещ. Тетюхинская, пещ. Перспективная), белые круги – *Ochotona hyperborea* (современные).



**Рисунок 38** – Распределение экземпляров пищух в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам  $P^2$ . Обозначения: плюсы – *Tonomochota khinganica* (пещ. Коридорная, пещ. Перспективная), черные квадраты – *Tonomochota khasanensis* (пещ. Коридорная, пещ. Перспективная), белые ромбы – *Ochotona hyperborea* (пещ. Коридорная, пещ. Перспективная), белые круги – *Ochotona hyperborea* (современные).



**Рисунок 39** – Распределение экземпляров пищух в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам  $P^3$ . Обозначения: плюсы – *Tonomochota khinganica*, (пещ. Коридорная), черные квадраты – *Tonomochota khasanensis* (пещ. Коридорная), белые ромбы – *Ochotona hyperborea* (пещ. Коридорная), белые круги – *Ochotona hyperborea* (современные).

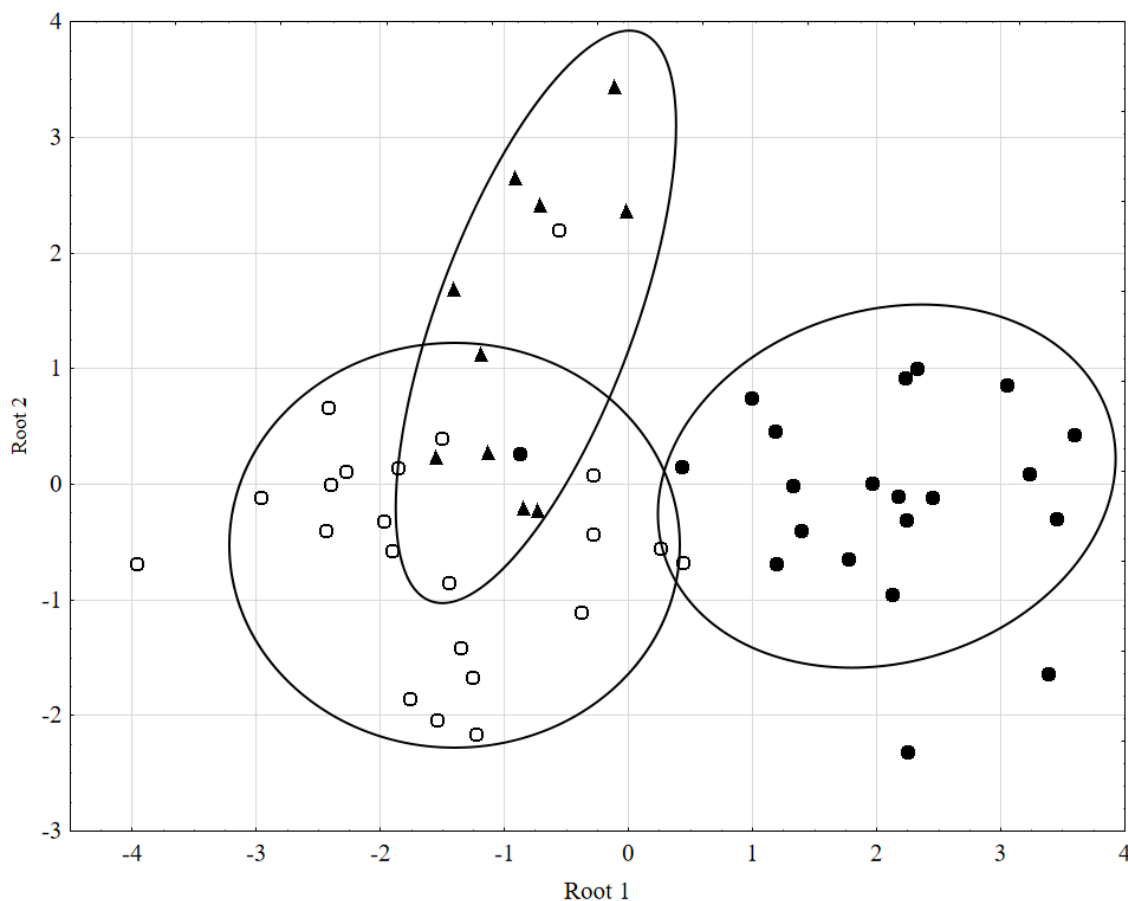


**Рисунок 40** – Распределение экземпляров пищух в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам  $M^2$ . Обозначения: плюсы – *Tonomochota khinganica* (пещера Коридорная), черные квадраты – *Tonomochota khasanensis* (пещера Коридорная), белые ромбы – *Ochotona hyperborea* (пещера Коридорная), белые круги – *Ochotona hyperborea* (современные).

По метрическим параметрам  $P^2$  и  $P^3$  *T. khinganica* крупнее  $P^2$  и  $P^3$  *T. khasanensis* и *O. hyperborea* (Таблица 6). По морфологии жевательной поверхности  $P^2$  *T. khinganica* схож с *T. khasanensis* закругленным передним краем на гиперконе, но отличается доходящим до половины зуба парафлексусом. Передний край гиперкона  $P^2$  *O. hyperborea* отличается от *T. khinganica* заостренной формой. Экземпляры *O. hyperborea*, у которых передний край гиперкона был стерт, хорошо отличались меньшими пропорциями зуба.

Так как экземпляры, отнесенные к *T. khasanensis* были найдены почти во всех исследуемых локалитетах, была предпринята попытка оценить внутривидовую изменчивость этой группы с помощью дискриминантного анализа. В анализе были использованы только экземпляры позднеплейстоценового

возраста из пещер Коридорная, Сухая и Медвежий Клык. В качестве группирующей переменной в анализе использовался параметр, характеризующий местонахождение экземпляров. По результатам анализа выборка по *T. khasanensis* была разделена на три группы (Wilks's=0,17, R=0,86,  $\chi^2=80,26$ ,  $p<0,01$ ). К первой группе были отнесены экземпляры *T. khasanensis* из пещеры Коридорная, ко второй группе *T. khasanensis* из пещеры Медвежий Клык, к третьей *T. khasanensis* из пещеры Сухая. Процент правильно идентифицированных экземпляров с помощью метода складного ножа составил 77%. На основе дистанций Махаланобиса группы классифицировались между собой на 87%. В разделении данных групп наиболее важную роль в дискриминации сыграли измерения 1, 4, и 5. Диаграмма рассеивания представлена на Рисунке 41.

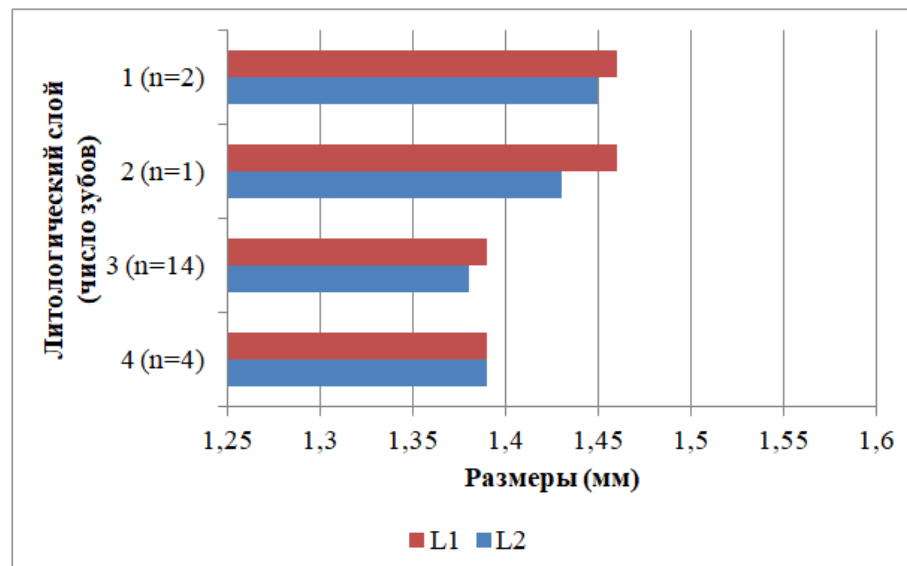


**Рисунок 41** – Распределение экземпляров *Tonomochota khasanensis* в плоскости первых двух канонических дискриминантных функций по размерным характеристикам  $P_3$ . Обозначения: черные круги – пещера Коридорная, белые круги – пещера Сухая, черные треугольники – пещера Медвежий Клык.

