


<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-2-546-561>
<https://www.zoobank.org/References/5F6A3F9E-99F7-461A-96CC-690F787AB50E>

УДК 575.22599.323.5

Видовой состав и морфометрическая изменчивость мелких млекопитающих северо-восточной части Среднеамурской низменности

 А. И. Степанова[✉], И. В. Картавецва

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

Сведения об авторах

Степанова Анастасия Игоревна

 E-mail: stepanova@biosoil.ru

SPIN-код: 5776-2734

Scopus Author ID: 58809625100

ORCID: 0009-0008-4353-3196

Картавецва Ирина Васильевна

 E-mail: kartavtseva@biosoil.ru

SPIN-код: 8486-5612

Scopus Author ID: 6603816819

ResearcherID: M-2403-2016

ORCID: 0000-0003-2136-8253

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

Аннотация. В настоящей работе уточнен видовой состав мелких млекопитающих северо-восточной части Среднеамурской низменности. Исследованы окрестности пос. Эльбан (левый берег) и пос. Троицкое (правый берег). В луговом комплексе на обоих берегах Амура обнаружены семь видов: *Alexandromys maximowiczii*, *Myodes rutilus*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus peninsulae*, *Craseomys rufocanus*, *Tamias sibiricus*, *Sorex caecutiens*. На правом берегу Амура отловлены еще три вида: *Mustela nivalis*, *Crocidura lasiura* и *Rattus norvegicus*. Впервые изученный кариотип полевки Максимовича с правого берега ($2n = 40a$, $NF = 58$ и $2n = 41a$, $NF = 60$) совпал с вариантами, описанными для левобережной выборки и известными для Нижнего Приамурья в целом. Эта находка позволила предположить обитание данного вида на всей территории российской части Среднеамурской низменности. Кроме того, находка *Crocidura lasiura* подтверждает обитание этого вида в долине реки Анюй. В работе приведены метрические данные десяти видов.

Ключевые слова: виды, ареал, полевка Максимовича, дальневосточная полевка, морфометрия, хромосомы, кариотип, *Alexandromys maximowiczii*, *Crocidura lasiura*, видовой состав

Species composition and morphometric variability of small mammals in the northeastern part of the Middle Amur Lowland

 A. I. Stepanova[✉], I. V. Kartavtseva

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

Authors

Anastasia I. Stepanova

 E-mail: stepanova@biosoil.ru

SPIN: 5776-2734

Scopus Author ID: 58809625100

ORCID: 0009-0008-4353-3196

Irina V. Kartavtseva

 E-mail: kartavtseva@biosoil.ru

SPIN: 8486-5612

Scopus Author ID: 6603816819

ResearcherID: M-2403-2016

ORCID: 0000-0003-2136-8253

Copyright: © The Authors (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. This study clarifies the species composition of small mammals in the northeastern part of the Middle Amur Lowland. The vicinities of Elban settlement (left bank) and Troitskoye settlement (right bank) were surveyed. Within the meadow complex on both banks of the Amur River, seven species were recorded: *Alexandromys maximowiczii*, *Myodes rutilus*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus peninsulae*, *Craseomys rufocanus*, *Tamias sibiricus*, and *Sorex caecutiens*. On the right bank of the Amur River, three additional species were trapped: *Mustela nivalis*, *Crocidura lasiura*, and *Rattus norvegicus*. The karyotype of Maximowicz's vole from the right bank, studied here for the first time ($2n = 40a$, $NF = 58$ и $2n = 41a$, $NF = 60$), matched the variants described for the left-bank sample and known for the Middle Amur region as a whole. This finding suggests the occurrence of this species throughout the Russian part of the Lower Amur Lowland. Furthermore, the record of *Crocidura lasiura* confirms the presence of this species in the Anyuy River valley. The paper provides metric data for ten species.

Keywords: species, distribution range, Maximowicz's vole, Far Eastern vole, morphometry, chromosomes, karyotype, *Alexandromys maximowiczii*, *Crocidura lasiura*, species composition

Введение

Северо-восточная часть Среднеамурской низменности расположена в бассейне нижнего течения Амура между городами Хабаровск и Комсомольск-на-Амуре, приблизительно в пределах 48–50° с. ш. и 134–137° в. д. Информация о видовом составе мелких млекопитающих (в основном грызунов) этого региона в поймах рек приведена суммарно с данными Среднего и Нижнего Приамурья (Чечелева 1966; Тагирова 1998). В этот состав входило семь видов грызунов: *Myodes rutilus* (Pallas, 1779), *Craseomys rufocanus* (Sundevall, 1846), *Alexandromys fortis* (Büchner, 1889), *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), *Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769), обнаруженные в постройках человека *Mus musculus* (Linnaeus, 1758), *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) и бурозубки (без указания видов).

Позже использование молекулярно-генетических методов позволило показать, что в Среднем Приамурье (Хабаровский район, г. Хабаровск) вместе с *A. fortis* обитает *A. maximowiczii* (Shrenck, 1858) (Яшина и др. 2008). Так, для хабаровской популяции стали отмечать уже не восемь видов, а девять, учитывая полевку Максимовича, которая совместно с полевой мышью была доминирующим видом (Тагирова и др. 2012). В видовой состав грызунов природных биотопов были добавлены два синантропных вида — *Rattus norvegicus* и *Mus musculus*.

В настоящее время сведения о видовом составе мелких млекопитающих северо-восточной части Среднеамурской низменности приведены в двух работах. В первой указан видовой состав преобладающих видов грызунов для правого берега Амура. По результатам отловов, проведенных Хабаровской противочумной станцией в 2004 г. в долине реки Анюй, в районе пос. Троицкое отмечено четыре наиболее обычных вида: *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *Cr. rufocanus* и *A. fortis* (Лапин 2015). Редкие виды мелких млекопитающих указаны не были. Во второй рабо-

те (Картавцева, Степанова 2024; Степанова, Картавцева 2025) указан видовой состав мелких млекопитающих для левого берега Амура: *A. maximowiczii*, *M. rutilus*, *Cr. rufocanus*, *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *T. sibiricus*, *S. roboratus* (Hollister, 1913) и *S. caecutiens* (Laxmann, 1788). Впервые в северо-восточной части Среднеамурской низменности на левом берегу Амура в Хабаровском крае была обнаружена *A. maximowiczii*. Эта находка позволила сместить северо-восточную границу ареала на восток (от ранее известной) почти на 200 км. В настоящее время северо-восточная граница ареала проходит только по левому берегу Амура, достигая почти г. Комсомольск-на-Амуре. Для диагностики полевки Максимовича был использован хромосомный метод.

Данные о распространении здесь видов мелких млекопитающих приведены в Определителе наземных млекопитающих Дальнего Востока СССР (Охотина 1984). Сведения по фауне и экологии мелких млекопитающих региона представлены также в работах Штильмарка и Долгова (Штильмарк, Долгов 1974) и Долгих с соавторами (Долгих и др. 1993). Согласно Нестеренко (Нестеренко 1999), в фауне юга Дальнего Востока насчитывается девять видов бурозубок (род *Sorex*). Информация о распространении двух видов восточноазиатских полевок на правом берегу Амура от г. Хабаровск до г. Комсомольск-на-Амуре до настоящего времени остается противоречивой. Зоологических коллекций мелких млекопитающих из этого региона нет. В отловах сотрудников Хабаровской противочумной станции отмечается только *A. fortis*. В последнем обзоре полевок и леммингов Палеарктики (Arvicolinae) (Kryštufek, Shenbrot 2022), без ссылок на публикации и точки отлова полевок, в северо-восточной части низменности предполагается обитание двух видов — *A. fortis* и *A. maximowiczii*.

