



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-736-750>
<https://www.zoobank.org/References/5E0A04EC-DC44-4E3E-96E3-F8B57B6FB8ED>

УДК 569.323.4-143.14:575.21(24:571.621)

Морфотипическая изменчивость первых нижних коренных зубов двух близких видов полевок рода *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) из отложений пещеры Коридорная (Еврейская автономная область)

М. А. Винокурова[✉], М. П. Тиунов, А. М. Омелько

ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

Сведения об авторах

Винокурова Мария Андреевна

E-mail: vinmary@mail.ru

SPIN-код: 8363-3214

Scopus Author ID: 57219111208

ORCID: 0000-0002-7294-5906

Тиунов Михаил Петрович

E-mail: tiunov@biosoil.ru

SPIN-код: 1205-8249

Scopus Author ID: 36961720700

ORCID: 0000-0002-4276-4266

Омелько Александр Михайлович

E-mail: omelko@biosoil.ru

Scopus Author ID: 15826687300

ResearcherID: AAZ-3343-2020

ORCID: 0000-0002-5703-6851

Аннотация. На основе ранее изученной морфотипической изменчивости формы антерокидуса у современных *Alexandromys fortis* и *A. maximowiczii* была проведена идентификация ископаемых зубов этих видов из отложений пещеры Коридорная (Еврейская автономная область). Прослежена динамика соотношений и изменчивость первого нижнего коренного зуба (m1) у этих видов в разных слоях пещерных отложений. Сделано предположение, что доминирующее положение *A. maximowiczii* переходит к *A. fortis* на границе между более холодным ранним ледниковым стадиялом (т. е. MIS 4) и более теплым последним ледниковым межстадиялом (т. е. MIS 3). Показана возможность применения вероятностного подхода, основанного на сравнении распределений длины m1 у современных видов внутри соответствующих морфотипов с использованием метода непараметрической оценки плотности (KDE).

Права: © Авторы (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Ключевые слова: *Alexandromys fortis*, *Alexandromys maximowiczii*, m1, изменчивость, ископаемые, юг Дальнего Востока России, пещера Коридорная

Morphotypic variability of the first lower molars of two closely related vole species of the genus *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) from the deposits of Koridornaya Cave (Jewish Autonomous Oblast)

М. А. Vinokurova✉, М. P. Tiunov, A. M. Omelko

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

Authors

Maria A. Vinokurova

E-mail: vinmary@mail.ru

SPIN: 8363-3214

Scopus Author ID: 57219111208

ORCID: 0000-0002-7294-5906

Mikhail P. Tiunov

E-mail: tiunov@biosoil.ru

SPIN: 1205-8249

Scopus Author ID: 36961720700

ORCID: 0000-0002-4276-4266

Alexander M. Omelko

E-mail: omelko@biosoil.ru

Scopus Author ID: 15826687300

ResearcherID: AAZ-3343-2020

ORCID: 0000-0002-5703-6851

Copyright: © The Authors (2026).

Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. Based on previously studied morphotypic variability of the anteroconid shape in extant *Alexandromys fortis* and *A. maximowiczii*, fossil teeth of these species from deposits in Koridornaya Cave (Jewish Autonomous Oblast) were identified. The dynamics of relative abundance and the variability of the first lower molars (m1) in these species were traced across different stratigraphic layers of the cave deposits. It is suggested that the dominant position of *A. maximowiczii* was replaced by *A. fortis* at the boundary between the colder early glacial stadial (i.e., MIS 4) and the warmer last glacial interstadial (i.e., MIS 3). The applicability of a probabilistic approach based on comparing the distributions of m1 length in extant species within the corresponding morphotypes using the nonparametric kernel density estimation (KDE) method is demonstrated.

Keywords: *Alexandromys fortis*, *Alexandromys maximowiczii*, m1, variability, fossils, southern Russian Far East, Koridornaya Cave

Введение

В позднем плейстоцене и голоцене на территории современного юга Дальнего Востока России обитало несколько видов серых полевков рода *Alexandromys*, распространение которых в наше время выглядит совсем иначе. В настоящее время в Еврейской автономной области встречаются только два вида — восточная полевка *Alexandromys fortis* (Büchner, 1889) и полевка Максимовича *A. maximowiczii* (Schrenk, 1858). В пещерных отложениях Приморского края и Приамурья находили остатки *A. fortis*, *A. maximowiczii*, *A. cf. middendorffii* (Polyakov, 1881), *A. cf. mongolicus* (Radde, 1861) и *A. cf. oesonotus* (Pallas, 1776) (Алексеева, Голенищев 1986; Панасенко, Тиунов 2010; Voyta et al. 2013). Для диагностики наибольшую сложность представляют *A. fortis* и *A. maximowiczii* в силу низкой степени морфологической дифференциации общепринятых мор-

фологических критериев (внешний вид, краниометрия, зубная система, размеры бакулума). Ранее была предложена методика разделять эти виды по степени развития выемки на лингвальной стороне непарной петли антероконоида (Мейер 1978). Однако этот подход не оправдал себя и определение отдельных ископаемых изолированных зубов до сих пор представляет большую сложность.

Предварительное изучение изменчивости жевательной поверхности наиболее информативного первого нижнего коренного (m1) у современных *A. fortis* и *A. maximowiczii* (Винокурова и др. 2022; 2024; Винокурова, Тиунов 2026) позволяет попробовать применить результаты этих исследований для идентификации ископаемых остатков данных видов из отложений пещеры Коридорная (ЕАО). Необходимо отметить, что в районе расположения пещеры в настоящее время обитает только *A. fortis* (Фрисман и др. 2019).

Материал и методы

Материал для исследований получен в результате палеонтологических раскопок пещеры Коридорная в период 2017–2018 гг. Пещера находится в бассейне реки Столбухи Октябрьского района Еврейской автономии области (N 48°00', E 130°59'). Шурф был заложен в самой низкой части пола пещеры, на расстоянии 16 м от входа (рис. 1). Верхняя часть шурфа имела размеры 1.7 × 1.1 м; на глубине 0.35 м площадь уменьшилась до 1.2 × 1.1 м, а на глубине 0.8 м площадь шурфа составляла 0.8 × 1.1 м.