#### 6.4. Географическая и временная изменчивость *Tonomochota khasanensis*

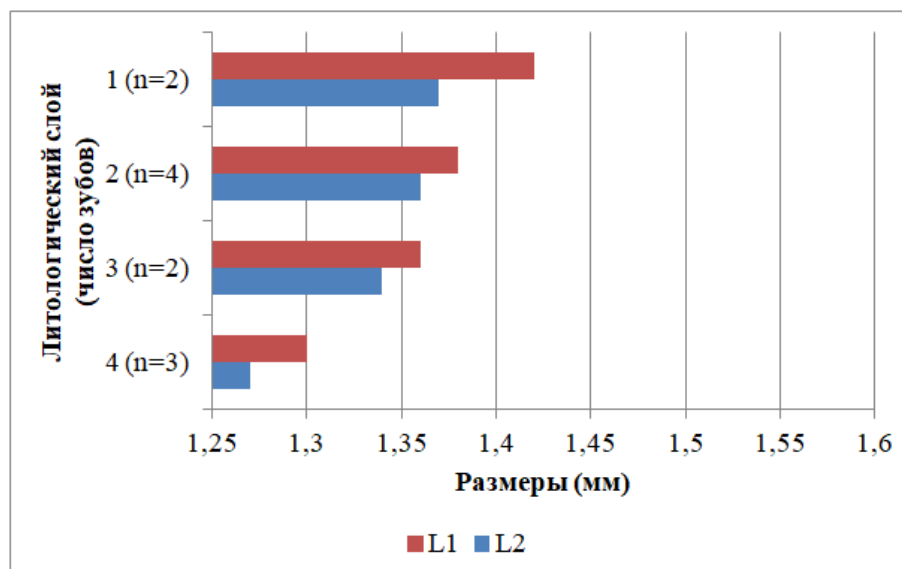
Наиболее многочисленный материал был собран по *T. khasanensis* ( $n = 110$ ) (Таблица 1). По размерным характеристикам окклюзионной поверхности  $P_3$  этот вид хорошо разделился на три группы (Рисунок 41). Наибольшими размерами характеризуются зубы из самого южного местонахождения, из пещеры Сухая, 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.

Как известно, первоосновой стратиграфии является принцип Н. Стенона – принцип последовательности напластований, когда подстилающий пласт древнее покрывающего [Плакс, 2017]. Если рассматривать размерные характеристики этих зубов последовательно снизу вверх в каждом литологическом слое отдельно, то можно проследить наличие или отсутствие временной изменчивости исследуемых признаков. Как показано на Рисунках 42 и 43, у *T. khasanensis* шло направленное увеличение размеров зубов.



**Рисунок 42** – Соотношение ширины (L1) и длины (L2)  $P_3$  *Tonomochota khasanensis* по слоям из отложений пещеры Коридорная. Литологические слои представлены на рисунке 2 В.

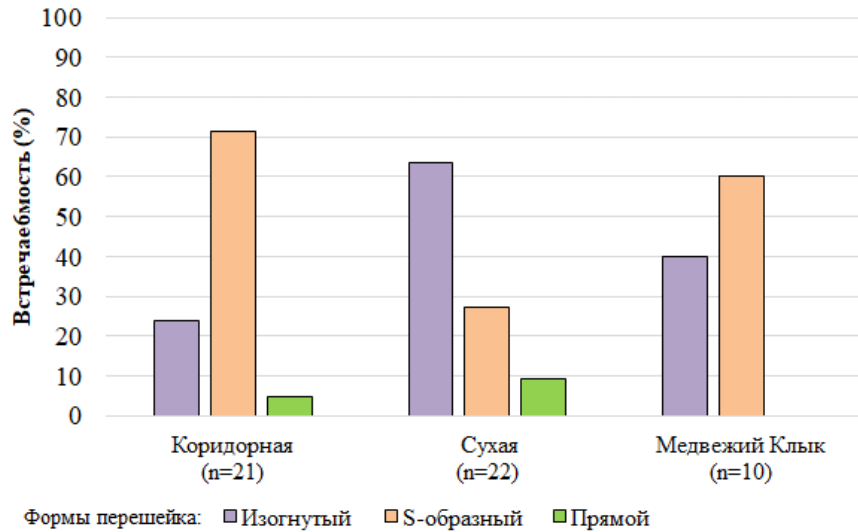
Понятно, что количество исследованного материала по этому виду пока невелико и можно говорить только о тенденции. Необходимо отметить, что в других местонахождениях у этого вида также наблюдалась тенденция к увеличению зубов во времени, но там исследованного материала еще меньше.



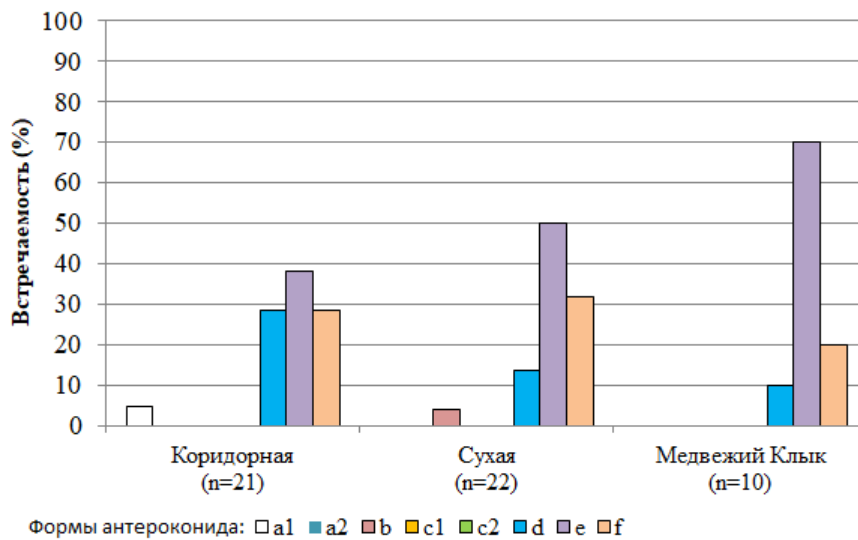
**Рисунок 43** – Соотношение ширины (L1) и длины (L2) P<sub>3</sub> *Tonomochota khasanensis* по слоям из отложений пещеры Перспективная. Литологические слои представлены на рисунке 5 Б.

Учитывая большую схожесть формы жевательной поверхности P<sub>3</sub> у *O. hyperborea* и *T. khasanensis*, при изучении изменчивости P<sub>3</sub> у *T. khasanensis* можно использовать те же морфологические признаки, которые были выделены ранее для *O. hyperborea* – форма перешейка, соединяющего антероконид и постероконид; форма антероконида и форма постероконида.

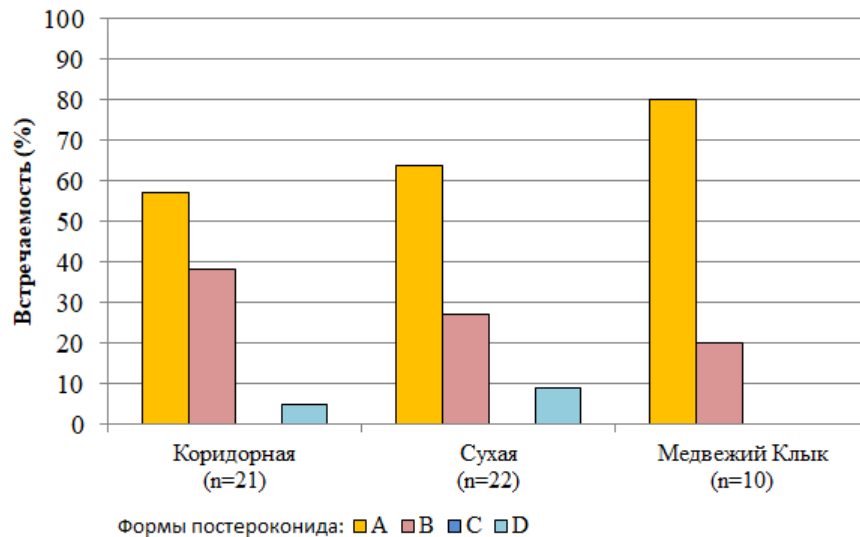
В рыхлых отложениях пещер Коридорная и Медвежий Клык у *T. khasanensis* превалирует **S-образный** перешеек и только в пещере Сухая – **изогнутый** перешеек (Рисунок 44). Из восьми форм антероконида, встречающихся у *O. hyperborea*, у *T. khasanensis* зарегистрировано семь форм. Форма **a<sub>2</sub>** у этого вида не обнаружена. Во всех четырех исследованных местонахождениях преобладает **e** форма антероконида (Рисунок 45) и **A** форма постероконида (Рисунок 46).



**Рисунок 44** – Частота встречаемости форм перешейка P<sub>3</sub> у *Tomomochota khasanensis* из отложений пещер Коридорная, Сухая и Медвежий Клык. Описание форм перешейка приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

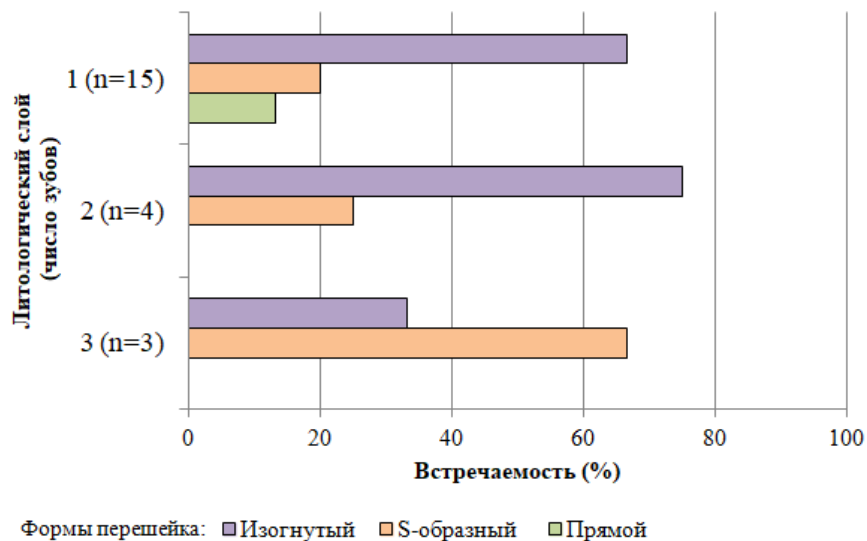


**Рисунок 45** – Частота встречаемости форм антероконида P<sub>3</sub> *Tomomochota khasanensis* из отложений пещер Коридорная, Сухая и Медвежий Клык. Описание форм антероконида приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.