Цель настоящей работы — выявить видовой состав мелких млекопитающих

правобережья (долина р. Анюй), с помощью кариотипирования определить видовую принадлежность полевок рода *Alexandromys* и провести анализ морфометрической изменчивости выборок с правого и левого берегов Амура. Полученные данные позволят уточнить распространение видов, выявить особенности внутри- и межпопуляционной изменчивости кариотипированных видов, а также оценить степень морфологического сходства популяций, разделенных руслом Амура.

Материал и методы

Материалом послужили сборы мелких млекопитающих, проведенные в июле 2023 г. и июле — августе 2025 г. в северо-восточной части Среднеамурской низменности. Отлов животных проводили ловушками Шермана.

1. *Левый берег* Амура, выборка «Эльбан». Использован материал отловов с 21 по 26 июля 2023 г. в 5 км от пос. Эльбан Амурского района Хабаровского края (50°06'03" с. ш., 136°27'39" в. д.) (рис. 1, кружок). Видовой состав мелких млекопитающих из этого локалитета был опубликован ранее без морфометрических данных (Степанова, Картавцева 2025). В течение пяти ночей было выставлено 228 ловушек, отловлено 75 зверьков, относящихся к 8 видам (табл. 1): полевка Максимовича *Alexandromys maximowiczii* (n = 20, из них 18 кариотипированы), полевая мышь *Apodemus agrarius* (n = 29), восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* (n = 5), красно-серая полевка *Craseomys rufocanus* (n = 3), бурозубка бурая *Sorex roboratus* (n = 1), средняя бурозубка *Sorex caecutiens* (n = 2), красная полевка *Myodes rutilus* (n = 1) и азиатский бурундук *Eutamias sibiricus* (n = 4). В лесном биотопе, отмеченном звездочкой (*), отловлены: *A. peninsulae* (n = 2), *Cr. rufocanus* (n = 2), *S. caecutiens* (n = 2), *S. roboratus* (n = 1) и *M. rutilus* (n = 1).

2. *Правый берег* Амура, выборка «Троицкое» исследована впервые. Животные отловлены в результате полевых работ с 29

июля по 7 августа 2025 г. (рис. 1, звездочка) в 4 км восточнее пос. Троицкое Нанайского района Хабаровского края (49°26' с. ш., 136°36' в. д.). Отлов проводили на трех участках влажного разнотравного луга с преобладанием осоковых кочек. Участки располагались на расстоянии примерно 50 м друг от друга. В течение семи ночей было выставлено 225 ловушек, отловлено 88 животных: полевка Максимовича *A. maximowiczii* (n = 21, из них кариотипировано 15 — 4 самки и 11 самцов), полевая мышь *A. agrarius* (n = 31), восточноазиатская мышь *A. peninsulae* (n = 13), красно-серая полевка *Cr. rufocanus* (n = 3), красная полевка *M. rutilus* (n = 3), уссурийская белозубка *C. lasiura* (n = 4), средняя бурозубка *S. caecutiens* (n = 2) и ласка *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) (n = 1). В лесном биотопе (опушка смешанного леса), 49°22' с. ш., 136°35' в. д., расположенном вдоль трассы Хабаровск — Комсомольск-на-Амуре, перед поворотом на пос. Троицкое, на 30 ловушек отловлено 10 грызунов: *E. sibiricus* (n = 2), *R. norvegicus caraco* (n = 1), *A. peninsulae* (n = 5), *A. agrarius* (n = 1), *Cr. rufocanus* (n = 1).

Впервые для видов данных выборок в таблице 1 приведены промеры тела: L — длина тела с головой; C — длина хвоста; Pl — длина ступни; Au — высота уха. Особи разделены на взрослых (ad) и полувзрослых (sad). Определение половозрелости проводили по общепринятым методам на основе морфологического состояния репродуктивной системы. Анализ метрических признаков проведен только для взрослых животных (табл. 2). Статистическую обработку данных осуществляли с использованием t-критерия Стьюдента (Student 1908) и U-критерия Манна — Уитни (Mann, Whitney 1947). Различия считали значимыми при $p < 0,05$.

Черепы грызунов (кроме бурундуков, от которых взят только пятый задний палец в спирт), ткани (мышцы) в спирте, спиртовые тушки землероек и ласки хранятся в биоресурсной коллекции ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (рег. № 2797657).

Таблица 1
 Данные промеров тела мелких млекопитающих правого и левого берегов Амура
 в северо-восточной части Среднеамурской низменности

Table 1
 Body measurements of small mammals from the right and left banks of the Amur River
 in the northeastern part of the Middle Amur Lowland

Пос. Троицкое, правый берег р. Амур / Troitskoye settlement, right bank of the Amur River							Пос. Эльбан, левый берег р. Амур / Elban settlement, left bank of the Amur River						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
№	Возраст / Age	Пол / Sex	L	C	Pl	Au	№	Возраст / Age	Пол / Sex	L	C	Pl	Au
<i>Alexandromys maximowiczii</i>													
4959	ad	♂	141	55	21	14	4837	ad	♂	134	63	22	15
4960	ad	♂	136	51	21	13	4838	ad	♂	131	56	22	14
4961	ad	♀	144	56	20	14	4839	ad	♀	123	51	21	15
4970	ad	♂	122	57	22	12	4841	ad	♂	117	52	20	14
4973	ad	♂	120	46	21	12	4865	ad	♀	130	46	20	13
4975	ad	♂	127	52	19	13	4866	ad	♂	147	55	22	13
4985	ad	♂	130	62	21	13	4868	ad	♂	143	54	20	13
4986	ad	♀	127	50	19	13	4869	ad	♂	148	55	20	12
4987	ad	♀	107	56	19	12	4835	ad	♀	122	47	19	14
4990	ad	♂	151	54	21	14	4840	ad	♂	116	57	21	14
4991	ad	♀	137	61	20	14	4836	sad	♂	103	49	21	16
4992	ad	♂	127	50	21	13	4849	sad	♂	80	39	19	10
4993	ad	♂	140	57	20	14	4850	sad	♀	71	32	18	10
4999	ad	♂	140	56	21	15	4851	sad	♀	69	29	17	10
4958	ad	♀	113	46	18	11	4852	sad	♂	77	31	17	10
4969	sad	♂	75	36	17	7	4855	sad	♂	80	29	17	10
4972	sad	♂	85	39	19	10	4856	sad	♂	74	38	17	10
4974	sad	♂	91	42	17	11	4867	sad	♂	96	39	19	13
4980	sad	♂	88	43	18	11	4853	sad	♀	99	38	18	12
4981	sad	♂	94	38	17	12	4854	sad	♀	95	37	18	12
4998	sad	♂	97	41	20	11							
<i>Apodemus agrarius</i>													
4931	ad	♂	115	81	22	14	4808	ad	♂	85	77	18	12
4932	ad	♂	101	82	22	12	4809	ad	♂	97	85	19	12
4933	ad	♂	116	92	22	13	4813	ad	♂	95	85	19	12
4934	ad	♂	124	90	22	13	4816	ad	♀	87	70	17	11
4935	ad	♂	95	80	19	12	4817	ad	♀	96	77	17	12
4936	ad	♂	102	82	20	12	4819	ad	♂	95	76	17	12
4942	ad	♀	87	78	17	12	4820	ad	♂	92	76	18	13
4943	ad	♀	87	78	17	12	4822	ad	♀	97	90	18	12
4944	ad	♀	90	72	17	13	4846	ad	♂	95	81	18	12
4952	ad	♀	100	75	17	12	4848	ad	♂	101	76	18	12
4953	ad	♂	99	80	18	12	4859	ad	♂	112	75	21	12
4962	ad	♂	100	81	20	13	4842	ad	♂	92	75	18	12
4963	ad	♀	90	85	21	13	4810	sad	♀	70	67	17	9
4977	ad	♂	93	80	21	11	4811	sad	♂	73	67	19	12