Грунт снимался условными горизонтами по 10 см и промывался на ситах с ячейей в 1 мм. Глубина шурфа составила 2.1 м. Глинистые отложения, расположенные ниже этого уровня, уже не содержат останков животных, в связи с этим раскопки были прекращены. Исходя из цвета и литологических свойств извлеченных отложений, было выделено пять слоев (Omelko, Tiunov 2024):

слой 1: 0–0.2 м — светло-коричневый средний суглинок;

слой 2: 0.2–0.6 м — коричнево-охристый тяжелый суглинок;

слой 3: 0.6–1.2 м — коричневый тяжелый суглинок;

слой 4: 1.2–2.0 м — желтовато-коричневая глина;

слой 5: 1.5–2.1 м — красная крошащаяся глина с многочисленными мелкими хорошо округленными камешками.

Из шурфа были извлечены и изучены первые нижние коренные зубы (m1) полевков в количестве 3351 зуб. Из них 1953 зуба принадлежали полевкам рода *Alexandromys*. Предварительная идентификация проводилась с использованием эталонной коллекции и методов диагностики, применявшихся ранее (Мейер 1978; Громов, Ербаева 1995; Мейер и др. 1996). В результате определения к видам группы *A. fortis* + *A. maximowiczii* были отнесены 973 первых нижних коренных зуба (m1). Другим, более мелким (судя по размерам m1) видам из этого рода принадлежало 980 первых нижних коренных зубов. Далее материал фотографировался и измерялся на стереомикроскопе Zeiss Stereomicroscope SteREO Discovery V.12. Все зубы, длина которых превышала 3.24 мм, были отнесены к *A. fortis*, а зубы длиной менее 2.71 мм — к *A. maximowiczii*. Зубы длиной от 2.71 до 3.24 мм временно остались в группе *A. fortis* + *A. maximowiczii*. Следующим



Рис. 1. Шурф в пещере Коридорная

Fig. 1. A pit in Koridornaya Cave

этапом стало изучение и определение морфотипов у исследуемых зубов по сделанным фотографиям. Определение морфотипов проводилось с помощью ранее полученных морфологических классификационных таблиц для современных *A. fortis* и *A. maximowiczii* (Винокурова и др. 2022; Винокурова, Тиунов 2026). Из оставшейся группы *A. fortis* + *A. maximowiczii* были удалены и отнесены к соответствующим видам зубы с морфотипами, присущими только *A. fortis* или *A. maximowiczii*. Таким образом, в этой группе остались только зубы со схожими морфотипами *A. fortis* и *A. maximowiczii*.

В ряде условных горизонтов количественное соотношение остатков *A. fortis* и *A. maximowiczii* оказалось близким, а доля зубов, не поддающихся однозначному видовому определению на основе длины и морфотипа («серая зона»), могла потенциально влиять на интерпретацию динамики соотношения данных видов. В связи с этим для отдельных горизонтов, где перераспределение зубов из «серой зоны» могло изменить относительное преобладание видов, была предпринята попытка их дополнительной формализованной идентификации.

Анализ «серой зоны» проводился с использованием вероятностного подхода, основанного на современных сравнительных данных. Для каждого зуба учитывались его морфотип и длина первого нижнего коренного зуба (m1). В пределах каждого морфотипа по современным материалам *A. fortis* и *A. maximowiczii* оценивались плотности распределения длины m1 методом ядерной оценки плотности (KDE). Априорные вероятности принадлежности к каждому виду определялись отдельно для каждого горизонта на основе числа зубов, ранее уверенно отнесенных к соответствующим видам. Для зубов «серой зоны» с известной длиной рассчитывались апостериорные вероятности принадлежности к каждому виду на основе байесовского подхода (Gelman et al. 2013), где в качестве правдоподобия использовались значения

плотности распределения длины m1, оцененные методом KDE по современным данным внутри соответствующего морфотипа. В рамках данного подхода апостериорная вероятность отражает степень поддержки гипотезы о принадлежности зуба к определенному виду при одновременном учете априорной информации о соотношении видов в горизонте и эмпирических данных о распределении длины m1 в соответствующем морфотипе у современных видов.

Экземпляры без измеренной длины оставались неклассифицированными. Полученные вероятности использовались для оценки дробного вклада зубов «серой зоны» в общее соотношение видов без введения жестких порогов отнесения.

Материал находится в коллекции лаборатории териологии ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток).

Результаты

Длина нижнего переднего коренного зуба (m1) у современных *A. fortis* варьирует от 2.71 мм до 3.85 мм (n = 617), наибольшая ширина — от 1.03 мм до 1.68 мм (n = 617); у *A. maximowiczii* — от 2.36 мм до 3.24 мм (n = 397) и от 0.97 мм до 1.32 мм (n = 397) соответственно. Анализ ископаемых зубов *A. fortis* + *A. maximowiczii* проводился с учетом размаха изменчивости длины m1, а также наличия сходных и оригинальных морфотипов у этих видов (Винокурова, Тиунов 2026). В результате этого анализа из 973 ископаемых первых нижних коренных зубов 423 экземпляра m1 были отнесены к *A. fortis*, 425 зубов — к *A. maximowiczii*, и 125 зубов со сходными морфотипами остались в «серой зоне», то есть в группе *A. fortis* + *A. maximowiczii*.

Изучение изменчивости строения жевательной поверхности позволило выявить наличие 32 морфотипов у ископаемой *A. fortis* и 53 морфотипа у *A. maximowiczii* (табл. 1, 2).

По сравнению с уже известными морфотипами у современных видов, здесь были обнаружены и ранее неизвестные,

Таблица 1
Морфологическая классификационная таблица для *A. fortis*
Table 1
Morphological classification table for *A. fortis*

-	-	-	-	E				-
-	-			D				
-		-		C				
-	-	-		B		-	-	-
-	-	-	-	A			-	-
d	c	b	a	I > < II IV < > III	a	b	c	d
-	-	-		A			-	-
-	-	-		B				
-				C				
				D				-
-	-			E				-

Примечание. Морфотипы, обнаруженные в отложениях пещеры Коридорная, заключены в рамку, новые морфотипы выделены желтым цветом. Морфотипы с «экономусным» слиянием обозначены «*», морфотипы с замкнутой Т6 обозначены «**».

Note: morphotypes found in Koridornaya Cave deposits are shown in boxes; new morphotypes are highlighted in yellow. Morphotypes with an 'economus' fusion are marked with '*'; morphotypes with a closed T6 are marked with '**'.