**Рисунок 46** – Частота встречаемости форм постероконида *P<sub>3</sub> Tonomochota khasanensis* из отложений пещер Коридорная, Сухая и Медвежий Клык. Описание форм постероконида приведено в разделе 3.6, в скобках – число зубов.

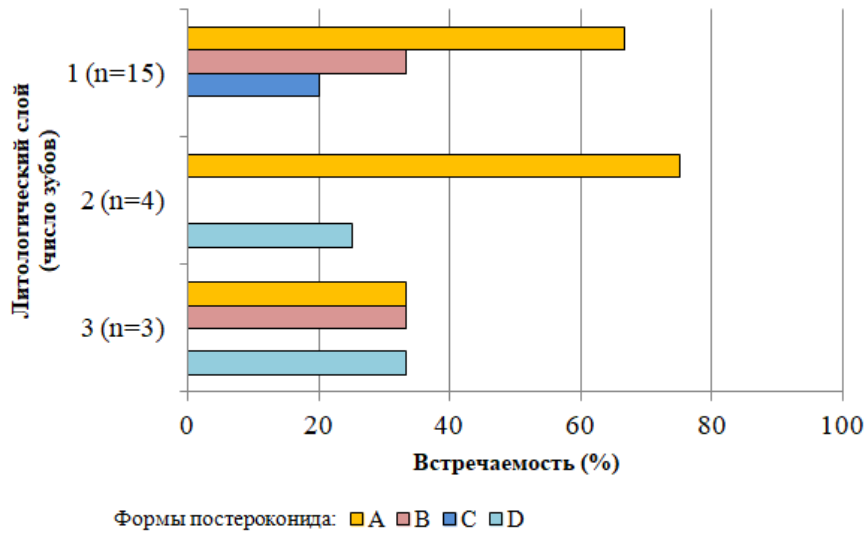
Временная изменчивость формы перешейка обнаружена только в пещере Сухая. В нижнем исследованном слое у *P<sub>3</sub>* преобладает **S-образный** перешеек и по направлению вверх идет постепенное увеличение зубов с **ИЗОГНУТЫМ** перешейком (Рисунок 47).



**Рисунок 47** – Соотношение форм перешейка *P<sub>3</sub> Tonomochota khasanensis* по слоям из отложений пещеры Сухая. Литологические слои представлены на рисунке б Б; описание форм перешейка приведено в разделе 3.6.

В нижнем слое также отмечено большее количество зубов с **В** формой постероконида и значительное количество зубов с **D** формой. В верхнем слое

превалируют зубы с А формой постероконида (Рисунок 48). По другим местонахождениям материала для изучения вековой изменчивости, к сожалению не достаточно.

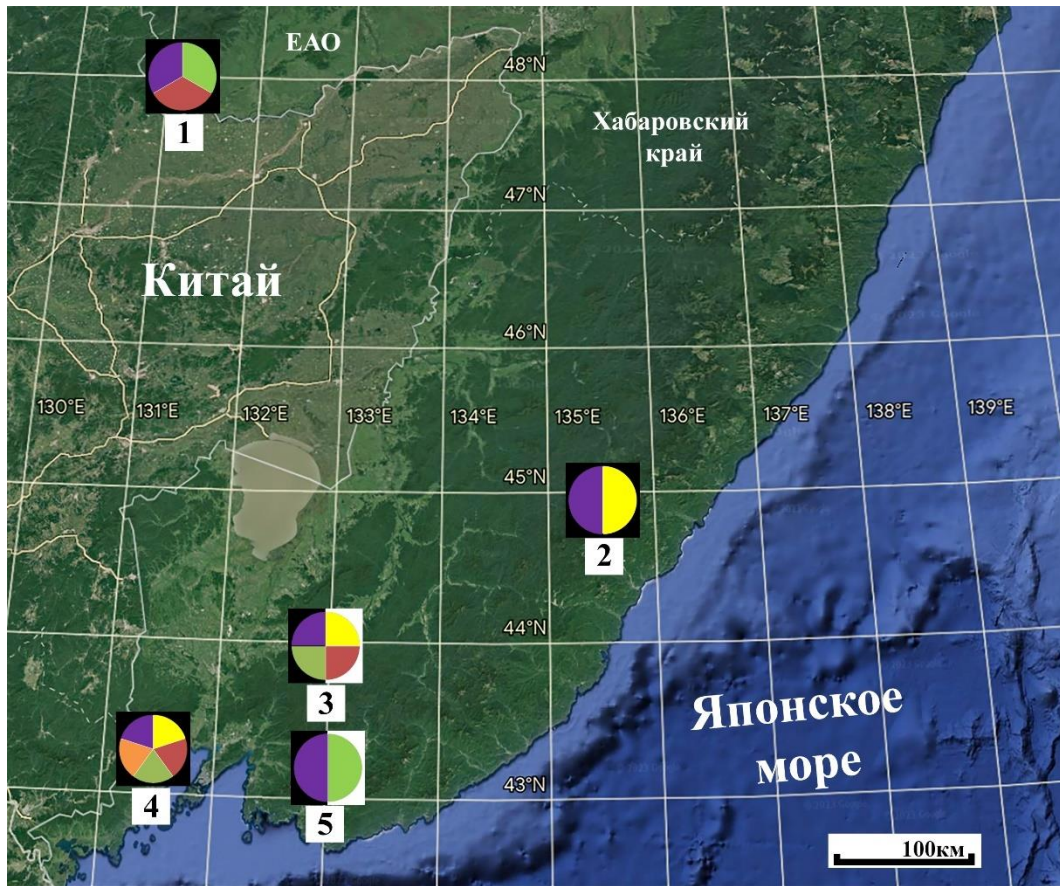


**Рисунок 48** – Соотношение форм постероконида P<sub>3</sub> *Tomomochota khasanensis* по слоям из отложений пещеры Сухая. Литологические слои представлены на рисунке 6 Б; описание форм постероконида приведено в разделе 3.6.

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 (Рисунок 49), 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 [Разжигаева 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.



**Рисунок 49** – Позднеплейстоценовые (внешний черный квадрат) и голоценовые (внешний белый квадрат) находки пищух на юге Дальнего Востока России. 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 khingonica*, 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 (Рисунок 49). Костные остатки *T. sikhotana* обнаружены в отложениях пещер Сухая, Перспективная и Тетюхинская. *T. khingonica* 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, современная 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 России [Тиунов, 2014; Тиунов, 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 [Voyta 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].

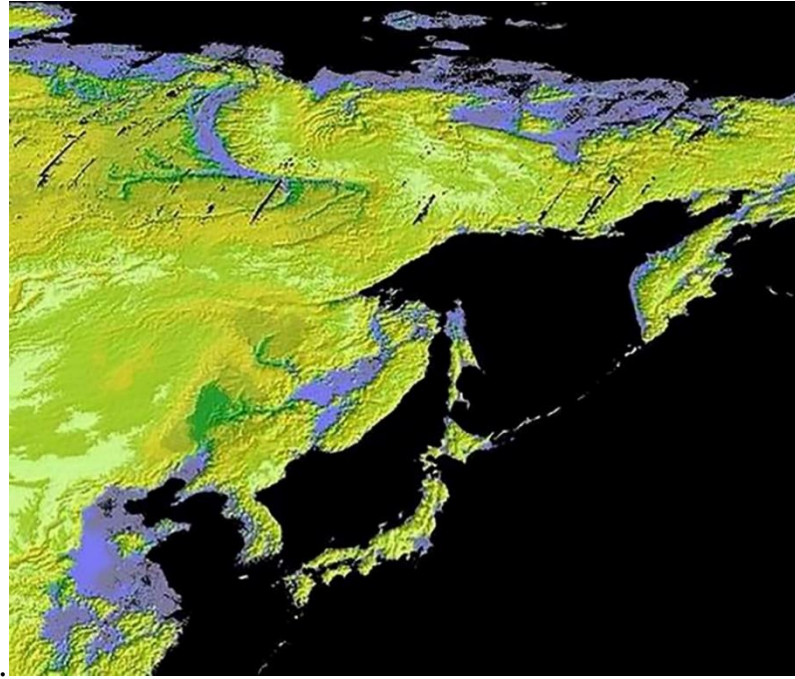
Таким образом, находки костных остатков мышевых в рыхлых отложениях, наряду с находками костных остатков других видов, приспособленных к обитанию в открытых степных и лесостепных ландшафтах, являются отражением происходивших качественных изменений палеотериофаун и условий их обитания на исследуемой территории 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, Voyta, 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 мышев, 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

(Рисунок 50) и отделяли Сихотэ-Алинь от материка [Никольская, 1974; Галанин, Беликович, 2012]. Анализируя ареалы эндемичных жужелиц 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 *Tomomochota* связано с более ранним периодом. Наиболее близким по строению зубов к роду *Tomomochota* 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 *Tomomochota*.