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
4978	ad	♂	92	80	18	12	4812	sad	♀	72	64	17	10
5010*	ad	♀	105	75	19	12	4818	sad	♂	72	62	17	11
4928	ad	♂	90	67	18	11	4821	sad	♀	72	60	17	11
4930	ad	♂	95	80	22	14	4829	sad	♂	78	65	18	11
4945	ad	♂	89	73	18	12	4830	sad	♀	62	62	17	11
4965	ad	♀	93	72	18	12	4831	sad	♀	72	62	17	11
4927	sad	♀	62	60	19	11	4814	sad	♂	77	70	17	12
4929	sad	♀	68	60	18	12	4815	sad	♀	80	67	17	12
4946	sad	♀	63	62	17	12	4832	sad	♀	77	67	17	12
4957	sad	♂	75	55	17	11	4843	sad	♀	80	77	17	12
4964	sad	♂	69	60	15	11	4844	sad	♀	78	67	18	12
4968	sad	♀	65	57	16	11	4845	sad	♀	78	70	18	12
4954	sad	♂	78	67	18	11	4847*	sad	♀	85	62	17	11
4955	sad	♂	77	63	17	11	4833*	—	—	72	67	17	12
4956	sad	♂	78	70	18	11							
4966	sad	♂	77	65	17	11							
4967	sad	♂	72	62	17	11							
4951	sad	♂	72	72	18	11							
<i>Apodemus peninsulae</i>													
4976	ad	♀	96	86	25	15	4860	ad	♀	100	79	23	15
4996	ad	♀	105	90	23	16	4863	ad	♂	115	101	24	16
5002	ad	♂	115	96	25	16	4861	ad	♂	102	87	24	16
5007*	ad	♂	104	87	23	15	4862*	ad	♂	100	88	24	16
5012	ad	♂	116	104	25	17	4864*	ad	♂	102	85	24	16
5013	ad	♂	107	99	24	16							
4988	ad	♂	98	97	24	17							
5000	ad	♂	95	86	25	15							
5001	ad	♀	95	90	23	15							
5003	ad	♂	95	91	26	17							
5011*	ad	♂	98	93	26	16							
4938	sad	♀	69	59	18	11							
4950	sad	♂	70	60	15	10							
4997	sad	♂	82	71	23	14							
5004*	sad	♂	85	85	22	14							
5005*	sad	♂	85	90	25	14							
4989	sad	♀	86	90	22	16							
5008*	—	—	113	—	25	16							
<i>Craseomys rufocanus</i>													
4937	ad	♂	96	40	16	14	4834*	ad	♀	100	50	18	17
5006*	ad	♀	116	45	19	14	4857*	sad	♂	81	27	17	14
4979	ad	♀	105	38	17	13							
5014	ad	♀	99	34	19	12							

Таблица 1. Окончание
Table 1. End

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Myodes rutilus</i>													
4939	ad	♀	105	40	18	12	4858*	sad	♂	100	34	19	16
4982	sad	♂	—	34	19								
5009	sad	♂	80	28	18	8							
<i>Crocidura lasiura</i>													
4947	—	♂	67	45	16	6							
4948	—	♂	96	53	16	6							
4983	—	—	88	35	15	8							
4984	—	♀	90	37	15	8							
<i>Sorex coecutiens</i>													
4940	—	—	58	37	10	3	4875*	ad	—	—	—	—	—
4971	—	—	50	40	10	5	4876*	sad	—	—	—	—	—
<i>Sorex roboratus</i>													
							4807	ad	♀	66	48	16	4
<i>Mustela nivalis (ласка)</i>													
4949	sad	♀	141	33	20	9							
<i>Rattus norvegicus caraco</i>													
5015*	ad	♀	152	122	34	17							
<i>Eutamias sibiricus</i>													
N = 2 (взяты только ткани)*							N = 4 (взяты только ткани)*						

Примечание: расшифровку параметров тела см. в разделе «Материал и методы»; N — число особей в выборке; лесной биотоп отмечен звездочкой *.

Note: For explanation of body measurement abbreviations, see the Material and Methods section. N — sample size. Forest biotope is marked with an asterisk (*).

В результате проведенных на правом берегу Амура работ получены данные промеров тела девяти видов мелких млекопитающих долины р. Анжуй (рис. 1). Данные кариотипирования восточноазиатских полевок показали обитание здесь полевки Максимовича.

Работа с животными проведена в соответствии с утвержденными национальными рекомендациями по уходу и использованию лабораторных животных и одобрена Комитетом по этике ухода и использования животных Федерального научного центра наземного биоразнообразия Восточной Азии (утв. № 3 от 21 февраля 2023 г.).

Суспензии хромосом полевок готовили стандартным методом (Ford, Hamerton 1956), из клеток костного мозга бедренной кости в полевых условиях. Анализ хромосомных препаратов проводили в лабора-

торных условиях. При микрофотографировании использовали микроскоп Axio Imager 1, цифровую камеру и программное обеспечение Metasystems фирмы Carl Zeiss MicroImaging GmbH (Германия) центра коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток). Номенклатура хромосом и вариантов кариотипа аналогична примененной нами в исследовании кариотипа полевки Максимовича Среднего Приамурья (Картавцева, Степанова 2024). Робертсоновское слияние (Rb) (центромера-центромера) акроцентрических хромосом № 11 и № 20 с образованием метацентрической хромосомы № Rb 11.20 обозначено точкой (.). Тандемное слияние (T) (теломера-теломера) метацентрических хромосом № 3 и № 4 с образованием метацентрической хромосомы (№ T 3/4) обозначено косой чертой (/).



Рис. 1. Карта точек полевых работ в северо-восточной части Среднеамурской низменности: 5 км западнее пос. Эльбан (долина р. Эльбан), левый берег Амура (красный кружок) и 4 км восточнее пос. Троицкое (долина р. Анюй), правый берег Амура (красная звездочка). Белыми кружками отмечены находки полевки Максимовича, генетически типированные (мтДНК) ранее на юге Хабаровского края (Шереметьева и др. 2024)

Fig. 1. Map of field sampling sites in the northeastern part of the Middle Amur Lowland: 5 km west of Elban settlement (Elban River valley), left bank of the Amur (red circle), and 4 km east of Troitskoye settlement (Anyuy River valley), right bank of the Amur (red star). White circles indicate previously genetically typed finds of Maximowicz's vole in the south of Khabarovsk Krai (Sheremetyeva et al. 2024).

Результаты и обсуждение

Все отловленные полевки обладали морфологическими признаками, характерными для полевки Максимовича: маленькая стопа, темное брюхо без четкой границы с окраской спины и боков. Это отличает их от дальневосточной полевки *A. fortis*, у которой брюхо светло-серебристое, а граница между спиной и брюхом резко выражена. По черепным морфологическим характеристикам межглазничного пространства всех особей показано соответствие типу “*maximowiczii*” (Лисовский и др. 2018): бугорков в передней части глазницы нет, в средней части межглазничного пространства проходит сагиттальный гребень, при этом межглазничное пространство полностью образовано стенками этого гребня. По этим характеристикам некариотипированные полевки также были отнесены к полевке Максимовича.

Из 21 отловленной полевки на правом берегу 14 были взрослыми (ad).