Таблица 2
Морфологическая классификационная таблица для *A. maximowiczii*
Table 2
Morphological classification table for *A. maximowiczii*

				-	E T9 T7						
-	-	-			D' T9 T7						
-					D T9 T7						
					C T7						
-	-				A' T7						
l BRA4	k BRA4	j BRA4	c BRA4	a BRA4	I LRA4 II LRA4 III LRA4	a BRA4	c BRA4	j BRA4	k BRA4	l BRA4	
-	-	-	-	-	A' T7						
-	-	-	-	-	C T7						-
-	-	-	-	-	D T9 T7						
-	-	-	-	-	D' T9 T7				-	-	-
-	-	-	-	-	E T9 T7						

Примечание. Морфотипы, обнаруженные в отложениях пещеры Коридорная, заключены в рамку, новые морфотипы выделены желтым цветом. Морфотипы с «экономусным» слиянием обозначены «*», морфотипы с замкнутой Т6 обозначены «**».

Note. Morphotypes found in the deposits of Koridornaya Cave are shown in the frames, new morphotypes are highlighted in yellow. Morphotypes with an «economus» fusion are marked with «*», morphotypes with a closed T6 are marked with «**».

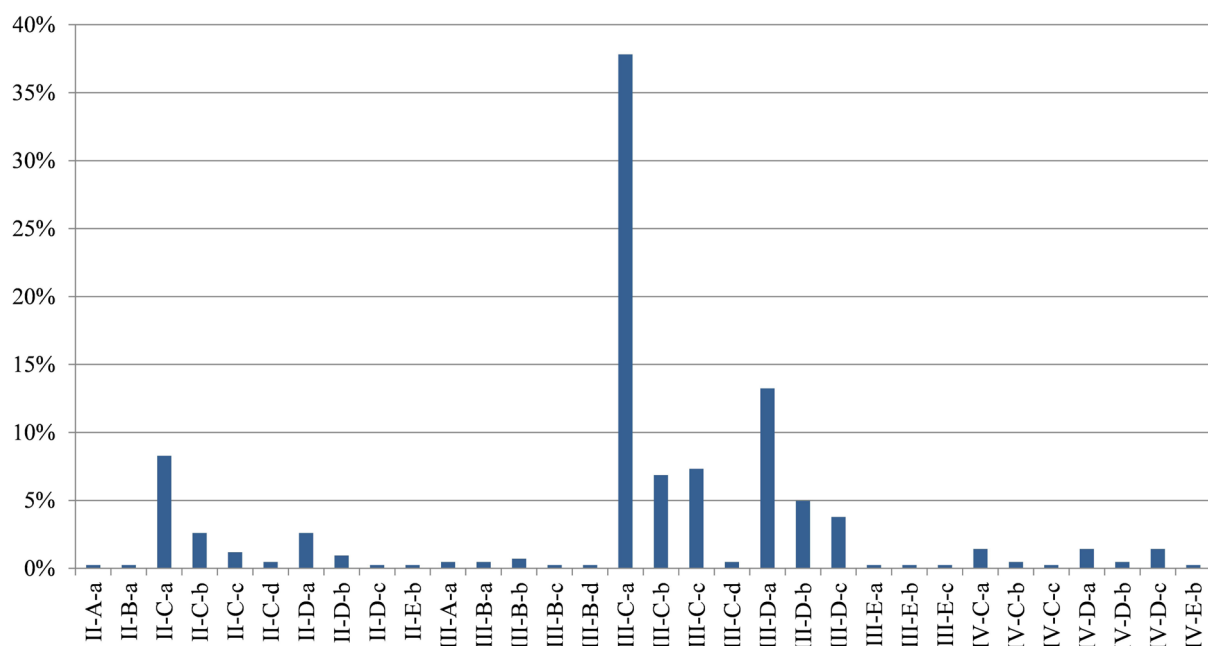


Рис. 2. Встречаемость морфотипов у m1 *A. fortis* из отложений пещеры Коридорная. По вертикали — процент встречаемости различных морфотипов, по горизонтали — морфотипы

Fig. 2. Occurrence of morphotypes in m1 *A. fortis* from Koridornaya Cave deposits. The vertical axis shows the percentage occurrence of different morphotypes; the horizontal axis shows the morphotypes

что привело к заполнению пустующих ячеек в морфологических таблицах. Среди зубов *A. fortis* это такие морфотипы, как II-A-a, II-B-a, II-C-d, II-E-b, III-B-c, III-B-d и IV-E-b; среди *A. taximowiczii* — III-A'-k, III-C-k, III-D-l и III-D'-a.

У *A. fortis* преобладающим во всех слоях является морфотип III-C-a. Его общая встречаемость составляет 37.83 %. За ним по численности следует морфотип III-D-a (13.24 %) (рис. 2).

В верхнем слое 1 было найдено 76 экземпляров m1 и определено 17 морфотипов строения передней непарной петли антероконида. Помимо очевидного превалирования морфотипа III-C-a (19.74 %), здесь наблюдается умеренно равномерное соотношение нескольких морфотипов: III-D-a (15.79 %), II-C-a и III-C-b (по 13.16 %), III-C-c (10.53 %), III-D-c (9.21 %). Остальные были найдены в диапазоне от 1.32 % до 2.63 %.

89 экземпляров m1 было обнаружено в слое 2, у них выявлено 16 морфотипов. Больше половины экземпляров m1 относятся к морфотипу III-C-a (50.56 %), 12.36 %

относятся к морфотипу III-C-c, а 10.11 % — к III-D-a. Прочие морфотипы представлены в количестве от 1.12 % до 3.37 %.

Слой 3 демонстрирует максимальную концентрацию остатков m1, здесь найдено 180 зубов, для них определено 23 морфотипа. Количество остатков m1 с морфотипом III-C-a тут также высоко и составляет 40 %. Морфотип III-D-a был отмечен в количестве 12.22 %, а остальные в диапазоне от 0.56 % до 8.89 %.

В слое 4 было зафиксировано 15 морфотипов у 78 экземпляров m1. Здесь преобладают морфотипы III-C-a (35.9 %) и III-D-a (16.67 %). Другие морфотипы встречаются в интервале от 1.28 % до 8.97 %.

Среди 425 исследованных первых нижних коренных зубов *A. taximowiczii* было обнаружено 40 обычных морфотипов, а также семь «экономусных», то есть сходных по строению жевательной поверхности m1 с *A. oesonotus*, и шесть морфотипов с замкнутой Т6 (рис. 3).

