



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-763-781><https://zoobank.org/References/51B75F2F-7C9C-49BC-9D66-40EC43721C77>

УДК 567.6:551.79:551.89

Чешуйчатые пресмыкающиеся позднего голоцена из отложений пещеры Медвежий Клык на хребте Лозовый (Южный Сихотэ-Алинь, Приморский край)

В. Ю. Ратников¹, И. В. Маслова^{2✉}, В. Е. Омелько², М. П. Тиунов²¹ Воронежский государственный университет, Университетская пл., д. 1, 394018, г. Воронеж, Россия² Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

Сведения об авторах

Ратников Вячеслав Юрьевич

E-mail: vratnik@yandex.ru

SPIN-код: 2311-5586

Scopus Author ID: 7005357752

ResearcherID: HPF-5075-2023

ORCID: 0000-0002-7723-5356

Маслова Ирина Владимировна

E-mail: irinarana@yandex.ru

SPIN-код: 4979-0816

Scopus Author ID: 57191364274

ResearcherID: KBD-2261-2024

ORCID: 0000-0002-6240-3812

Омелько Валерия Евгеньевна

E-mail: valeriya.omelko@biosoil.ru

SPIN-код: 2134-5801

Scopus Author ID: 57189374839

ORCID: 0000-0002-1285-384X

Тиунов Михаил Петрович

E-mail: tiunov@biosoil.ru

SPIN-код: 1205-8249

Scopus Author ID: 36961720700

ResearcherID: HND-3340-2022

ORCID: 0000-0002-4276-4266

Аннотация. Приведены новые данные о находках пресмыкающихся из верхних литологических слоев отложений в пещере Медвежий Клык, формировавшихся в течение последних 4 тыс. лет. Материал представлен изолированными костями в количестве 12 422 экземпляров. Выявлено девять видов пресмыкающихся: *Takydromus amurensis*, *T. wolteri*, *Elaphe dione*, *E. schrenckii*, *Lycodon* sp., *Hebius vibakari*, *Rhabdophis lateralis*, *Gloydus intermedius* и *G. ussuriensis*. Доминантом является *E. dione*, обнаруженный во всех горизонтах и составляющий больше половины остатков в каждом горизонте. Содоминанты — *H. vibakari* и *E. schrenckii*. Во всех отложениях также присутствует *G. intermedius*. Реконструкция палеобстановки основана на анализе количественного соотношения остатков пресмыкающихся разных экологических групп. Выявлено наличие лесной растительности на северо-западных склонах хребта Лозовый в течение времени накопления всех девяти горизонтов. На юго-восточных склонах распространены редколесья, площадь которых изменялась во времени.

Права: © Авторы (2024). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Ключевые слова: чешуйчатые пресмыкающиеся, поздний голоцен, динамика, палеогеографические реконструкции, Южный Сихотэ-Алинь

Late Holocene squamated reptiles from the Medvezhiy Klyk Cave on the Lozovy Ridge (Southern Sikhote-Alin, Primorsky Krai)

V. Yu. Ratnikov¹, I. V. Maslova^{2✉}, V. E. Omelko², M. P. Tiunov²

¹ Voronezh State University, 1 University Sq., 394018, Voronezh, Russia

² Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, 159 Stoletiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

Authors

Viatcheslav Yu. Ratnikov

E-mail: vratnik@yandex.ru

SPIN: 2311-5586

Scopus Author ID: 7005357752

ResearcherID: HPP-5075-2023

ORCID: 0000-0002-7723-5356

Irina V. Maslova

E-mail: irinarana@yandex.ru

SPIN: 4979-0816

Scopus Author ID: 57191364274

ResearcherID: KBD-2261-2024

ORCID: 0000-0002-6240-3812

Valeriya E. Omelko

E-mail: valeriya.omelko@biosoil.ru

SPIN: 2134-5801

Scopus Author ID: 57189374839

ORCID: 0000-0002-1285-384X

Mikhail P. Tiunov

E-mail: tiunov@biosoil.ru

SPIN: 1205-8249

Scopus Author ID: 36961720700

ResearcherID: HHD-3340-2022

ORCID: 0000-0002-4276-4266

Copyright: © The Authors (2024).