Варианты кариотипа полевки Максимовича. Было выявлено два варианта кариотипа (рис. 2). Оба варианта имеют робертсоновское слияние (Rb — центромера-центромера) акроцентрических хромосом

(№ 11 и № 20) с образованием метацентрической хромосомы средних размеров (№ Rb 11.20). Различное число хромосом (40 и 41) обусловлено различным состоянием — гомозиготным или гетерозиготным тандемного (Т — теломера-теломера) слияния двух метацентрических пар хромосом (№ 3 и № 4) с образованием крупной метацентрической хромосомы (№ Т 3/4).

Вариант $2n = 40a$, NF = 58 (рис. 2Б). Хромосомы № Т 3/4, Т 3/4 и № Rb 11.20, Rb 11.20 находятся в гомозиготном состоянии. Такой вариант имели восемь особей (самки № 4061, № 4986, № 4991 и самцы № 4973, № 4975, № 4980, № 4981, № 4985).

Вариант $2n = 41a$, NF = 60 (рис. 2А) характеризуется гетерозиготным состоянием хромосом № 3 и № 4 и № Т 3/4, а также гомозиготным состоянием хромосом № Rb 11.20, Rb 11.20. Такой вариант имели семь полевок (самка № 4987 и самцы № 4960, № 4972, № 4974, № 4990, № 4993, № 4999).

Выявленные варианты кариотипа *A. maximowiczii* ($2n = 40a$, NF = 58 и $2n = 41a$, NF = 60) правого берега р. Амур идентичны вариантам, описанным для левобережной популяции из окрестностей пос. Эльбан, и соответствуют хромосом-

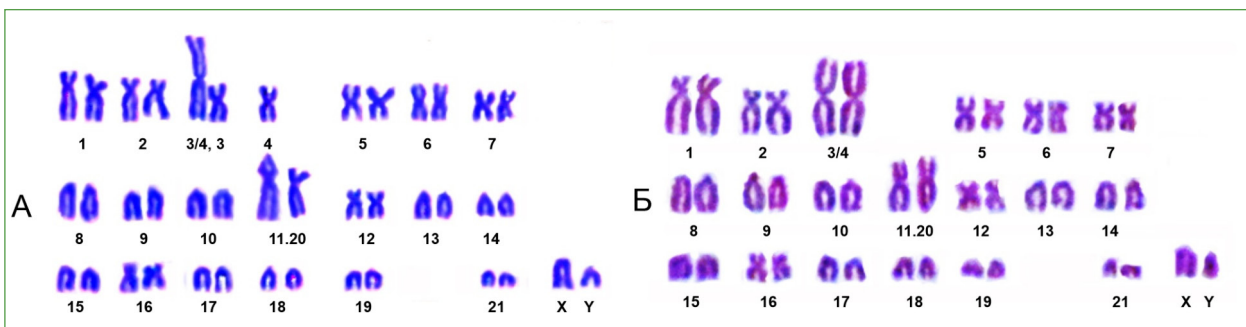


Рис. 2. Два варианта кариотипа полевки Максимовича из окрестностей пос. Троицкое Хабаровского края (Нижнее Приамурье): А — самец № 4993, $2n = 41a$, NF = 60. Гетерозиготное состояние по тандемному слиянию (№ Т 3/4 и хромосом № 3, № 4) и гомозиготное — по робертсоновскому слиянию (№ Rb 11.20, № Rb 11.20); Б — самка № 4973, $2n = 40a$, NF = 58. Гомозиготное состояние по обоим слияниям (№ Т 3/4, № Т 3/4 и № Rb 11.20, № Rb 11.20)

Fig. 2. Two karyotype variants of Maximowicz’s vole from the vicinity of Troitskoye settlement, Khabarovsk Krai (Lower Amur region): А — male No. 4993, $2n = 41a$, NF = 60. Heterozygous for tandem fusion (Т 3/4) involving chromosomes 3 and 4, and homozygous for Robertsonian fusion (Rb 11.20, Rb 11.20); В — female No. 4973, $2n = 40a$, NF = 58. Homozygous for both fusions (Т 3/4, Т 3/4 and Rb 11.20, Rb 11.20)

ной форме «С» из Среднеамурской низменности (Картавцева, Степанова 2024).

Частота гетерозигот по тандемному слиянию хромосом № Т 3/4 (46.7 %) полевков правого берега Амура близка к значениям, полученным для популяции левого берега (44.4 %). Гетерозиготы по Робертсоновскому слиянию хромосом № Rb 11.20 в этих популяциях отсутствовали, что свидетельствует о прошедшем отборе в пользу гомозигот. Полученные кариотипические данные популяций обоих берегов Амура указывают на нормальное распределение частоты гетерозигот, случайное скрещивание, отсутствие интенсивного отбора, мутаций и миграций.

До недавнего времени считалось, что в северо-восточной части Среднеамурской низменности обитает исключительно дальневосточная полевка *A. fortis* (Чечелева 1966; Лапин 2015). Однако наши исследования, основанные на хромосомном анализе, впервые доказывают обитание здесь полевки Максимовича *A. maximowiczii*. Этот факт согласуется с данными о расширении восточной границы ареала вида на 200 км (Картавцева, Степанова 2024) и подтверждает предположения (Kryštufek, Shenbrot 2022) о возможном обитании *A. maximowiczii* на этой территории.

Близкие значения частоты гетерозигот по тандемному слиянию хромосом № Т 3/4 отмечены для двух хромосомных форм полевков Забайкалья (46.0 % и 42.8 %) (Ковальская и др. 1980), тогда как для форм «D» (Забайкалье, Монголия) и «С» (Среднеамурская низменность) эта частота низкая (11.0 %), что указывает на инбридинг, стабилизирующий структурную перестройку (тандемное слияние) хромосом. Частоту гетерозигот по Робертсоновской перестройке (№ Rb 11.20) в Забайкалье не исследовали.

Отсутствие *A. fortis* в наших отловах не исключает присутствия этого вида в долине р. Анюй. Возможно, как показано для Еврейской АО, два вида могут обитать на одной территории мозаично, будучи приуроченными к разным станциям, или их со-

отношение может меняться по годам (Картавцева, Степанова 2024). Возможность синтопического обитания *A. maximowiczii* и *A. fortis* ранее была показана для некоторых территорий (пригорода Хабаровска и ряда точек в Еврейской АО) (Яшина и др. 2008; Фрисман и др. 2011; Шереметьева и др. 2014), что не исключает находок *A. fortis* в других биотопах долины р. Анюй. Расхождение с результатами, приведенными Лапиным (Лапин 2015), вероятно, связано с разными методами диагностики. Это подтверждает, что использование только морфологических признаков не всегда позволяет надежно различить виды рода *Alexandromys* (Лисовский и др. 2018; Степанова, Картавцева 2025).

Анализ морфометрической изменчивости взрослых особей из двух локалитетов — правобережной (окрестности пос. Троицкое) и левобережной части (окрестности пос. Эльбан) северо-востока Среднеамурской низменности — показал сходные размерные характеристики для большинства видов (табл. 2).