По частоте встречаемости преобладающим во всех выборках является морфотип

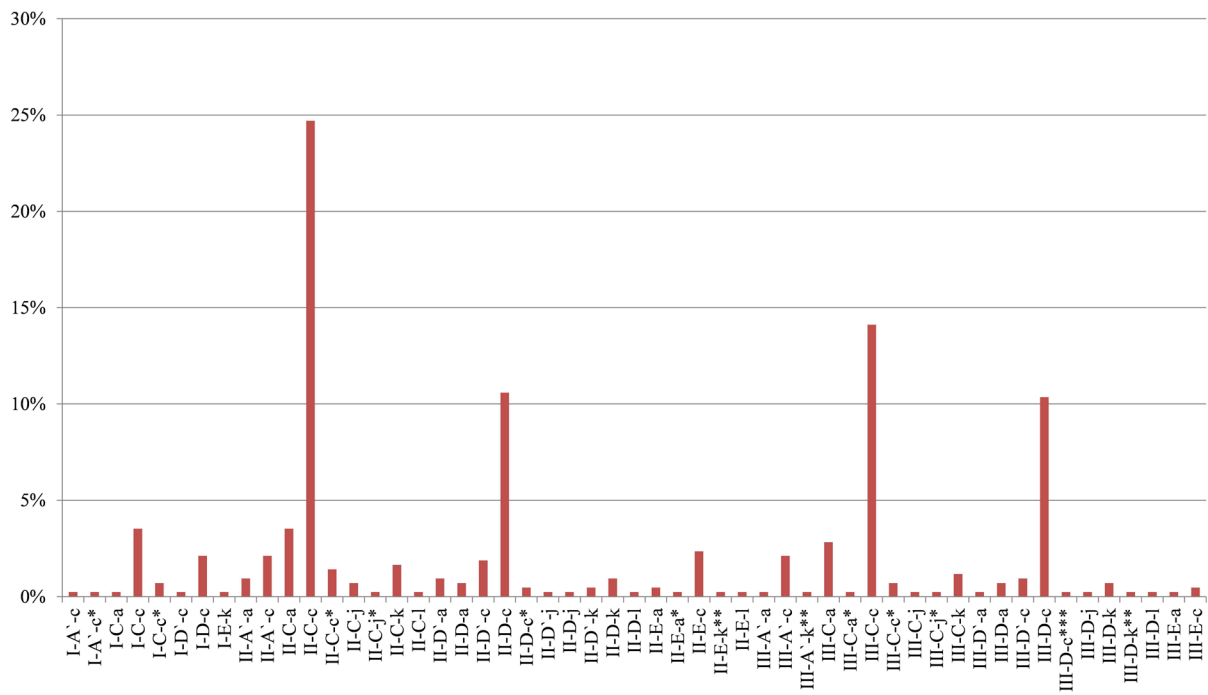


Рис. 3. Встречаемость морфотипов у m1 *A. taximowiczii* из отложений пещеры Коридорная. По вертикали — процент встречаемости различных морфотипов, по горизонтали — морфотипы

Fig. 3. Occurrence of morphotypes in m1 *A. taximowiczii* from Koridornaya Cave deposits. The vertical axis shows the percentage occurrence of different morphotypes; the horizontal axis shows the morphotypes

II-C-c (24.71 %), за ним следуют морфотипы **III-C-c** (14.12 %), **II-D-c** (10.59 %) и **III-D-c** (10.35 %).

В слое 1 представлено 18 морфотипов с преобладающим **II-C-c** (21.05 %). Количество m1 с морфотипом **III-C-c** составило 13.16 %, с **II-A'-c** — 10.53 %. Остальные 15 морфотипов характеризуются частотой встречаемости от 2.63 % до 7.89 %.

Во втором слое обнаружено 22 различных морфотипа. Наиболее многочисленным является морфотип **II-C-c**, составляющий 15.22 % от общего числа. Значительную долю также занимают морфотипы **III-C-c** и **III-D-c** (по 10.87 % каждый). Распределение других морфотипов варьирует от 2.17 % до 8.7 %.

Анализ слоя 3 выявил наличие 28 морфотипов. Наибольшая доля приходится на морфотип **II-C-c** (25.73 %). Морфотип **III-D-c** находится на втором месте — 14.62 %. Следом идут морфотипы **II-D-c** и **III-C-c**, составляющие по 12.28 % каждый. Прочие морфотипы встречаются реже — от 0.58 % по 4.09 %.

Слой 4 характеризуется высоким разнообразием морфотипов, представленных 31 различной формой. Здесь многочислен морфотип **II-C-c** (27.06 %), а морфотипы **III-C-c** и **II-D-c** составляют 17.06 % и 10.59 % соответственно. Остальных морфотипов в данном слое насчитывается от 0.59 % до 6.47 %.

В ходе исследования зубов *A. taximowiczii* было выявлено 19 m1 с «экономусным» слиянием дентиновых полей антероконида и T5, а также 4 экземпляра m1 с замкнутой T6. Коренные зубы с «экономусным» слиянием были обнаружены в каждом слое: слой 1 — 1 шт.; слой 2 — 2 шт.; слой 3 — 4 шт.; слой 4 — 12 шт. Экземпляры с замкнутой T6 найдены в слое 1 (1 шт.), слое 3 (1 шт.) и слое 4 (1 шт.). Учитывая морфологическую схожесть *A. oesopotus* и *A. taximowiczii* «экономусным» слиянием, в первую очередь принимались во внимание ширина перешейка, которая в среднем больше у полевки-экономки, длина и ширина зуба, а также ряд других параметров,

Таблица 3

Количественное и процентное содержание m1 *A. fortis*, *A. maximowiczii* и «серой зоны» в отложениях пещеры Коридорная

Table 3

Quantitative and percentage composition of m1 of *A. fortis*, *A. maximowiczii*, and 'gray zone' in Koridornaya Cave deposits

Горизонты	<i>A. fortis</i>		<i>A. maximowiczii</i>		«Серая зона»	
	n	%	n	%	n	%
0–10	53	55.21	26	27.08	17	17.71
10–20	23	54.76	12	28.57	7	16.67
20–30	61	73.49	14	16.87	8	9.64
30–40	0	0	21	80.77	5	19.23
40–50	7	58.33	4	33.33	1	8.33
50–60	21	61.76	7	20.59	6	17.65
60–70	43	84.31	4	7.84	4	7.84
70–80	30	75	4	10	6	15
80–90	22	46.81	17	36.17	8	17.02
90–100	34	46.58	30	41.10	9	12.33
100–110	37	29.60	71	56.80	17	13.60
110–120	14	20.90	45	67.16	8	11.94
120–130	23	42.59	24	44.44	7	12.96
130–140	21	34.43	33	54.10	7	11.48
140–150	7	14.89	34	72.34	6	12.77
150–160	3	6	41	82	6	12
160–170	6	20.69	23	79.31	0	0
170–180	14	66.67	5	23.81	2	9.52
180–190	4	28.57	10	71.43	0	0
190–200	0	0	0	0	1	100

используемых в работе А. А. Войта с соавторами (Войта и др. 2019).