**Рисунок 50** – Карта областей (выделены фиолетовым цветом), которые во время морских трансгрессий могли становиться морскими заливами и проливами [по: Галанин, Беликович, 2012].

## 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 *Tomomochota khasanensis*.

3. Установлено, что на севере современного ареала преобладают особи северной пищухи с **изогнутым** перешейком, **a<sub>1</sub>**- и **c<sub>1</sub>**-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 **a<sub>1</sub>** и **c<sub>1</sub>** (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 - *Tomomochota* 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 пищуховым подтверждает полученный ранее по другим группам вывод о существовании в позднем плейстоцене Сихотэ-Алинского рефугиума.

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаджанян, А.К. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР / А.К.Агаджанян, М.А.Ербаева // Наука: Москва, 1983. – 190 с.
2. Алексеева, Э.В. Фауна ископаемых грызунов Приморья / Э.В.Алексеева // IV съезд Всесоюзного териологического общества: тезисы. доклада. Москва. – 1986. – Т. 1. – С. 5.
3. Алексеева, Э.В. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из Южного Приморья (пещера Близнец). Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. / Э.В. Алексеева, Ф.Н. Голенищев // Труды Зоологического института АН СССР. – 1986. – Т. 156. – С. 134–142.
4. Алексеева, Э.В. Позднеплейстоценовые и голоценовые остатки хищных млекопитающих (Carnivora) из пещеры Близнец на юге Дальнего Востока России / Э.В.Алексеева, Г.Ф.Барышников // Труды Зоологического института РАН. – 2020. – Т. 324. – № 3. – С. 388–444.
5. Аргиропуло, А.И. Представители Ochotonidae (Duolidentata, Mammalia) в плиоцене СССР // А.И.Аргиропуло, И.Г.Пидопличка // Доклады Академии Наук СССР. – 1939. – Т. XXIV. – № 7. – С. 723–728.
6. Аргиропуло, А.И. Обзор рецентных видов семейства Lagomyidae Lilljeb., 1886 (Lagomorpha, Mammalia) / А.И.Аргиропуло // Труды Зоологического института АН СССР. – 1948. – Т. 7. – С. 124–128.
7. Базаров, Д.Б. Геология и фауна опорных разрезов антропогена Западного Забайкалья / Д.Б.Базаров, М.А.Ербаева, И.Н.Резанов. – Москва: Наука, 1976. – 148 с.
8. Берсенев И.И. Глава 5. Японское море и тихоокеанский шельф Японских островов. Атлас палеографических карт шельфы Евразии в мезозое и кайнозое / И.И.Берсенев, В.Л.Безверхний // Москва: Геологический институт АН СССР. – 1991. – Т. 1. – С 5(1–11).

9. Борисова, Н.Г. Индивидуоспецифичность звуковых сигналов у даурской пищухи / Н.Г.Борисова, А.И.Старков, Л.В.Руднева // Вестник Бурятского государственного университета. Биология. География. – 2013. – С. 94–96.
10. Борисова, Н.Г. Экология даурской пищухи на северной периферии ареала / Н.Г.Борисова, А.И.Старков, Г.Р.Галиева // Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. – 2014. – № 4. – С. 14–24.
11. Борисова, Н.Г. Пространственная оценка климатической ниши даурской пищухи / Н.Г.Борисова, А.И.Старков, А.В.Лизунова, С.В.Попов, М.А.Ербаева // Сибирский экологический журнал. – 2020. – Т. 5. – С. 568–586.
12. Борисова, Н.Г. Находки туруханской пищухи (*Ochotona turuchanensis* Naumov 1934) на Приморском хребте (Иркутская область) / Н.Г.Борисова, А.А.Никулин, Н.А.Никулина, С.В.Попов, А.И.Старков, С.Ю.Ленхобоева // Зоологический журнал. – 2022. – Т. 101. – № 1. – С. 94–100.
13. Володина, Е. К поющим зайцам / Е.Володина, И.Володин, Р.Фрай, И.Майнанакова // Наука и жизнь. – 2013. – № 2. – С. 2–6.
14. Воронцов, Н.Н., Иваницкая Е.Ю. Сравнительная кариология пищух (*Lagomorpha*, *Ochotonidae*) Северной Палеарктики / Н.Н.Воронцов, Е.Ю.Иваницкая // Зоологический журнал. – 1973. – Т. 52. – № 4. – С. 584–588.
15. Галанин, А.В. Корейско-Хасанская географическая подобласть [Электронный ресурс] / А.В.Галанин, А.В.Беликович // Наша Ботаничка. Владивосток. – 2012. – Режим доступа: [http://ukhtoma.ru/geobotany/arc\\_08.htm](http://ukhtoma.ru/geobotany/arc_08.htm).
16. Гасилин, В.В. Палеофауна из пещеры Тетюхинской (средний Сихотэ-Алинь) / В.В.Гасилин, В.Е.Панасенко, Л.Е.Васильева, В.А.Татарников // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы Третьей Всероссийской научной конференции. – 2013. – С. 127-130.
17. Гашев, Н.С. Экология уральской северной пищухи: автореф.дис. ... канд. биол. наук / Гашев Н. С. – ИЭРиЖ УФАН СССР, 1969. – 21 с.
18. География Еврейской автономной области: общий обзор [Электронный ресурс] / отв. ред. Е.Я. Фрисман. Электронные текстовые

данные (1 файл: 101 Мб). Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. 408 с. – 1 электрон. оптич. диск (CD-ROM)

19. Григорьева, Т.В. Молекулярная систематика пищух подрода *Pika* (*Ochotona*, *Lagomorpha*) и новый вид пищух *Ochotona mantchurica* – в фауне России / Т.В.Григорьева, Н.А.Формозов, В.Л.Сурин // Териофауна России и сопредельных территорий. (VIII съезд Териологического об-ва). Материалы Междунар. Совещ. М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2007. – С. 104.

20. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М.Громов, М.А.Ербаева. – СПб: Зоологический институт РАН, 1995. – 522 с.

21. Гуреев, А. А. Фауна СССР (Зайцеобразные) / А.А.Гуреев. – Москва – Ленинград: Наука, 1964. – 276 с.

22. 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.

23. Дудкин, Р.В. О флоре и растительности хребта Лозовый (Чандалаз) в Приморском крае / Р.В.Дудкин // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83. – № 3. – С. 107-111.

24. Ербаева, М.А. Пищухи Кайнозоя / М.А.Ербаева. – Москва: Наука, 1988. – 222 с.

25. Ербаева, М.А. Стратиграфическое распространение зайцеобразных (*Lagomorpha*, *Mammalia*) в третичных отложениях Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) / М.А.Ербаева // Палеотериология / Ред. Соколов В.Е. – Москва: Наука. – 1994. – С. 65–78.

26. Ербаева, М.А. Первая находка фауны мелких млекопитающих позднего кайнозоя на юге восточного Забайкалья / М.А.Ербаева, Ф.И.Хензыхенова, Н.В.Алексеева // Геология и геофизика. – 1997. – Т. 38. – № 9. – С. 1453–1457.

27. Ербаева, М.А. Пищуховые Евразии: биохронология и таксономическое разнообразие / М.А.Ербаева // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – № 1. – С. 111–118.

28. Калмыков, Н.П. Млекопитающие обрамления озера Байкал в палеонтологической летописи. Зайцеобразные и грызуны (Lagomorpha and Rodentia, Mammalia) / Н.П. Калмыков // Байкальский Зоологический журнал. – 2015. – Т. 2. – № 17. – С. 7–16.

29. Картавцева, И. В. К уточнению таксономического положения северной пищухи *Ochotona hyperborea* Сихотэ-Алиня / И.В.Картавцева, И.Н.Шереметьева, В.Ю.Гуськов, А.А.Вакурин, Е.В.Кумакшева, Л.В.Фрисман // Вестник ДВО РАН. – 2014. – № 2. – С. 79-85.

30. 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.

31. Колесников, Б.П. Растительность. Южная часть Дальнего Востока / Б.П.Колесников. – Москва: Наука, 1969. – С. 206–250.

32. Короткий, А.М. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем плейстоцене-голоцене / А.М.Короткий, Т.А.Гребенникова, В.С.Пушкарь, Н.Г.Разжигаева, В.Г.Волков, Л.А.Ганзей, Л.М.Мохова, В.Б.Базарова, Т.Р.Макарова // Вестник ДВО РАН. – 1997. – № 3. – С. 121–143.

33. Короткий, А.М. Особенности развития природной среды Дальнего Востока в позднем плейстоцене–голоцене / А.М.Короткий // Российский Дальний Восток в древности и средневековье: открытия, проблемы, гипотезы. – Владивосток: Дальнаука. – 2005. – С. 15-58.

34. Косинцев, П.А. Первая находка остатков носорога Мерка (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae, *Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger, 1839) на Дальнем Востоке России / П.А.Косинцев, С.В. Зыков, М.П.Тиунов,

А.В.Шпанский, В.В.Гасилин, Д.О.Гимранов, М.М.Девяшин // Доклады Российской Академии наук. Науки о жизни. – 2020. – Т. 491. – С. 155–158.