A. maximowiczii. Промеры тела полевков с правого берега практически идентичны таковым с левого берега. Отношение длины хвоста к длине тела у взрослых особей составило 41.0 %, что несколько выше средних значений, приводимых для вида в целом. По данным Мейер с соавторами (Мейер и др. 1996), для полевки Максимовича характерны следующие промеры: длина тела в среднем 127.8 мм (114–152 мм), длина хвоста в среднем 43.9 мм (28–57 мм), что составляет около 34 % длины туловища. Таким образом, наши дальневосточные выборки демонстрируют более высокий индекс C/L, что может быть связано с более влажными условиями обитания в пойме Амура по сравнению с выборками из Забайкалья. В работе Гептнера (Гептнер, Швецов 1960) в сводной таблице для вида указаны следующие промеры: длина тела 110–150 мм, длина хвоста 31–60 мм, длина ступни 11.7–29 мм, индекс C/L 24–50 %, что, несмотря на большой разброс (вероятно, из-за использования данных раз-

Таблица 2

Средние значения ($M \pm m$, lim) в мм метрических признаков тела взрослых особей мелких млекопитающих правобережной (пос. Троицкое) и левобережной (пос. Эльбан) частей северо-востока Среднеамурской низменности

Table 2

Mean values ($M \pm m$, lim in mm) of body measurements of adult small mammals from the right-bank (Troitskoye settlement) and left-bank (Elban settlement) parts of the northeastern Middle Amur Lowland

Вид / species	Берег / bank	N	L	C	Pl	Au	C/L, %
<i>Alexandromys maximowiczii</i>	правый	15	132.5 ± 11.9 (107–151)	54.3 ± 4.8 (46–62)	20.4 ± 1.1 (19–22)	13.3 ± 0.9 (12–15)	41.0
	левый	10	133.2 ± 11.7 (116–148)	54.2 ± 5.7 (46–63)	20.8 ± 1.0 (20–22)	13.7 ± 1.1 (12–15)	40.7
	общее	25	132.8 ± 11.7	54.3 ± 5.1	20.6 ± 1.1	13.5 ± 1.0	40.9
<i>Apodemus agrarius</i>	правый	20	99.8 ± 10.9 (87–124)	80.4 ± 5.4 (72–92)	20.1 ± 1.8 (17–22)	12.7 ± 0.9 (11–14)	80.9
	левый	12	94.8 ± 7.5 (85–112)	79.8 ± 5.8 (70–90)	18.3 ± 1.2 (17–21)	12.1 ± 0.7 (11–13)	84.3
	общее	32	97.9 ± 10.1	80.2 ± 5.6	19.4 ± 1.8	12.5 ± 0.9	82.2
<i>Apodemus peninsulae</i>	правый	11	106.2 ± 7.8 (95–116)	93.1 ± 6.5 (86–104)	24.3 ± 1.1 (23–26)	15.8 ± 0.8 (15–17)	87.8
	левый	5	103.8 ± 5.9 (100–115)	88.0 ± 8.5 (79–101)	23.8 ± 0.4 (23–24)	15.8 ± 0.4 (15–16)	84.8
	общее	16	105.5 ± 7.3	91.5 ± 7.4	24.1 ± 1.0	15.8 ± 0.7	86.8
<i>Craseomys rufocanus</i>	правый	4	104.0 ± 9.2 (96–116)	39.3 ± 4.6 (34–45)	17.8 ± 1.5 (16–19)	13.3 ± 0.5 (13–14)	37.8
	левый	1	100	50	18	17	50.0
	общее	5	103.2 ± 8.4	41.4 ± 6.3	17.8 ± 1.3	14.0 ± 1.6	40.2
<i>Myodes rutilus</i>	правый	1	105	40	18	12	38.1
	левый	1	100	34	19	16	34.0
<i>Crocidura lasiura</i> *	правый	4	85.3 ± 6.2 (67–96)	42.5 ± 3.9 (35–53)	15.5 ± 0.3 (15–16)	7.0 ± 0.5 (6–8)	49.8
	левый	0	—	—	—	—	—
<i>Sorex caecutiens</i> *	правый	2	54.0 ± 4.0 (50–58)	38.5 ± 1.5 (37–40)	10.0 ± 0 (10)	4.0 ± 1.0 (3–5)	71.3
	левый	0	—	—	—	—	—
<i>Sorex roboratus</i> *	правый	0	—	—	—	—	—
	левый	1	66	48	16	4	72.7

Примечание: В таблице представлены данные только по взрослым особям (ad). Общее число отловленных животных (включая молодых и полувзрослых) приведено в разделе «Материал и методы»: lim — размах изменчивости (в скобках), $M \pm m$ — среднее значение и ошибка среднего, N — число особей в выборке. Расшифровку параметров тела см. в разделе «Материал и методы». *Для насекомоядных возраст не определяли, приведены средние по всем отловленным особям.
Note: The table shows: lim — range of variation (in parentheses); $M \pm m$ — mean value and standard error, N — sample size. For explanation of body measurement abbreviations, see the Material and Methods section. *For insectivores, age was not determined; averages are for all captured individuals.

новозрастных животных), соответствует максимальным значениям, полученным в нашем исследовании. Полученные данные демонстрируют морфологическую одно-

родность выборок в пределах исследованного локального участка, что не противоречит наличию более широкой географической изменчивости вида в целом.

A. agrarius. Особи с правого берега характеризуются несколько более крупными средними размерами тела (99.8 ± 10.9 мм против 94.8 ± 7.5 мм), однако статистически значимых различий по длине тела и длине хвоста не обнаружено ($p > 0.05$). Индекс отношения длины хвоста к длине тела у левобережных особей выше (84.3 % против 80.9 %), чем у правобережных. Значения p (0.057–0.061) находятся близко к порогу статистической значимости, что может указывать на возможную тенденцию различий между популяциями по этому показателю. Полученные данные согласуются с высокой экологической пластичностью вида, отмеченной в европейских популяциях (Balčiauskas et al. 2025). Для подтверждения этой тенденции требуется анализ большего количества материала.

A. peninsulae. Промеры тела особей, отловленных на обоих берегах Амура, сходны. Значение индекса C/L на правом берегу (87.8 %) несколько выше, чем на левом (84.8 %). Такие значения индекса согласуются с видовой характеристикой *A. peninsulae* как формы с длинным хвостом, адаптированной к древесно-кустарниковому образу жизни (Костенко 2000). Наши данные по промерам тела попадают в зону максимальных размеров, отмеченную для вида в Северо-Восточном Китае (Капеко 2015). Статистически значимых различий между выборками с правого и левого берегов не установлено ($p > 0.05$), однако малочисленность левобережной выборки ($n = 5$) не позволяет выявить возможную географическую изменчивость вида в пределах исследованного района.

C. rufocanus. На правом берегу Амура эта полевка представлена несколькими взрослыми особями со средними размерами, типичными для вида. Единственная взрослая особь с левого берега имеет сходную длину тела, но отличается по пропорциям. Невысокая численность этого вида в наших сборах закономерна и объясняется биотопической приуроченностью учетов к открытому лугу. Красно-серая полевка предпочитает лесные биотопы, в частности

дубняки (Симонов и др. 2010; Sheremetyeva et al. 2026), и относится к обычным видам лесных местообитаний Большехецирско-го заповедника (Долгих и др. 1993).

M. rutilus. На правом берегу отловлена единичная взрослая особь, которая имеет типичные для вида пропорции; на левом берегу взрослые особи этого вида не отловлены. Красная полевка является типичным представителем таежных видов и на юге Дальнего Востока достигает наибольшей численности в елово-пихтовых, кедрово-широколиственных и чернопихтарниковых лесах Сихотэ-Алиня (Костенко 2000). Оптимальными считаются биотопы с древесно-кустарниковой растительностью, чередующиеся с травяными сообществами (Симонов и др. 2010).

S. roboratus. Согласно литературным данным, плоскочерепная бурозубка тяготеет к лесным и пойменным биотопам. В Нижнем Приамурье отмечены единичные находки вида в елово-кедровом лесу водораздела и смешанном прирусловом лесу (Штильмарк, Долгов 1974), а также с высокой численностью в дубово-березовом перелеске, среди лугов (Нестеренко 1999). В Приамурье она встречается преимущественно в таежных лесах, пойменных зарослях и на заболоченных участках (Юдин и др. 1976; Охотина 1984; Нестеренко 1999). В Норском заповеднике (Среднее Приамурье) этот вид отмечен как фоновый, встречающийся во всех типах местообитаний (Скидан и др. 2023). Таким образом, обнаружение *S. roboratus* только на левом берегу (в лесном биотопе) соответствует экологическим предпочтениям вида, а ее отсутствие в сборах на правом берегу, вероятно, связано с преобладанием отловов на открытом лугу.