В большинстве условных горизонтов перераспределение зубов, отнесенных к «серой зоне» (*A. fortis* + *A. maximowiczii*), не оказывало существенного влияния на соотношение видов. Так, например, в условном горизонте 0–10 см к «серой зоне» отнесены 17 зубов с 6 морфотипами, 50 зубов с 13 морфотипами идентифицированы как принадлежащие *A. fortis*, а 22 зуба с 17 морфотипами — *A. maximowiczii*. Если мы отнесем все 17 зубов к *A. maximowiczii*, то *A. fortis* все равно останется преобладающим видом в этом горизонте. То есть в данном случае более точная идентификация зубов из «серой зоны» соотношения между видами не изменит.

Важнее попробовать уточнить видовую принадлежность зубов «серой зоны»

из горизонтов 90–100 см и 120–130 см. В этих горизонтах количество идентифицированных зубов *A. maximowiczii* и *A. fortis* достаточно близко (табл. 3), поэтому более точное определение зубов из «серой зоны» может изменить соотношение данных видов. В горизонте 90–100 см к «серой зоне» отнесены 9 зубов с 5 морфотипами, 34 зуба с 10 морфотипами идентифицированы как принадлежащие *A. fortis*, а 30 зубов с 13 морфотипами — *A. maximowiczii*. В горизонте 120–130 см к «серой зоне» отнесены 7 зубов с 3 морфотипами, 23 зуба с 9 морфотипами идентифицированы как принадлежащие *A. fortis*, а 24 зуба с 10 морфотипами — *A. maximowiczii*.

В связи с этим для указанных горизонтов была выполнена вероятностная классификация зубов. Для всех экземпляров была известна длина m1, что позволило провести

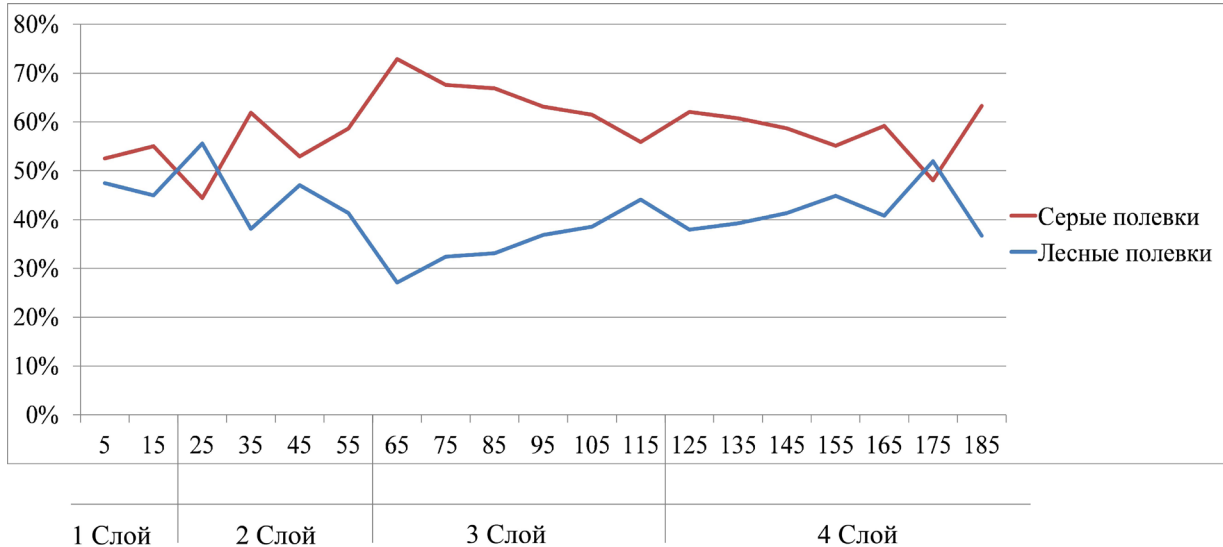


Рис. 4. Соотношение костных остатков серых и лесных полевок в отложениях пещеры Коридорная. По вертикали — количество ископаемых зубов (%), по горизонтали — глубина шурфа, в см

Fig. 4. Ratio of gray and forest vole bone remains in Koridornaya Cave sediments. The vertical axis shows the percentage of fossil teeth; the horizontal axis shows the depth of the pit in cm

вероятностную оценку видовой принадлежности. Большинство зубов демонстрировало выраженный, но не абсолютный уклон в сторону *A. fortis* (значения апостериорной вероятности в пределах ~0.65–0.80).

При детальном учете зубов «серой зоны» суммарный вклад этих девяти экземпляров составил примерно 6.39 зуба *A. fortis* и 2.61 зуба *A. maximowiczii*, что лишь умеренно смещало общее соотношение видов в данном горизонте в сторону *A. fortis*.

В горизонте 120–130 см к «серой зоне» было отнесено семь зубов, шесть из которых имели измеренную длину $m1$ и были включены в вероятностный анализ; один зуб без данных по длине остался неклассифицированным. Для большинства проанализированных экземпляров апостериорные вероятности указывали на уклон в сторону одного из видов, преимущественно *A. maximowiczii*, однако один зуб демонстрировал близкие к равным значения вероятностей и представлял собой пример истинной «серой зоны». При детальном учете шести зубов с известной длиной их суммарный вклад составил около 2.19 зуба *A. fortis* и 3.81 зуба *A. maximowiczii*.

Таким образом, с учетом данного подхода соотношение исследуемых видов

в условных горизонтах будет следующим: на глубине 90–100 см *A. fortis* 54.8 %, *A. maximowiczii* 45.2 %; на глубине 120–130 см *A. fortis* 46.3 %, *A. maximowiczii* 51.8 % и в «серой зоне» 1.8 %.