35. Костенко, В.А. Маньчжурский цокор *Myospalax psilurus epsilanus* / В.А.Костенко // Красная Книга России. М.: Издательство АСТ, Астрель. – 2001. – С. 625–626.

36. Крестов, П.В. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии / П.В.Крестов, В.Ю.Баркалов, А.М.Омелько, В.В.Якубов, Ю.Накамура, К.Сато // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. –2009. – № 56. – С. 5–63.

37. Крестов, П.В. Рефугиумы – «окна» в историю растительного покрова / П.В.Крестов // Наука в России. – 2010. – № 5. – С. 105–112.

38. Кулаков А.П. Морфотектоника и палеогеография материкового побережья Охотского и Японского морей в антропогене / А.П.Кулаков. – Наука, 1980. – 175 с.

39. Куслий, М.А. Предварительный анализ древней ДНК 170 остеологических образцов от лошадей, обитавших в Азии / М.А. Куслий, А.А.Тишкин, Н.Хан, Л.Тонассо-Кальвьер, С.Скьявинатто, С.Лю, А.Фаж, С.Вагнер, А.Ю.Березин, Н.С.Березина, Н.А.Боковенко, С.К.Васильев, М.Ш.Галимова, С.П.Грушин, П.К.Дашковский, Т.-О.Идэрхангай, К.Ю.Кирюшин, А.А.Ковалев, П.А.Косинцев, С.С.Миняев, В.И.Молодин, Л.Н.Мыльникова, Д.А.Ненахов, Н.А.Пластеева, Н.Н.Серегин, Н.К.Стефанова, М.П.Тиунов, Т.Г.Филимонова, К.В.Чугунов, Д.Эрдэнэбаатар, А.С.Графодатский, Л.Орландо // Экология древних и традиционных обществ: Материалы VI Международной научной конференции, Тюмень, 2–6 ноября 2020 г. – Тюмень: Изд-во ТюмНЦ СО РАН. – 2020. – С. 182–188.

40. Лисовский, А.А. О возможности использования строения рз для исследования изменчивости пищух группы *Alpina-Hyperborea* / А.А.Лисовский // Систематика и Филогения грызунов. Москва: Государственный Дарвиновский музей. – 2000. – С. 89–91.

41. Лисовский, А.А. Определение позднеплейстоценовых пищух (*Ochotona*, *Lagomorpha*, *Mammalia*) группы *alpina-hyperborea* из Денисовской пещеры (Алтай) по переднему нижнему предкоренному зубу (р<sub>3</sub>) / А.А.Лисовский, Н.В.Сердюк // Палеонтологический журнал. – 2004. – Т. 38. – № 6. – С. 89–95.
42. Лисовский, А.А. Сравнительный анализ Акустического репертуара и изменчивости звуковых сигналов пищух (*Ochotona*, *Mammalia*) группы *Alpina-Hyperborea* / А.А.Лисовский // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 2005. – Т. 110. – № 6. – С. 12-26.
43. Лунгу, А.Н. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (насекомоядные, зайцеобразные и грызуны) / А.Н.Лунгу // Кишинев: Штиинца, 1981. – 40 с.
44. Малков, П.Ю. Количественный анализ биологических данных: Учебное пособие / П.Ю.Малков. – Горно-Алтайск: РИО Г-АГУ, 2005. – 76 с.
45. Морские террасы и четвертичная история шельфа Сахалина / А.М.Короткий, В.С.Пушкарь, Т.А.Гребенникова и др. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 195 с.
46. Наследов, А.Д. Математические методы психологического исследования / А.Д. Наследов. – Санкт-Петербург: Речь, 2007. – 392 с.
47. Никольская, В.В. О естественных тенденциях развития физико-географических провинций юга Дальнего Востока / В.В. Никольская. – Новосибирск: Наука, 1974. – 127 с.
48. Огнёв, С.И. Звери СССР и прилежащих стран / С.И.Огнёв. – Москва-Ленинград: АН СССР, 1984. – 615 с.
49. Оводов, Н.Д. Позднеантропогеновая фауна млекопитающих (*Mammalia*) юга Уссурийского края / Н.Д.Оводов // Труды Биологического Института. – 1977. – С. 157–177
50. Омелько, В.Е. Вековая изменчивость бурозубок (*Sorex*, *Eulipotyphla*) Южного Сихотэ-Алиня в позднечетвертичное время / В.Е.Омелько, С.К.Холин // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96. – № 2. – С.222–231.

51. Павленко, М.В. Генетическая дифференциация, и систематика цокоров востока России: сравнение периферических популяций маньчжурского цокора (*Myospalax psilurus*, Rodentia, Spalacidae) / М.В.Павленко, В.П.Кораблев, М.В.Цвирка // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93. – № 7. – С. 906-916.
52. Павлинов, И.Я. Систематика современных млекопитающих / И.Я.Павлинов // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – 2003. – Т. 46.– С. 3–297.
53. Павлинов, И.Я Млекопитающие России: систематико-географический справочник / И.Я.Павлинов, А.А.Лисовский. – Москва: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 604 с.
54. Панасенко, В.Е. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене / В.Е.Панасенко, М.П.Тиунов // Вестник ДВО РАН. – 2010. – № 6. – С. 60-67.
55. Панасенко, В.Е. Исторический аспект изменчивости нижней челюсти *Crocidura shantungensis* Miller, 1901 (Eulipotyphla: Soricidae) / В.Е.Панасенко, С.К.Холин // Амурский зоологический журнал. – 2011. – Т. 3. – № 4. – С. 391–396.
56. Панасенко, В.Е. Динамика размеров бурозубок (Eulipotyphla: *Sorex* Linnaeus, 1758) в течение позднечетвертичного времени в Южном Сихотэ-Алине / В.Е.Панасенко, С.К.Холин // Издание Динамика современных экосистем в голоцене: материалы III Всероссийской научной конференции. – 2013. – С. 270-272.
57. Плакс, Д.П. Основы стратиграфии: электронный учебно-методический комплекс для студентов университетов / Д.П.Плакс. – Минск: Изд-во БНТУ, 2017. – 259 с.
58. Прозорова, Л.А. О распространении редчайшего вида наземных моллюсков юга Дальнего Востока / Л.А.Прозорова, К.В.Кавун, М.П.Тиунов, В.Е.Панасенко // Вестник ДВО РАН. – 2006. – № 6. – С. 83–85.

59. Разжигаева, Н.Г. Развитие ландшафтов Шкотовского плато Сихотэ–Алиня в позднем голоцене / Н.Г.Разжигаева, Л.А.Ганзей, Л.М.Мохова, Т.Р.Макарова, А.М.Паничев, Е.П.Кудрявцева, Х.А.Арсланов, Ф.Е.Максимов, А.А.Старикова // Известия РАН. Серия географическая. – 2016. – № 3. – С. 65–80.
60. Ратников, В.Ю. Земноводные позднего голоцена из отложений пещеры Медвежий Клык на хребте Лозовый (Южный Сихотэ–Алинь, Приморский край) / В.Ю. Ратников, И.В. Маслова, В.Е. Омелько, М.П. Тиунов // Амурский зоологический журнал. – 2023. – Т. 15. – №2. – С. 420–434.
61. Рековец, Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита / Л.И.Рековец // Киев: Наук. Думка, 1985. – 168 с.
62. Сагачева, Н.В. Динамика питания даурской пищухи (*Ochotona daurica*) по сезонам года // Н.В.Сагачева // Современные проблемы науки и образования. – 2007. – № 4. – С. 69–76.
63. Соколов, В.Е. Млекопитающие России и сопредельных регионов: Зайцеобразные / В.Е. Соколов, Е.Ю. Иваницкая, В.В. Груздев, В.Г. Гептнер. – Москва: Наука, 1994. – 272 с.
64. Сундуков Ю.Н. Основные этапы формирования фауны жувелиц (COLEOPTERA, CARABIDAE) Сихотэ–Алиня на примере эндемиков. 2. Анализ ареалов / Ю.Н.Сундуков // Зоологический журнал. –2019. –Т. 98. – № 9. – С. 1048–1062.
65. Тиунов, М.П. Особенности позднплейстоценовой и голоценовой фауны мелких млекопитающих юга Дальнего Востока России / М.П.Тиунов // Актуальные проблемы зоогеографии и биоразнообразия Дальнего Востока России: материалы Всероссийского симпозиума. – 2022. – С. 273–279.
66. Тиунов, М.П. Первая находка позднплейстоценовых остатков длиннохвостого суслика *Urocitellus undulatus* (Pallas, 1778) в Приморском крае (юг Дальнего Востока России) / М.П.Тиунов, М.А.Винокурова, А.Е.Гусев // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI

Съезд Териологического общества при РАН): Материалы конференции с международным участием. – 2022. – 362 с.

67. Топачевский, В.А. Первые находки крупных пищух рода *Ochotonoides* Teil. de Chardin et Young (Lagomorpha, Lagomyidae) и очерк истории Lagomyidae в восточной Европе / В.А.Топачевский, А.Ф.Скорик // Вестник Зоологии. – 1977. – № 6. – С. 45–52.