S. caecutiens. Вид обычен в Приамурье и ранее указывался для различных биотопов низменности (Волков и др. 1977), с наибольшей плотностью заселяет широколиственные леса и их производные (Нестеренко 1999). Низкая численность в наших сборах закономерна, так как учеты проводились преимущественно на открытых луговых участках.

C. lasiura. Этот вид отловлен только на правом берегу, что подтверждает его обитание в северо-восточной части Среднеамурской низменности (Охотина 1984; Нестеренко 1999). Вид ранее не регистрировали в северо-восточной части Среднеамурской низменности, хотя его возможное обитание здесь предполагалось (Нестеренко 1999). Находка четырех особей расширяет известную часть ареала на 150–200 км к северо-востоку и подтверждает приуроченность вида к влажным луговым биотопам. Обнаружение беременной самки свидетельствует об успешном размножении вида в районе исследований.

Влияние Амура на структуру популяций

Несмотря на значительные размеры, река Амур не выступает абсолютным барьером для расселения и генетического обмена у мелких млекопитающих.

Для восточноазиатской мыши *A. peninsulae* молекулярно-генетические исследования показывают высокое разнообразие и перекрывание филогенетических линий в пределах Дальнего Востока, включая бассейн Амура, что интерпретируется как результат сохранения или недавнего существования генного потока между популяциями (Цуканова, Шереметьева 2024). Кариологические данные по этому виду демонстрируют выраженную географическую изменчивость В-хромосом, в популяциях разделенных речными долинами, без признаков полной изоляции между правобережными и левобережными группами (Рослик, Картавцева 2023).

Аналогичная картина прослеживается у полевок *A. maximowiczii*. Молекулярные исследования выявляют филогенетическую линию «Амур», широко распространенную в Приамурье и не демонстрирующую строгой приуроченности к определенным участкам долины Амура (Шереметьева и др. 2015; 2024). Кариологические исследования говорят о наличии разных вариантов кариотипа для вида в целом (Картавцева, Степанова 2024), однако, как показано в данной работе, у особей с правого и левого берегов выявлены идентич-

ные варианты кариотипа, соответствующие хромосомной форме «С».

Таким образом, Амур не выступает в роли непреодолимой биогеографической границы. Тем не менее сравнение левобережных и правобережных выборок остается оправданным, так как река может снижать интенсивность расселения, способствуя накоплению локальных морфологических и генетических различий.

Выводы

В результате проведенных исследований, направленных на выявление видового состава мелких млекопитающих правобережья Амура, отловлено 88 особей и зарегистрировано 9 видов мелких млекопитающих: *A. maximowiczii*, *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *Cr. rufocanus*, *M. rutilus*, *C. lasiura*, *S. caecutiens*, *M. nivalis*, *R. norvegicus caraco*.

1. Впервые для правобережья северо-восточной части Среднеамурской низменности с помощью хромосомного анализа подтверждено обитание полевки Максимовича *A. maximowiczii*. Ее кариотипические варианты $2n = 40a$, $NF = 58$ и $2n = 41a$, $NF = 60$ идентичны таковым в левобережной популяции, что свидетельствует о генетическом (хромосомном) единстве вида по обе стороны Амура.

2. Впервые для региона зарегистрирована уссурийская белозубка *C. lasiura*, что расширяет северо-восточную границу ее ареала на 150–200 км.

3. Морфометрический анализ не выявил статистически значимых различий в размерах тела *A. maximowiczii* и *A. peninsulae* между выборками с разных берегов Амура, что также указывает на отсутствие эффекта изоляции. Для *A. agrarius* отмечена тенденция к более высокому индексу C/L на левом берегу, требующая проверки на большем материале.

4. Отсутствие в сборах дальневосточной полевки *A. fortis* при наличии *A. maximowiczii* ставит вопрос о необходимости ревизии распространения этих морфологически близких видов в Нижнем Приамурье и подтверждает приоритет ге-

нетических (хромосомных) методов для их надежной диагностики.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность администрации и сотрудникам ФГБУ «Заповедное Приамурье», а также коллективу национального парка «Аньюский» за содействие в проведении полевых исследований. Благодарим за оказанную организационную поддержку, включая предоставление транспорта и обеспечение необходимых условий для работы.

Acknowledgments

We express our sincere gratitude to the administration and staff of the 'Zapovednoye Priamurye' Federal State Budgetary Institu-

tion, as well as to the team of the Anyuysky National Park, for their assistance in conducting the field research. We are grateful for the organizational support provided, including the provision of transport and the arrangement of necessary working conditions.

Финансирование

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

Funding

This work was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (topic No. 124012200182-1).

Литература

- Волков, В. И., Долгих, А. М., Водовоз, С. С. (1977) Место землероек в биоценозах Приамурья. В кн.: М. Н. Бабушкин (ред.). *Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 17. Биогеография Приамурья*. Хабаровск: Хабаровский комплексный научно-исследовательский институт ДВНЦ АН СССР, с. 68–78.
- Гептнер, В. Г., Швецов, Ю. Г. (1960) О видовом тождестве восточной (*Microtus fortis* В.) и унградской (*M. taximowiczii* Sch.) полевых. *Известия Иркутского научно-исследовательского противочумного института*, т. 23, с. 117–132.
- Долгих, А. М., Черных, П. А., Ткаченко, К. Н. (1993) Млекопитающие. В кн.: В. Е. Соколов (ред.). *Позвоночные животные Большехехцирского заповедника. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие (аннотированные списки видов)*. М.: ЦНИИТЭИлегпром, с. 45–55. (Флора и фауна заповедников. Вып. 53).
- Картавцева, И. В., Степанова, А. И. (2024) Полевки рода *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) Среднеамурской низменности и описание четырех новых вариантов кариотипа *Alexandromys taximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae). *Зоологический журнал*, т. 103, № 12, с. 91–107.
- Ковальская, Ю. М., Хотолуху, Н., Орлов, В. Н. (1980) Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus taximowiczii* (Rodentia, Cricetidae). *Зоологический журнал*, т. 59, № 12, с. 1862–1869.
- Костенко, В. А. (2000) *Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России*. Владивосток: Дальнаука, 209 с.
- Лисовский, А. А., Кадетова, А. А., Оболенская, Е. В. (2018) Морфологическое определение видов восточноазиатских серых полевых *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий. *Зоологический журнал*, т. 97, № 1, с. 101–113. <https://doi.org/10.7868/S0044513418010099>
- Мейер, М. Н., Голенищев, Ф. Н., Раджабли, С. И., Саблина, О. Л. (1996) *Серые полевки фауны России и сопредельных территорий*. СПб.: Зоологический институт РАН, 320 с. (Труды Зоологического института РАН. Т. 232).
- Охотина, М. В. (1984) Отряд Insectivora — насекомоядные. В кн.: В. Г. Кривошеев (ред.). *Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР*. М.: Наука, с. 31–72.
- Рослик, Г. В., Картавцева, И. В. (2023) Изменчивость морфотипов добавочных хромосом и появление микро-В-хромосом в кариотипе *Apodemus peninsulae* (Rodentia) на Дальнем Востоке России. *Генетика*, т. 59, № 7, с. 789–803. <https://doi.org/10.31857/S0016675823070093>
- Симонов, С. Б., Симонов, П. С., Симонова, Т. Л., Борисова, Д. С. (2010) Пространственное распределение лесных полевых рода *Myodes* на Приханкайской равнине Приморского края. *Сибирский экологический журнал*, т. 17, № 1, с. 157–162.
- Скидан, Д. А., Нестеренко, В. А., Черемкин, И. М. (2023) Структура и динамика таксоценов землероек в различных местообитаниях Норского заповедника. *Амурский зоологический журнал*, т. 15, № 2, с. 385–400. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-385-400>