Обсуждение

Ранее с глубины 1.1–1.2 м (слой 3) и 1.6–1.7 м (слой 4) были получены две даты — 53318 ± 941 и 53497 ± 747 (Куслий и др. 2020; Voyta et al. 2021), выходящие за пределы разрешающей способности радиоуглеродного метода. Можно считать, что возраст отложений слоев 3 и 4 как минимум превышает 49 тыс. лет. Исходя из этого, было сделано предположение, что почти все отложения в Коридорной пещере сформировались в период Каргинского интерстадиала (Omelko, Tiunov 2024). Скорее всего, даже на границе между более холодным ранним ледниковым стадиалом (т. е. MIS 4) и более теплым последним ледниковым межстадиалом (т. е. MIS 3) (= Черноручинский этап для Дальневосточного региона, согласно Ивашинникову и Короткому (Ивашинников, Короткий 2005)), и это начало кислородно-изотопного этапа MIS 3. Очевидно, что в этот период в районе проведения исследований преобладали



Рис. 5. Вид от входа в пещеру Коридорная

Fig. 5. View from the entrance to Koridornaya Cave

открытые ландшафты с участками лесной растительности. В пещерных отложениях нами были обнаружены костные остатки как лесных видов, например *Sciurus vulgaris*, так и видов открытых и полуоткрытых пространств — *Crocidura lasiura*, *Rattus norvegicus*, *Cricetulus barabensis*, *Micromys minutus* и *Myospalax psilurus*. О широком развитии открытых ландшафтов свидетельствует и то, что среди костных остатков полевок почти во всех горизонтах преобладают костные остатки полевок рода *Alexandromys* (рис. 4).

На графике можно увидеть два момента, когда изменяется соотношение представителей серых и лесных полевок (на глубине 170–160 см и 20–30 см), что, вероятно, связано с кратковременными колебаниями климата в этот период.

Необходимо отметить, что в настоящее время это район дубовых и черноперегородково-дубовых лесов (Рубцова и др. 2018) (рис. 5).

Несмотря на то, что площадь шурфа уменьшилась, наибольшее количество

костных остатков серых полевок было найдено в третьем слое. В этом слое наблюдается и наибольшее разнообразие морфотипов *A. fortis*. Все семь новых для *A. fortis* морфотипов являются редкими и найдены всего лишь по одному экземпляру. Четыре из них найдены в третьем слое. В остальных слоях обнаружено по одному зубу с новым морфотипом. Необходимо отметить, что из 14 морфотипов *A. fortis*, не обнаруженных в отложениях пещеры Коридорная, шесть были найдены ранее только на наиболее раннеотделившихся островах залива Петра Великого — Гильдебрандта, Де-Ливрона и Дурново. Четыре морфотипа, кроме этих островов, были обнаружены еще из позднеплейстоценовых отложений пещеры Медвежий Клык (юг Приморья) (Винокурова и др. 2022).

Единственные подобные данные были получены для *A. fortis* из пещеры Медвежий Клык (Винокурова и др. 2022). Наиболее близки по форме и количеству морфотипов зубы из позднеплейстоценовых

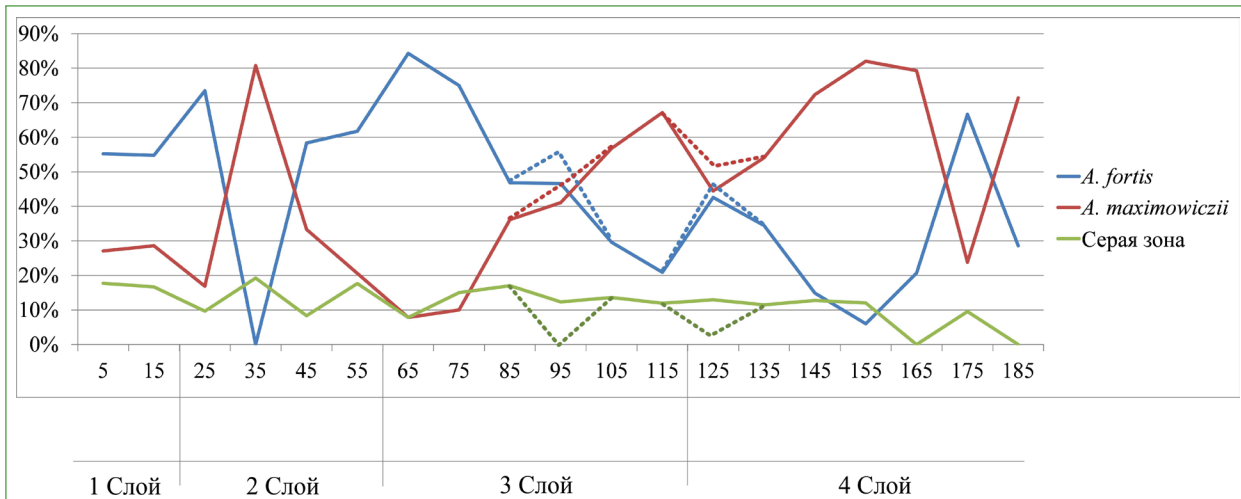


Рис. 6. Соотношение костных остатков *A. fortis*, *A. maximowiczii* и полевок группы *A. fortis* + *A. maximowiczii* («серая зона») в отложениях шурфа пещеры Коридорная. По вертикали — количество ископаемых зубов (%), по горизонтали — глубина шурфа, в см. Пунктиром обозначены данные, полученные с помощью вероятностной оценки

Fig. 6. Ratio of bone remains of *A. fortis*, *A. maximowiczii*, and voles of the *A. fortis* + *A. maximowiczii* group ('gray zone') in the deposits of the Koridornaya Cave pit. The vertical axis shows the percentage of fossil teeth; the horizontal axis shows the pit depth in cm. The dotted line indicates data obtained using probabilistic estimate

отложений. У *A. fortis* из позднеплейстоценовых отложений этой пещеры, как и у *A. fortis* из пещеры Коридорная, преобладающим является морфотип III-C-a. На втором-третьем месте в пещере Коридорная находится морфотип III-D-a, в пещере Медвежий Клык этот морфотип на третьем месте.

Наибольшее разнообразие морфотипов у *A. maximowiczii* в четвертом слое. В этом слое и до середины третьего *A. maximowiczii* в основном превалирует в паре с *A. fortis*. Далее с середины третьего слоя, во втором и первом слоях на первое место выходит *A. fortis* (рис. 6). Нарушение этого соотношения происходит только в двух горизонтах.