68. Фетисов, Д.М. Ландшафтное разнообразие Еврейской автономной области / Д.М. Фетисов // Региональные проблемы. – 2018. – Т. 21. – № 1. – С. 46–56.

69. Формозов, Н.А. Положение уральской пищухи в группе *alpina* (биоакустический анализ) / Н.А.Формозов, А.А.Никольский // Млекопитающие Уральских гор. Информ. мат-лы. Свердловск. – 1979. – С. 80–82.

70. Формозов, Н.А. Адаптивность поведения пищух к жизни в каменистых биотопах / Н.А.Формозов // Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова. – 1981. – С. 244–263.

71. Формозов, Н.А. Новая форма алтайской пищухи (*O. alpina hoffmanni* ssp. n.) из южных отрогов Хэнтея и вероятная история ареала этого вида / Н.А.Формозов, Е.Л.Яхонтов, П.П.Дмитриев // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. – 1996. – Т. 101. – № 1. – С. 28–36.

72. Формозов, Н.А. О видовом статусе Хэнтэйской пищухи (*Ochotona hoffmanni* Formozov et al., 1996) и внесении ее в состав фауны России / Н.А.Формозов, И.Ю.Баклушинская // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1999. – Т. 104. – № 5. – С. 68–72.

73. Формозов, Н.А. Молекулярная систематика пищух подрода *Pika* (*Ochotona*, Lagomorpha) / Н.А.Формозов, Т.В.Григорьева, В.Л.Сурин // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85. – № 2. – С. 1465–1473.

74. Формозов, Н.А. Маньчжурская пищуха (*Ochotona mantchurica scorodumovi*) из междуречья Шилки и Аргуни: кариотип и вопросы таксономии пищух Приамурья и прилежащих территорий / Н.А.Формозов,

И.Ю.Баклушинская // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 4. – С490–497.

75. Юшманов, Ю.П. Карстовые пещеры Малого Хингана – геологические памятники природы Еврейской автономной области / Ю.П.Юшманов, С.О.Панов, Е.Р.Денегга, Е.Ю. Кольнооккая // Вестник ДВГСГА. – 2009. – № 2. – С. 47–62.

76. Averianov, A. Pleistocene lagomorphs of Eurasia / A.Averianov // *Deinsea*. – 2001. – Vol. 8. – P. 1–13.

77. Cermak, S. Notes on the genus *Ochotona* in the Middle East (Lagomorpha: Ochotonidae) / S.Čermák, J.Obuch, P.Benda // *Lynx (Praha)*. – 2006. – Vol. 37. – P. 51–66.

78. Cermak, S. Lagomorpha (Mammalia) of the Pliocene and Pleistocene of Europe: a revision of selected taxa: PhD dissertation (Biology) / Stanislav Cermak. – Prague, Charles University, 2009. – 214 pp. (In Czech)

79. Cermak, S. The Late Miocene and Pliocene Ochotoninae (Lagomorpha, Mammalia) of Europe — the present state of knowledge / S.Cermak // In: Nowakowski, D. (Ed.), *Morphology and Systematics of Fossil Vertebrates*. DN Publisher, Wroclaw, Poland. – 2010. – P. 9–28.

80. Cermak, S. The Late Miocene species *Ochotona kalfense* (Mammalia, Lagomorpha) of Moldova: The oldest European record of the genus in the context of the earliest Ochotoninae / S.Cermak // *Comptes Rendus Palevol*. – 2016. – Vol. 15. – N. 8. – P. 927-940.

81. Choe, R.S. Late Pleistocene fauna from Chongphadae Cave, Hwangju County, Democratic People's Republic of Korea / R.S. Choe, K.S. Han, S.C.Kim, C.U.Ho, I.Kang // *Quaternary Research*. – 2020. – Vol. 97. – P. 42–54.

82. Corbet, G.B. (1978) The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review / G.B.Corbet. – British Museum, London. – 1978. – 314 pp.

83. Edwards, E.J. The Origins of C<sub>4</sub> Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science / E.J.Edwards, C.P.Osborne, C.A.E.Stromberg, S.A.Smith // *Science*. – 2010. – Vol. 328. – P. 587–591.

84. Ellerman, J.R. Checklist of Palearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946 / J.R. Ellerman, T.S.S.Morrison-Scott. – Trans. Brit. Mus.L.: British Museum, 1951. – 810 pp.
85. Erbajeva, M.A. Phylogeny and evolution of Ochotonidae with emphasis on Asian ochotonids / M.A.Erbajeva // In: Tomida Y., Li C.K., Setoguchi T. (Ed.), Rodent and Lagomorph Families of Asian Origin and Diversification. National Science Museum Monographs, Tokyo. – 1994. – N 8. – P. 77–97.
86. Erbajeva, M.A. New data on Late Miocene – Pleistocene ochotonids (Ochotonidae, Lagomorpha) from North China / M.A. Erbajeva, S.Zheng // Acta zoologica cracovensia. – 2005. – Vol. 48A. – N 1-2. – P. 93-117.
87. Erbajeva, M.A. Oligocene–Miocene vertebrates from the Valley of Lakes (Central Mongolia): Morphology, phylogenetic and stratigraphic implications. 5. Lagomorpha (Mammalia): preliminary results / M.A.Erbajeva // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. – 2007. – P. 165–171.
88. Erbajeva, M.A. Taxonomic diversity of Late Cenozoic Asian and North American ochotonids (an overview) / M.A.Erbajeva, J.I.Mead, N.V.Alexeeva, C.Angelone, S.L.Swift // Palaeontologia Electronica. – 2011. – P. 2–9.
89. Erbajeva, M.A. Late Cenozoic Asian Ochotonidae: Taxonomic diversity, chronological distribution and biostratigraphy / M.A.Erbajeva, L.F. Flynn, N. Alexeeva // Quaternaly International. – 2015. – P. 18–23.
90. Estigneeva, T.A. Environmental changes clarified by pollen and diatom proxy records in the sedimentary archive of the northwestern Japan Sea during last 21.0 kyr / T.A.Evstigneeva, M.V.Cherepanova // Palaeoworld. – 2022. – Vol. 31. – N 4. – 733–748.
91. Fostowicz-Frelik, L. Review of the earliest Central European *Ochotona* (Mammalia: Lagomorpha), with a description of a new species from Poland / L. Fostowicz-Frelik // Mammalia. – 2008. – Vol .72. – P. 71-81.
92. Fostowicz-Frelik, L. The earliest occurrence of the steppe pika (*Ochotona pusilla*) in Europe near the Pliocene/Pleistocene boundary / L.Fostowicz-Frelik // Naturwissenschaften. – 2010. – Vol. 97. – N 3. – P. 325–329.

93. Ge, D. Did the expansion of C4 plants drive extinction and massive range contraction of micromammals? Inferences from food preference and historical biogeography of pikas / D.Ge, Z.Zhang, L.Xia, Q.Zhang, Y.Ma, Q.Yang // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaecology*. – 2012. Vol. 77. – P. 113–123.
94. Ge, D. Evolutionary History of Lagomorphs in Response to Global Environmental Change / D.Ge, Z.Wen, L.Xia, Z.Zhang, M.Erbajeva, C.Huang, Q.Yang // *PloS ONE*. – 2013. – Vol. 8. – N 4. – P. 1–15.
95. 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.
96. Hoffmann, R.S. Order Lagomorpha /R.S.Hoffmann // *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 2nd ed. Washington–L.: Smithsonian Institution. – 1993. – P. 807–827.
97. Hoffmann, R.S. Order Lagomorpha / R.S.Hoffmann, A.T.Smith // *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press. – 2005. – P. 185–211.
98. Jin, C. The first reliable record of *Beremendia* (Insectivora, Mammalia) in East Asia and a revision of *Peisorex* Kowalski and Li, 1963. / C.Jin, Y.Kawamura // *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*. –1996a. – Vol. 182. – P. 432–447.
99. Jin, C. Late Cenozoic mammalian faunal evolution at the Jinyuan Cave site of Luotuo Hill, Dalian, Northeast China / C.Jin, Y.Wang, J.Liu, J.Ge, B.Zhao, J.Liu, H.Zhang, Q.Shao, C.Gao, K.Zhao, B.Sun, C.Qin, Y.Song, Q.Jiangzuo // *Quaternary International*. – 2021. – Vol. 577. – P. 15–28.
100. Kawamichi, T. Behavior and Daily Activities of the Japanese Pika, *Ochotona hyperborea yesoensis* / T.Kawamichi // *HUSCAP*. – 1969. – Vol. 17. – N 1. – P. 127–151.