- Степанова, А. И., Картавцева, И. В. (2025) Изменчивость жевательной поверхности первого нижнего и третьего верхнего моляров полевки Максимовича (*Rodentia*, *Arvicolinae*: *Alexandromys taximowiczii*) из северо-восточной части Среднеамурской низменности. *Амурский зоологический журнал*, т. 17, № 2, с. 296–314. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-296-314>
- Тагирова, В. Т. (1998) *Наземные позвоночные Среднего и Нижнего Приамурья: фауна, зоогеография, проблемы охраны и рационального использования. Автореферат диссертации на соискание степени доктора биологических наук.* М., Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 48 с.
- Тагирова, В. Т., Лапин, А. С., Рябкова, А. В. (2012) Сезонная динамика численности и биотопическое распределение мелких грызунов луго-полевого комплекса окрестностей города Хабаровска. *Ученые записки Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета им. Н. Г. Чернышевского. Серия «Естественные науки»*, № 1 (42), с. 59–62.
- Фрисман, Л. В., Картавцева, И. В., Капитонова, Л. В. и др. (2011) Генетическое исследование серых полевок рода *Microtus* территории Еврейской автономной области. *Региональные проблемы*, т. 14, № 2, с. 70–77.
- Цуканова, В. Д., Шереметьева, И. Н. (2024) Выявление новых филогенетических линий у восточноазиатской мыши на юге Сихотэ-Алиня на основе анализа изменчивости гена цитохрома *b*. *Генетика*, т. 60, № 9, с. 110–114. <https://doi.org/10.31857/S0016675824090128>
- Чечелева, В. Т. (1966) Мелкие млекопитающие лесов Приамурья. В кн.: И. П. Пшеничный (ред.). *Вопросы зоологии. Физиология человека и животных.* Хабаровск: Изд-во Хабаровского государственного педагогического института, с. 101–118.
- Шереметьева, И. Н., Картавцева, И. В., Фрисман, Л. В. и др. (2014) Симбиотопическое обитание некоторых видов восточноазиатских полевок (*Rodentia*: *Cricetidae*). В кн.: А. П. Савельев, И. В. Серёдкин (ред.). *Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных: материалы Международной научно-практической конференции.* Владивосток: Рея, с. 368–369.
- Шереметьева, И. Н., Картавцева, И. В., Фрисман, Л. В. и др. (2015) Полиморфизм и генетическая структура полевки Максимовича *Microtus taximowiczii* (Schrenck, 1858) (*Rodentia*, *Cricetidae*) Среднего Приамурья по данным секвенирования контрольного региона мтДНК. *Генетика*, т. 51, № 10, с. 1154–1162. <https://doi.org/10.7868/S0016675815100161>
- Шереметьева, И. Н., Картавцева, И. В., Павленко, М. В. и др. (2024) Филогеографическая структура *Alexandromys taximowiczii* Schrenk, 1859 (*Rodentia*, *Cricetidae*): сопоставление данных изменчивости контрольного региона мтДНК и полиморфизма хромосом. *Генетика*, т. 60, № 4, с. 58–68. <https://doi.org/10.31857/S0016675824040056>
- Штильмарк, Ф. Р., Долгов, В. А. (1974) Землеройки (*Mammalia*, *Soricidae*) Нижнего Приамурья. В кн.: М. В. Охотина (ред.). *Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 58–64.
- Юдин, Б. С., Кривошеев, В. Г., Беляев, В. Г. (1976) *Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока.* Новосибирск: Наука, 270 с.
- Яшина, Л. Н., Иванов, А. И., Слонова, Р. А. и др. (2008) Хантавирусы, циркулирующие в полевках *Microtus fortis* и *Microtus taximowiczii*. *Тихоокеанский медицинский журнал*, № 2, с. 47–49.
- Balčiauskas, L., Csanády, A., Stanko, M. et al. (2025) Morphological variation in the striped field mouse across three countries. *Animals*, vol. 15, no. 3, article 452. <https://doi.org/10.3390/ani15030452>
- Ford, C. E., Hamerton, J. L. (1956) A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain Technology*, vol. 31, no. 6, pp. 247–251. <https://doi.org/10.3109/10520295609113814>
- Kaneko, Y. (2015) Latitudinal geographical variation of external and cranial measurements in *Apodemus peninsulae*, *A. draco*, and *A. latronum*. *Mammal Study*, vol. 40, no. 3, pp. 143–165. <https://doi.org/10.3106/041.040.0303>
- Kryštufek, B., Shenbrot, G. (2022) *Voles and lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic region.* Maribor: University of Maribor Press, 450 p. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022>
- Mann, H. B., Whitney, D. R. (1947) On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *The Annals of Mathematical Statistics*, vol. 18, no. 1, pp. 50–60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>
- Sheremetyeva, I. N., Shpeko, V. S., Kartavtseva, I. V. et al. (2026) The forest-steppe grouping of the red-backed vole (*Myodes rutilus*) variability in Primorsky Krai according to mtDNA data. *Russian Journal of Genetics*, vol. 62, no. 1, pp. 70–77. <https://doi.org/10.1134/S1022795425701364>
- Student (1908) The probable error of a mean. *Biometrika*, vol. 6, no. 1, pp. 1–25. <https://doi.org/10.1093/biomet/6.1.1>