На глубине 170–180 см относительно количество костных остатков *A. maximowiczii* падает и преобладают остатки *A. fortis*, затем преобладание *A. maximowiczii* восстанавливается. На глубине 30–40 см подобное происходит с *A. fortis*. Очевидно, что в период накопления отложений на глубине 90–100 см произошли какие-то серьезные изменения климата. Наиболее вероятно, что это

связано с потеплением климата и увеличением влажности, что и вызвало смену доминантов. Кратковременные флуктуации происходили и в период накопления отложений на глубинах 170–180 см и 30–40 см. Если предположить, что период накопления отложений соответствует времени 55–35 тыс. лет, то как раз в середине этого периода начинается интенсивное повышение температур и влажности (Короткий и др. 1996), а скорость накопления осадков в этом случае соответствует средней скорости и равна 10 см за тысячу лет (Смирнов 2004).

Количество не определенных до вида зубов («серая зона») варьирует в разных горизонтах от 0 до 19.23 %, составляя в среднем около 9.62 % (рис. 6). Может ли повлиять дальнейшая работа с «серой зоной», то есть уточнение видовой принадлежности зубов, находящихся в этой группе, на наше видение соотношения костных остатков *A. fortis* и *A. maximowiczii* в настоящем исследовании? Вероятно, это стоит делать только в тех случаях, когда отнесение «серой зоны» полностью к одному из исследуемых видов может существенно

изменить его положение по отношению к другому виду.

Благодарности

Авторы благодарят рецензента Федора Николаевича Голенищева (ЗИН РАН) за ценные замечания, позволившие значительно улучшить текст статьи. Также авторы выражают благодарность Александру

Евгеньевичу Гусеву и Александру Александровичу Гладченкову за помощь в проведении раскопок в пещере Коридорная.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1).

Литература

- Алексеева, Э. В., Голенищев, Ф. Н. (1986) Ископаемые остатки серых полевков рода *Microtus* из южного Приморья (пещера «Близнец»). В кн.: Г. И. Баранова, И. М. Громов (ред.). *Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя*. Л.: АН СССР, с. 134–142. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 156).
- Винокурова, М. А., Гусев, А. Е., Тиунов, М. П. (2022) Сравнительный морфотипический анализ первых нижнекоренных зубов восточной полевки *Alexandromys fortis* (Büchner 1889) островных и ископаемых популяций юга Дальнего Востока России (Приморский край). *Зоологический журнал*, т. 101, № 2, с. 213–227. <https://doi.org/10.31857/S0044513422020088>
- Винокурова, М. А., Тиунов, М. П. (2026) Сравнение морфотипической изменчивости первого нижнего коренного зуба (m1) полевки Максимовича *Alexandromys maximowiczii* и восточной полевки *Alexandromys fortis* (Rodentia, Cricetidae). *Зоологический журнал*, т. 105, № 3, с. 90–105.
- Винокурова, М. А., Тиунов, М. П., Голенищев, Ф. Н. (2024) Использование геометрической морфометрии и традиционных методов для анализа внутривидовой изменчивости первого нижнего моляра (m1) *Alexandromys fortis* (Arvicolinae) островных и континентальных популяций Приморья России. *Труды Зоологического института РАН*, т. 328, № 1, с. 20–39. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2024.328.1.20>
- Войта, А. Л., Голенищев, Ф. Н., Тиунов, М. П. (2019) Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России. *Труды Зоологического института РАН*, т. 323, № 3, с. 313–346. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.3.313>
- Громов, И. М., Ербаева, М. А. (1995) *Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны*. СПб.: Зоологический институт РАН, 522 с.
- Ивашинников, Ю. К., Короткий, А. М. (2005) *Неотектоника и палеогеография кайнозоя Азиатско-Тихоокеанской переходной зоны*. Владивосток: Изд-во Дальневосточного государственного университета, 392 с.
- Короткий, А. М., Гребенникова, Т. А., Пушкар, В. С. и др. (1996) *Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен–плейстоцен)*. Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 56 с.
- Куслий, М. А., Тишкин, А. А., Хан, Н. и др. (2020) Предварительный анализ древней ДНК 170 остеологических образцов от лошадей, обитавших в Азии. В кн.: Н. П. Матвеева, Н. Е. Рябогина (ред.). *Экология древних и традиционных обществ: материалы VI Международной научной конференции*. Вып. 6. Тюмень: Тюменский научный центр СО РАН, с. 182–188.
- Мейер, М. Н. (1978) Систематика и внутривидовая изменчивость серых полевков Дальнего Востока (Rodentia, Cricetidae). В кн.: *Систематика и морфология млекопитающих*. Л.: Зоологический институт АН СССР, с. 3–62. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 75).
- Мейер, М. Н., Голенищев, Ф. Н., Раджабли, С. И., Саблина, О. В. (1996) *Серые полевки (подрод Microtus) фауны России и сопредельных территорий*. СПб.: Зоологический институт РАН, 320 с.
- Панасенко, В. Е., Тиунов, М. П. (2010) Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене. *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*, № 6, с. 60–67.
- Рубцова, Т. А. (2018) Синантропный компонент флоры сосудистых растений Еврейской Автономной области. *Региональные проблемы*, т. 21, № 2, с. 15–21. <https://doi.org/10.31433/1605-220X-2018-21-2-15-21>
- Смирнов, Н. Г. (2004) О подходах к исследованию исторической динамики животного населения мелких млекопитающих. В кн.: Е. Е. Антипина, Е. Н. Черных (ред.). *Новейшие археозоологические исследования в России: к столетию со дня рождения В. И. Цалкина*. М.: Языки славянской культуры, с. 57–80.

- Фрисман, Л. В., Капитонова, Л. В., Картавцева, И. В., Шереметьева, И. Н. (2019) Полевые сборы мелких млекопитающих на территории Малого Хингана и Буреинского хребта. *Региональные проблемы*, т. 22, № 2, с. 13–25. <https://doi.org/10.31433/2618-9593-2019-22-2-13-25>
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S. et al. (2013) *Bayesian Data Analysis*. 3rd ed. Boca Raton: CRC Press, 675 p. <https://doi.org/10.1201/b16018>
- Omelko, V. E., Tiunov, M. P. (2024) Late Quaternary shrews (Soricomorpha: Soricidae) from Priamurye (Russian Far East) according to data from Koridornaya Cave: Species diversity and stratigraphical aspects. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, vol. 104, no. 2, pp. 419–434. <https://doi.org/10.1007/s12549-024-00601-w>
- Voyta, L. L., Golenishchev, F. N., Tiunov, M. P. (2013) 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. *Russian Journal of Theriology*, vol. 12, no. 1, pp. 19–32. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.12.1.02>
- Voyta, L. L., Omelko, V. E., Tiunov, M. P., Vinokurova, M. A. (2021) When beremendiin shrews disappeared in East Asia, or how we can estimate fossil redeposition. *Historical Biology*, vol. 33, no. 11, pp. 2656–2667. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1822354>