101. Kawamichi, T. Vocalisation of *Ochotona* as a taxonomic character / T.Kawamichi // Proc. of the World Lagomorph Conference: Ontario. – 1981. – P. 324-339.
102. Kawamura, Y. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands (Part 1) / Y.Kawamura // Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of geology and mineralogy. – 1988. – Vol. 53. – N 1-2. – P. 31-348.
103. Kawamura, Y. Quaternary Rodent Faunas in the Japanese Islands (Part 2) / Y.Kawamura // Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of geology and mineralogy. – 1989. – Vol. 54. – N 1-2. – P. 1-235.
104. Kim, M.S. Animals of Korea: Mammals. Science and Technology / M.S.Kim, J.S.Joo, S.I.Oh, S.Y.Lee, B.J.Koh, E.C.Park. – Press, Pyongyang, 2015. – 211 pp. [in Korean].
105. Kosintsev, P.A. The first finding of Asian Black Bear (Carnivora, Ursidae, *Ursus* (*Euarctos*) *thibetanus* G. Cuvier, 1823) in the Late Pleistocene of Northern Eurasia / P.A.Kosintsev, M.P.Tiunov, D.O.Gimranov, V.S.Panov // Doklady Biological Sciences. – 2016. – Vol. 471. – P. 266–268.
106. Lissovsky, A.A. Diagnostic of pikas (Lagomorpha, Ochotonidae, *Ochotona*) from the Putorana Plateau, Eastern Siberia / A.A.Lissovsky, E.V.Lissovskaya // Russian J. Theriol. – 2002. – Vol. 1. – N 1. – P. 37-42.
107. Lissovsky, A.A. Geographical variation of skull characters in pikas (*Ochotona*, Lagomorpha) of the alpina-hyperborea group / A.A. Lissovsky // Acta Theriologica. – 2003. – Vol. 48. – N 1. – P. 11-24.
108. Lissovsky, A.A. Contribution to age determination of pikas (Lagomorpha, Ochotonidae, *Ochotona*) / A.A.Lissovsky // Russian Journal of Theriology. – 2004. – Vol. 3. – P. 43–48.
109. Lissovsky, A.A. Molecular phylogenetics and taxonomy of the subgenus pika (*Ochotona*, Lagomorpha) / A.A.Lissovsky, N.V.Ivanova, A.V.Borisenko // Journal of Mammalogy. – 2007. – Vol. 88. – N 5. – P. 1195-1204.
110. Lissovsky, A.A. Taxonomy and distribution of the pikas (*Ochotona*, Lagomorpha) of alpina-hyperborea group in North-East China and adjacent

territories / A.A.Lissovsky, Y.Qisen, A.E.Pil'nikov // Russian Journal of Theriology. – 2008. – Vol. 7. – N 1. – P. 5–16.

111. Lissovsky, A.A. Taxonomic revision of pikas *Ochotona* (Lagomorpha, Mammalia) at the species level / A.A.Lissovsky // Mammalia. – 2014. – Vol. 78. – N 2. – P.199–216.

112. Lissovsky, A.A. A new subspecies of Manchurian pika *Ochotona mantchurica* (Lagomorpha, Ochotonidae) from the Lesser Khinggan Range, China / A.A.Lissovsky // Russian J. Theriol. – 2015. – Vol. 14. – N 2. – P 145–152.

113. Lopez-Martinez, N. Revision sistematica y biostratigrafica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de Espana. / N.Lopez-Martinez // Memorias del Museo Paleontologico de la Universidad de Zaragoza. – 1989. – Vol. 3. – N 3. – P. 1–296.

114. Omelko, V.E Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East / V.E.Omelko, Y.V.Kuzmin, M.P.Tiunov // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2020. – Vol. 324. – N 1. – P. 124–145.

115. Osipova, E. Late Pleistocene and Holocene malacological and theriological faunas from the Tetyukhinskaya Cave (South Far East, Russia) and their palaeoecological implications / E.Osipova, G.Danukalova, M.Tiunov // Palaeoword. – 2024. – Vol. 33. – P. 241–256.

116. Pallas, P.S. Zoographia Rosso-Asiatica. Ex Officina Caes, Academiae Scientiarum / P.S.Pallas. – PetropoGli, 1811. – 296 pp.

117. Park, S.J. The palaeoenvironment changes and macromammal evolution during the Pleistocene in East Asia / S.J.Park // The Korean Journal of Quaternary Research. – 1988. – Vol. 2. – P. 51–86.

118. Razjigaeva, N.G. Late Holocene environmental changes recorded in the deposits of paleolake of the Shkotovskoe Plateau, Sikhote-Alin Mountains, Russian Far East / N.G. Razjigaeva, L.A.Ganzev, L.M.Mohova, T.R.Makarova, A.M.Panichev, E.P.Kudryavtseva, Kh.A.Arslanov, F.E.Maksimov, A.A.Starikova // Journal of Asian Earth Sciences. – 2017. – Vol. 136. – P. 89–101.

119. Razjigaeva, N.G. Landscape and environmental changes along the Eastern Primorye coast during the middle to late Holocene and human effects / N.G.Razjigaeva, L.A.Ganzey, T.A.Grebennikova, L.M.Mokhova, E.P.Kudryavtseva, Kh.A.Arslanov, F.E.Maksimov, A.A.Starikova // *Journal of Asian Earth Sciences*. – 2018. – Vol.158. – P. 160–172.
120. Sen, S., 1998. Pliocene vertebrate locality of Calta, Ankara, Turkey. 4. Rodentia and Lagomorpha / S.Sen // *Geodiversitas*. – 1998. – Vol. 20. – N 3. – P. 359–378.
121. Sen, S. Lagomorpha. / S.Sen // In: Fortelius, M., Kappelman, J., Sen, S., Bernor, R. (Eds.), *Geology and Paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey* Columbia University Press, New York. – 2003. – P. 163–178.
122. Smith, A.T. *Ochotona coreana* Allen and Andrews, 1913 Korean Pika. / A.T.Smith, Y.S.Jo // In: Smith, A.T., Johnston, C.H., Alves, P.C. & Hacklander, K. (Eds.), *Lagomorphs: pika, rabbits, and hares of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. – 2018a. – P. 39–40.
123. Storch, G. Fossil history of shrews in Asia. / G.Storch, Z.Qui, V.S.Zazhigin // In: Wójcik JM, Wolsan M, editors. *Evolution of Shrews*. Białowieża: Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences. – 1998. – P. 93–120.
124. Tiunov, M.P. The distribution history of the Amur brown lemming (*Lemmus amurensis*) in the Late Pleistocene-Holocene in the southern Far East of Russia / M.P.Tiunov, V.E.Panasenko // *Russian Journal of Theriology*. – 2010. – Vol. 9. – N 1. – P. 33-37.
125. Tiunov, M.P. *Myospalax psilurus* - a relic of the southeastern outskirts of the mammoth fauna. / M.P.Tiunov // *The Quaternary of the Urals: global trends and Pan-European Quaternary records: International conference INQUA-SEQS Ekaterinburg, Russia, September 10-16*. – 2014. – P.163–166.
126. Tiunov, M.P. The first finding of *Mimomys* in the Russian Far East / M.P.Tiunov, F.N.Golenishchev, L.L.Voyta // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2016. – Vol. 61. – N 1. – P. 205-210.

127. Tiunov, M.P. Changes in the fauna of bats in the Russian Far East since the Late Pleistocene / M.P.Tiunov // *Quaternary International*. – 2016. – Vol. 425. – P. 464–468.
128. Tiunov, M.P. The first find is the late pleistocene-holocene bone remains of *Myospalax* in the Jewish Autonomous Region (Russian Far East) / M.P.Tiunov, M.A.Vinokurova // 19th NECLIME meeting and X Memorial Readings of A.N. Kryshstofovich. Program and abstracts. – 2019. – 77 pp.
129. Tiunov, M.P. The first fossil *Petaurista* (Mammalia: Sciuridae) from the Russian Far East and its paleogeographic significance // M.P.Tiunov, D.O.Gimranov // *Palaeworld*. – 2020. – Vol. 29. – N 1. – P. 176–181.
130. Tiunov, M.P. A new extinct ochotonid genus from the Late Pleistocene of the Russian Far East / M.P.Tiunov, A.E.Gusev // *Palaeworld*. – 2021. – Vol. 30. – N 3. – P. 562–572.
131. Volkova, V.R. The structure of morphological variation in the shape of occlusal surface of permanent teeth in pikas *Ochotona* (Lagomorpha: Ochotonidae) / V.R.Volkova, A. A.Lissofsky // *Russian J. Theriol.* – 2018. – Vol. 17. – N 2. – P. 91-99.
132. Voyta, L.L. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics / L.L.Voyta, F.N.Golenishchev, M.P.Tiunov, // *Russian Journal of Theriology*. – 2013. – Vol. 12. – P. 19–32.
133. Voyta, L.L. When beremendiin shrews disappeared in East Asia, or how we can estimate fossil redeposition / L.L.Voyta, V.E.Omelko, M.P.Tiunov, M.A.Vinokurova, // *Historical Biology*. – 2021. – Vol. 33. – P. 2656–2667.
134. Won, H.K. The mammals of Korea / H.K.Won. – Institute of Science Press, Pyeongyang, 1968. – 408 pp. [in Korean].
135. Zazhigin, V.S. Northern Asian Pliocene–Pleistocene beremendiin shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of *Beremendia* / V.S.Zazhigin, L.L.Voyta // *Journal Paleontology*. – 2019. – Vol. 93. – P. 1234–1257.

136. Zhang, Y. Early Pleistocene soricomorphs and lagomorphs from the Xiaochangliang site in the Nihewan Basin, Hebei, Northern China / Y.Zhang, Y.Kawamura // *The Quaternary Research*. – 2008. – Vol. 47. – P. 159–172.