References

- Balčiauskas, L., Csanády, A., Stanko, M. et al. (2025) Morphological variation in the striped field mouse across three countries. *Animals*, vol. 15, no. 3, article 452. <https://doi.org/10.3390/ani15030452> (In English)
- Checheleva, V. T. (1966) Small mammals of the forests of the Amur River region. In: I. P. Pshenichny (ed.). *Problems of zoology. Human and animal physiology*. Khabarovsk: Khabarovsk State Pedagogical Institute Publ., pp. 101–118. (In Russian)
- Dolgikh, A. M., Chernykh, P. A., Tkachenko, K. N. (1993) Mammals. In: V. E. Sokolov (ed.). *Vertebrates of the Bolshekhokhtsirsky Nature Reserve. Fish, amphibians, reptiles, birds, mammals (annotated lists of species)*. Moscow: TsNIITEllegprom Publ., pp. 45–55. (Flora and fauna of reserves. Iss. 53). (In Russian)
- Ford, C. E., Hamerton, J. L. (1956) A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain Technology*, vol. 31, no. 6, pp. 247–251. <https://doi.org/10.3109/10520295609113814> (In English)
- Frisman, L. V., Kartavtseva, I. V., Kapitonova, L. V. et al. (2011) Genetic investigation of the *Microtus* genera grey voles in the territory of the Jewish autonomous region. *Regional Problems*, vol. 14, no. 2, pp. 70–77. (In Russian)
- Heptner, V. G., Shvetsov, Yu. G. (1960) On the species identity of the reed vole (*Microtus fortis* B.) and Maximowicz's vole (*M. maximowiczii* Sch.). *Izvestiya Irkutskogo nauchno-issledovatel'skogo protivochumnogo instituta*, vol. 23, pp. 117–132. (In Russian)
- Kaneko, Y. (2015) Latitudinal geographical variation of external and cranial measurements in *Apodemus peninsulae*, *A. draco*, and *A. latronum*. *Mammal Study*, vol. 40, no. 3, pp. 143–165. <https://doi.org/10.3106/041.040.0303> (In English)
- Kartavtseva, I. V., Stepanova, A. I. (2024) The vole genus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) of the Middle Amur Lowland and the description of four new karyotype variants of *Alexandromys Maximowiczii* (Rodentia, Arvicolinae). *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 103, no. 12, pp. 91–107. (In Russian)
- Kostenko, V. A. (2000) *Rodents (Rodentia) of the Russian Far East*. Vladivostok: Dalnauka Publ., 209 p. (In Russian)
- Koval'skaya, Yu. M., Khotolkhu, N., Orlov, V. N. (1980) Geographic distribution of chromosomal mutations and species structure of *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 59, no. 12, pp. 1862–1869. (In Russian)
- Kryštufek, B., Shenbrot, G. (2022) *Voles and lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic region*. Maribor: University of Maribor Press, 450 p. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022> (In English)
- Lissovsky, A. A., Kadetova, A. A., Obolenskaya, E. V. (2018) Morphological identification of East Asian grey voles *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) of Russia and adjacent territories. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 97, no. 1, pp. 101–113. <https://doi.org/10.7868/S0044513418010099> (In Russian)
- Mann, H. B., Whitney, D. R. (1947) On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *The Annals of Mathematical Statistics*, vol. 18, no. 1, pp. 50–60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491> (In English)
- Meyer, M. N., Golenishchev, F. N., Radjably, S. I., Sablina, O. L. (1996) *The gray voles (subgenus Microtus) of Russia and adjacent territories*. Saint Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 320 p. (Proceedings of the Zoological Institute RAS. Vol. 232). (In Russian)
- Okhotina, M. V. (1984) Order Insectivora — insectivores. In: V. G. Krivosheev (ed.). *Terrestrial mammals of the Far East of the USSR*. Moscow: Nauka Publ., pp. 31–72. (In Russian)
- Roslik, G. V., Kartavtseva, I. V. (2023) Variability of supernumerary chromosome morphotypes and the emergence of micro-B-chromosomes in the karyotype of *Apodemus peninsulae* (Rodentia) in the Russian Far East. *Genetika*, vol. 59, no. 7, pp. 789–803. <https://doi.org/10.31857/S0016675823070093> (In Russian)
- Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V., Frisman, L. V. et al. (2014) Symbiotopic habitation of some species of East Asian voles (Rodentia: Cricetidae). In: A. P. Saveljev, I. V. Seryodkin (eds.). *Distribution, migration and other movements of wildlife: Proceedings of the International conference*. Vladivostok: Reya Publ., pp. 368–369. (In Russian)
- Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V., Frisman, L. V. et al. (2015) Polymorphism and genetic structure of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1858) (Rodentia, Cricetidae) from the Middle Amur River region as inferred from sequencing of the mtDNA control region. *Genetika*, vol. 51, no. 10, pp. 1154–1162. <https://doi.org/10.7868/S0016675815100161> (In Russian)
- Sheremetyeva, I. N., Kartavtseva, I. V., Pavlenko, M. V. et al. (2024) Phylogeographic structure in the *Alexandromys maximowiczii* Schrenk, 1859 (Rodentia, Cricetidae): Comparison of data on mtDNA control region variability and chromosome polymorphism. *Genetika*, vol. 60, no. 4, pp. 58–68. <https://doi.org/10.31857/S0016675824040056> (In Russian)

- Sheremetyeva, I. N., Shpeko, V. S., Kartavtseva, I. V. et al. (2026) The forest-steppe grouping of the red-backed vole (*Myodes rutilus*) variability in Primorsky Krai according to mtDNA data. *Russian Journal of Genetics*, vol. 62, no. 1, pp. 70–77. <https://doi.org/10.1134/S1022795425701364> (In English)
- Shtilmark, F. R., Dolgov, V. A. (1974) Shrews (Mammalia, Soricidae) of the Lower Amur region. In: M. V. Okhotina (ed.). *Fauna and ecology of terrestrial vertebrates in the South of the Far East of the USSR*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 58–64. (In Russian)
- Simonov, S. B., Simonov, P. S., Simonova, T. L., Borisova, D. S. (2010) Spatial distribution of forest voles of *Myodes* genus over the Prikhankayskaya Plain of the Primorsky Territory. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, vol. 17, no. 1, pp. 157–162. (In Russian)
- Skidan, D. A., Nesterenko, V. A., Cheremkin, I. M. (2023) Structure and dynamics of the taxocenes of shrews in different habitats of the Norsky nature reserve. *Amurian Zoological Journal*, vol. 15, no. 2, pp. 385–400. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-385-400> (In Russian)
- Stepanova, A. I., Kartavtseva, I. V. (2025) Variability of the chewing surface of the first lower and third upper molars and the expression of the interorbital ridge in Maximowicz's vole (Rodentia, Arvicolinae: *Alexandromys maximowiczii*) from the north-eastern part of the Middle Amur Lowland. *Amurian Zoological Journal*, vol. 17, no. 2, pp. 296–314. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-296-314> (In Russian)
- Student (1908) The probable error of a mean. *Biometrika*, vol. 6, no. 1, pp. 1–25. <https://doi.org/10.1093/biomet/6.1.1> (In English)
- Tagirova, V. T. (1998) *Terrestrial vertebrates of the Middle and Lower Amur River region: Fauna, zoogeography, problems of conservation and sustainable use. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, 48 p. (In Russian)
- Tagirova, V. T., Lapin, A. S., Ryabkova, A. V. (2012) Seasonal population dynamics and biotopical distribution of small meadow-field rodents in Khabarovsk Environs. *Uchenye zapiski of Zabaikalsky State Humanitarizan Pedagogical University named after N. G. Chernyshevsky. Series Natural Sciences*, no. 1 (42), pp. 59–62. (In Russian)
- Tsukanova, V. D., Sheremetyeva, I. N. (2024) Detection of new phylogenetic lineages in the Korean field mouse in the South of Sikhote-Alin based on analysis of the cytochrome *b* gene variability. *Genetika*, vol. 60, no. 9, pp. 110–114. <https://doi.org/10.31857/S0016675824090128> (In Russian)
- Volkov, V. I., Dolgikh, A. M., Vodovoz, S. S. (1977) The place of shrews in the biocenoses of the Amur River region. In: M. N. Babushkin (ed.). *Problems of geography of the Far East. Vol. 17. Biogeography of the Amur River region*. Khabarovsk: Khabarovsk Comprehensive Research Institute of the Far East Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 68–78. (In Russian)
- Yashina, L. N., Ivanov, L. I., Slonova, R. A. et al. (2008) Hanta viruses, circulating in mice *Microtus fortis* and *Microtus maximowiczii*. *Pacific Medical Journal*, no. 2, pp. 47–49. (In Russian)
- Yudin, B. S., Krivosheev, V. G., Belyaev, V. G. (1976) *The small mammals of the north of the Far East*. Novosibirsk: Nauka Publ., 270 p. (In Russian)

Для цитирования: Степанова, А. И., Картавцева, И. В. (2026) Видовой состав и морфометрическая изменчивость мелких млекопитающих северо-восточной части Среднеамурской низменности. *Амурский зоологический журнал*, т. XVIII, № 2, с. 546–561. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-2-546-561>

Получена 13 марта 2026; прошла рецензирование 26 марта 2026; принята 7 апреля 2026.

For citation: Stepanova, A. I., Kartavtseva, I. V. (2026) Species composition and morphometric variability of small mammals in the northeastern part of the Middle Amur Lowland. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVIII, no. 2, pp. 546–561. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-2-546-561>

Received 13 March 2026; reviewed 26 March 2026; accepted 7 April 2026.