References

- Alekseeva, E. V., Golenishchev, F. N. (1986) Fossil remains of grey voles of the genus *Microtus* from southern Primorye (the “Bliznets” Cave). In: G. I. Baranova, I. M. Gromov (eds.). *Rodents and lagomorphs of the late Cenozoic*. Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 134–142. (Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Vol. 156). (In Russian)
- Frisman, L. V., Kapitonova, L. V., Kartavtseva, I. V., Sheremetyeva, I. N. (2019) Field capture of small mammals in the northeast of Lesser Khingan and Bureinsky range. *Regional Problems*, vol. 22, no. 2, pp. 13–25. <https://doi.org/10.31433/2618-9593-2019-22-2-13-25> (In Russian)
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S. et al. (2013) *Bayesian Data Analysis*. 3rd ed. Boca Raton: CRC Press, 675 p. <https://doi.org/10.1201/b16018> (In English)
- Gromov, I. M., Erbajeva, M. A. (1995) *The mammals of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents*. Saint Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 522 p. (In Russian)
- Ivashinnikov, Yu. K., Korotkij, A. M. (2005) *Neotectonics and paleogeography of the Cenozoic of the Asian-Pacific transitional zone*. Vladivostok: Far Eastern State University Publ., 392 p. (In Russian)
- Korotkii, A. M., Grebennikova, T. A., Pushkar, V. S. et al. (1996) *Climatic changes on the South of Russian Far East in the Late Cenozoic (Miocene–Pleistocene)*. Vladivostok: Pacific Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 56 p. (In Russian)
- Kusliy, M. A., Tishkin, A. A., Khan, N. et al. (2020) Preliminary ancient DNA analysis of 170 horse osteological remains from Asia. In: N. P. Matveeva, N. E. Ryabogina (eds.). *Ecology of ancient and traditional societies: Proceedings of VI International scientific conference*. Iss. 6. Tyumen: Tyumen Scientific Centre SB RAS Publ., pp. 182–188. (In Russian)
- Meyer, M. N. (1978) Taxonomy and intraspecific variability of the Far Eastern grey voles (Rodentia, Cricetidae). In: *Systematics and morphology of mammals*. Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., pp. 3–62. (Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Vol. 75). (In Russian)
- Meyer, M. N., Golenishchev, F. N., Rajabli, S. I., Sablina, O. V. (1996) *Voles (subgenus Microtus Schrank) of Russia and adjacent territories*. Saint Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 320 p. (In Russian)
- Omelko, V. E., Tiunov, M. P. (2024) Late Quaternary shrews (Soricomorpha: Soricidae) from Priamurye (Russian Far East) according to data from Koridornaya Cave: Species diversity and stratigraphical aspects. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, vol. 104, no. 2, pp. 419–434. <https://doi.org/10.1007/s12549-024-00601-w> (In English)
- Panasenko, V. E., Tiunov, M. P. (2010) The population of small mammals (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) in the South Sikhote Alin in the Late Pleistocene and Holocene. *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*, no. 6, pp. 60–67. (In Russian)
- Rubtsova, T. A. (2018) Synanthropic component of the vascular plant flora in Jewish Autonomous region. *Regional Problems*, vol. 21, no. 2, pp. 15–21. <https://doi.org/10.31433/1605-220X-2018-21-2-15-21> (In Russian)
- Smirnov, N. G. (2004) On the approaches to the study of historical dynamics of small mammal communities. In: E. E. Antipina, E. N. Chernykh (eds.). *Modern archaeozoological investigations in Russia: To the centenary of V. I. Tsalkin birth*. Moscow: Languages of Slavonic Culture Publ., pp. 57–80. (In Russian)

- Vinokurova, M. A., Gusev, A. E., Tiunov, M. P. (2022) A comparative morphotypic analysis of the first lower-rooted teeth of the eastern vole, *Alexandromys fortis* (Büchner 1889), of island and fossil populations in the south of the Russian Far East (Primorsky Krai). *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 101, no. 2, pp. 213–227. <https://doi.org/10.31857/S0044513422020088> (In Russian)
- Vinokurova, M. A., Tiunov, M. P. (2026) Comparison of the morphotypic variability of the first lower molar (m1) in Maximovicz's vole (*Alexandromys maximowiczii*) and the Eastern vole (*Alexandromys fortis*) (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 105, no. 3, pp. 90–105. (In Russian)
- Vinokurova, M. A., Tiunov, M. P., Golenishchev, F. N. (2024) The use of geometric morphometry and traditional methods to analyze intraspecific variability of the first lower molar (m1) of *Alexandromys fortis* (Arvicolinae) in island and continental populations of Primorye, Russia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, vol. 328, no. 1, pp. 20–39. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2024.328.1.20> (In Russian)
- Voyta, L. L., Golenishchev, F. N., Tiunov, M. P. (2013) 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. *Russian Journal of Theriology*, vol. 12, no. 1, pp. 19–32. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.12.1.02> (In English)
- Voyta, L. L., Golenishchev, F. N., Tiunov, M. P. (2019) Far-Eastern grey voles *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Medvezhyi Klyk cave Late Pleistocene–Holocene deposits, Primorskii Kray, Russia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, vol. 323, no. 3, pp. 313–346. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.3.313> (In Russian)
- Voyta, L. L., Omelko, V. E., Tiunov, M. P., Vinokurova, M. A. (2021) When beremendiin shrews disappeared in East Asia, or how we can estimate fossil redeposition. *Historical Biology*, vol. 33, no. 11, pp. 2656–2667. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1822354> (In English)

Для цитирования: Винокурова, М. А., Тиунов, М. П., Омелько, А. М. (2026) Морфотипическая изменчивость первых нижних коренных зубов двух близких видов полевок рода *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) из отложений пещеры Коридорная (Еврейская автономная область). *Амурский зоологический журнал*, т. XVIII, № 3, с. 736–750. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-736-750>

Получена 12 февраля 2026; прошла рецензирование 20 марта 2026; принята 27 апреля 2026.

For citation: Vinokurova, M. A., Tiunov, M. P., Omelko, A. M. (2026) Morphotypic variability of the first lower molars of two closely related vole species of the genus *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) from the deposits of Koridornaya Cave (Jewish Autonomous Oblast). *Amurian Zoological Journal*, vol. XVIII, no. 3, pp. 736–750. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-3-736-750>

Received 12 February 2026; reviewed 20 March 2026; accepted 27 April 2026.