137. Zheng, S. Some Pliocene Lsgomorpha and Rodents from Locality 1 of Songshan, Tianzhu, Gansu Province / S.Zheng, Y.Li // *Vertebrata PalAsiatica*. – 1982. – Vol. XX. – N 1. – P. 35–44.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица. Современный коллекционный материал северной пищи

Выборка	№	Место отлова	Автор отлова	Количество материала				Сумма	
				P <sub>3</sub>	P <sup>2</sup>	P <sup>3</sup>	M <sup>2</sup>		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Камчатка	1	Камчатка	Слепцов; n/a	5	–	–	–	5	
		Камчатка, Кроноцкий зап-к	Ю. Аверин	3	–	–	–	3	
		Камчатка, Железно-дорожный хребет	Ю. Аверин, В. Гаврилов	4	–	–	–	4	
		Камчатка, верховье левой Тюшевки	Ю. Аверин	1	–	–	–	1	
	2	Камчатка, долина вулкана Узон	Ю. Аверин	1	–	–	–	1	
	3	Камчатка, окр. пос. Оссора	n/a	7	–	–	–	7	
	4	Корякский автономный округ	В. А. Долгов	1	–	–	–	1	
		Пенжинская губа, Каменское	С.Д. Перелешин	1	–	–	–	1	
	5	Камчатка, Корякское нагорье, р. Пахача, верхнее Пахача	n/a	4	–	–	–	4	
6	Корякский автономный округ, среднее течение р. Хатырка	В.А. Долгов	1	–	–	–	1		
Чукотка	7	Чукотка, окр. пос. Усть-Белая	n/a	1	–	–	–	1	
		Чукотка, ср. течение р. Анадырь	n/a	1	–	–	–	1	
	8	Чукотка, Анадырский край	С. Марков, А. Поменко	1	–	–	–	1	
		Чукотка, окр. г. Анадырь, пос. Угольные Копи	n/a	2	–	–	–	2	
		Чукотка, верх Анадыря, р. Балачанчик	В. Кривошеев	1	–	–	–	1	
	9	Чукотка, пос. Эгвекинот	В. Кривошеев	16	–	–	–	16	
	10	Чукотка, пос. Нунлигран	n/a	8	–	–	–	8	
	11	Чукотка, п. Лаврентия	В. Кривошеев	2	–	–	–	2	
	12	Чукотка, Уэлен	В. Кривошеев	18	–	–	–	18	
	13	Чукотка, р. Амгуэма, гора Амгуэма	n/a	14	–	–	–	14	
	14	Чукотка, 49 км от Певека	Е. Спангенберг	2	–	–	–	2	
	15	Магаданская обл, Чаунская низменность	В. Кривошеев	1	–	–	–	1	
	16	Чукотка, Чаунская губа, г. Нейтмин	В. Кривошеев	1	–	–	–	1	
	Полярный Урал	17	Полярный Урал	Гашев	4	–	–	–	4
	Якутия	18	Якутия, хр. Черского	К.А. Воробьев	1	–	–	–	1
			Якутия, р. Колыма	В. Кривошеев	1	–	–	–	1
Якутия, отрог хр. Черского, устье р. Туостах, бассейн Адычи			А.А. Лисовский	1	–	–	–	1	
19		Якутия, Верхоянский улус, 34 км юж. Батагая	А.А. Лисовский	1	–	–	–	1	
20		Якутия, Китчан на р. Лена	К.А. Воробьев	1	–	–	–	1	
21		Якутия, Усть-майский улус, устье р. Чабда, приток Май	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	1	–	–	–	1	
22		Якутия, Усть-майский улус, лев. бер. р. Алдан, р. Дюгэлэнэ	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	1	–	–	–	1	
23		Якутия, Учурский хребет, верх р. Желтулы	К.А. Воробьев	1	–	–	–	1	
24	Якутия, р. Юкамакан, устье р. Тонам	Шерышевский	1	–	–	–	1		

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Якутия	25	Якутия, Алданский район, окр. пос. Нагорный	n/a	5	-	-	-	5
		Якутия, р. Амуткан, 60 км от Хотыма, Амуру-Якутская магистраль	Н. Павлова, Салованский	1	-	-	-	1
Амурская область	26	Амурская область, Зейский зап-к, кл. Камарай, р. Гилой	n/a	1	2	2	2	7
		Амурская обл., Зейский р-он, Зейский заповедник, р. Гилой, изба Чимчан	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	-	6	6	6	18
		Амурская обл. Зейский заповедник, кл. Камарая, лев пр. р. Гилой	n/a	-	2	2	2	6
	27	Амурская область, Зейский зап-к, хр. Тукурингра	n/a	1	2	4	2	9
		Амурская область, Зейский заповедник, р. Б. Эракингра	n/a	-	4	6	5	15
	28	Амурская область, Зейский зап-к, устье р. Мотовая	n/a	7	24	25	25	81
		Амурский обл. Зейский заповедник, ключ Теплый	n/a	-	-	2	2	4
	Забайкалье	29	Забайкалье, р. Амазар	Муралевич	1	-	-	-
30		Читинская область, левый берег Шилки	А.А. Лисовский, С.В. Крускоп	1	-	-	-	1
31		В. Забайкалье, Олинский район	Б. Кузнецов	3	-	-	-	3
		В. Забайкалье	Б. Кузнецов	2	-	-	-	2
		В. Забайкалье, с. Кыкер, россыпи по р. Каптелка	Б. Кузнецов	1	-	-	-	1
32		Читинская область, Арахлейский район, Арахлейское оз. окр. с. Преображенка	О. Волцит	3	-	-	-	3
		Читинская область	Э. Велинский; А. Шемялин	6	-	-	-	6
		Забайкалье	Гладков; n/a	5	-	-	-	5
33		Баргузинский хребет	n/a	2	-	-	-	2
34		Бурятия, 34-км трассы Улан-Удэ, Усть-Баргузин	А.А. Лисовский, Е.В. Лисовская	2	-	-	-	2
Тува	35	С.В. Тувы, оз. Ушпехоль	Хританков	1	-	-	-	1
	36	Юго-Восток Тувы	И.Н. Готов	1	-	-	-	1
	37	Тува, Улуг-Хемский р-н, верх р. Торгалыг	Е. Яхонтов	9	-	-	-	9
Хабаровский край	38	Хабаровский край Тугуро-Чумиканский р-он хр. Джугджур, р. Калбачибра, приток р. Джангин, басс. Джаны	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	-	4	4	4	12
		Хабаровский край Тугуро-Чумиканский р-он хр. Джугджур, р. Джангин у устья р. Курунг-Бира, басс. Джаны	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	-	2	1	2	5
		Хабаровский кр-й, Тугуро-Чумиканский р-он, хр. Джугджур, руч. Перевальный, басс. Джаны	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	-	10	10	10	30
		Хабаровский край Аяно-Майский р-он хр. Джугджур, р. Эльдому-Макит, басс. Учюра	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	-	14	14	14	42

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Хабаровский край	39	Хабаровский край, Верхне-Буреинский хребет	Баршиловский	1	2	2	2	7
	40	Хабаровский край, Баджальский хребет, р. Ирунда, 15 км от р-да Могды	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	2	2	2	1	7
	41	Хабаровский край, Буреинский хребет, оз. Сулук	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	1	–	–	–	1
	42	Залив Константина, Охотское море	Наумов	1	2	2	1	6
	43	Хабаровский край, Ульчский район, г. Шаман	В. Бабенко	1	2	2	2	7
		Хабаровский край, р-н Полины Осипенко, оз. Перевальное	А.Ю. Олейников	–	2	2	2	6
	44	Хабаровский край, г. Тардоки-Яни	п/а	2	4	4	4	14
	45	Приморье, Хабаровский край, окр. пос. Тумнин	В. Тагирова	1	2	2	2	7
		Дальний Восток, пр. Синявин	п/а	2	4	4	4	14
	46	Хабаровский край, р-н им. Лазо, верх. теч. р. Дурмин	А.Ю.Олейников	–	2	2	2	6
Хабаровский край, Ботчинский заповедник, р. Мульпа, устье ключа Теряющий		А.Ю.Олейников	–	2	2	2	6	
Приморский край	47	Приморский край, Тернейский район, сопка к югу от пос. Артемово	А.А. Лисовский, Е.В. Оболенская	1	2	2	2	7
		Приморский край, Тернейский район	Г. Шаульский	1	2	2	2	7
		Уссурийский край, Иманский район	В. Перелешина	1	2	2	2	7
		Приморье	п/а	2	3	4	13	22
Сахалин	48	Сахалинская область, р. Гастелловка	И.В. Ганицкий, Я.А. Редькин	2	4	–	–	6
	49	Сахалинская область, Южно-Сахалинский район, истоки р. Оркуньи	Я.А. Редькин	3	6	–	–	9
	50	Сахалинская область, Тымовский район, лев. р. Пиленга, урочище Пастушье	Я.А. Редькин	1	2	–	–	3
Всего				183	115	110	115	523

**Примечание.** № соответствует номеру на Рисунке 9; P<sub>3</sub> – третий нижний премоляр; P<sup>2</sup> – второй верхний премоляр; P<sup>3</sup> – третий верхний премоляр; M<sup>2</sup> – второй верхний моляр.