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

Abstract. The article provides new data on the findings of reptiles from the four upper lithological layers of sediments (nine conditional horizons) in Medvezhiy Klyk Cave formed over the last 4,000 years. The material is represented by isolated bones totaling 12,422 specimens. Each bone was determined separately. Nine species of squamated reptiles were found: *Takydromus amurensis*, *T. wolteri*, *Elaphe dione*, *E. schrenckii*, *Lycodon* sp., *Hebius vibakari*, *Rhabdophis lateralis*, *Gloydus intermedius*, and *G. ussuriensis*. The dominant species is *E. dione*, present in all the horizons and accounting for more than half of the remains in each horizon. The codominants are *H. vibakari* and *E. schrenckii*. *G. intermedius* is also present in all the horizons. To reconstruct the paleoenvironment, quantitative relationships between the remains of representatives of various ecological groups of species were identified. From bottom to top along the section, changes were revealed in the ratio of the number of species remains of forest biotopes, that prefer wet biotopes, and attention was also paid to the appearance and disappearance of species that do not currently live in the vicinity of the cave. The species composition of reptiles indicates the existence of forest vegetation in the vicinity of the cave on the northwestern slopes of the ridge during the accumulation of all nine horizons. At the same time, sparse forests are found on southeastern slopes of the ridge, whose distribution has changed over time.

Keywords: squamated reptiles, Late Holocene, dynamics, paleogeographic reconstructions, Southern Sikhote-Alin

Введение

Пещера Медвежий Клык расположена на гребне хребта Лозовый в южной части Сихотэ-Алиня и в течение позднего плейстоцена и голоцена служила естественной ловушкой для животных. Здесь встречены остатки млекопитающих, птиц, рыб и моллюсков (Прозорова и др. 2006; Панасенко, Тиунов 2010; Tiunov, Panasenko 2010; Панасенко, Холин 2011; 2013; Tiunov 2016; Tiunov et al. 2016; Омелько, Холин 2017; Omelko et al. 2020). Недавно изучены остатки земноводных из девяти верхних условных горизонтов (четырёх литологических слоев, до глубины 53 см) разреза (Ратников и др. 2023).

Данное исследование посвящено чешуйчатым пресмыкающимся, происходящим из этих же отложений, накапливавшихся

около 4 тыс. лет. Количество их остатков почти в три раза превышает численность костей найденных здесь земноводных.

Материал и методы анализа

При раскопках пещеры площадь раскопа была разбита на два квадрата — А1 и А2, материал выбирался условными горизонтами по 5–10 см. Общая глубина раскопа составила 5,4 м, для данной работы использован материал из верхних 53 см отложений. На глубине 13–18 см методом ускорительной масс-спектрометрии (Omelko et al. 2020) получена радиоуглеродная датировка 2140 ± 35 лет назад (cal. BP), на глубине 63–68 см получена дата 5070 ± 40 лет назад (cal. BP). Таким образом, изучаемая коллекция герпетофауны охватывает субатлантическую фазу голоцена и, возможно, конец суббореальной.

Все остатки чешуйчатых пресмыкающихся представлены изолированными костями скелета в количестве 12 422 экземпляров. Каждая кость определялась отдельно. При этом использовались сравнительные остеологические коллекции современных видов и публикации по остеологии пресмыкающихся (Szyndlar 1984; 1991a; 1991b; Ratnikov 2004; 2022; Chen 2020; Chen et al. 2021).

Для реконструкции палеобстановки оценивались количественные соотношения костей представителей различных экологических групп (Малеева 1983; Ратников 1996; Ratnikov 2016). Снизу вверх по разрезу выявлялись изменения в соотношении количества остатков видов открытых и закрытых (лесных) биотопов, предпочитающих влажные биотопы, а также обращалось внимание на появление и исчезновение видов, не обитающих ныне в окрестностях пещеры. Биотопические предпочтения видов, обитающих ныне в Приморье, а также их географическое распределение по краю, показаны в таблице 1.

Не все кости в скелете пресмыкающихся позволяют видовую идентификацию (Ратников 2002). Повреждения костей также понижают возможности их идентификации. Поэтому при определении материала приходится использовать открытую номенклатуру (табл. 2).

После систематического определения материалов мы объединили данные в пробах, происходящих из одного горизонта (табл. 3).

При подсчете количественных соотношений видов учтены все кости, определенные ниже отрядного уровня, проведена их предварительная калибровка. Для этого пришлось допустить, что кости, определенные только до рода, принадлежат тем же видам этого рода, которые определены по другим костям, и распределить их между видами в той же пропорции. Кости, определенные до подсемейства, распределяются между идентифицированными родами семейства, пропорционально количеству их остатков. Не учтены в расчете кости, определенные до отряда, поскольку

Таблица 1
Принадлежность видов чешуйчатых пресмыкающихся Приморского края к различным экологическим группам

Table 1
Distribution of squamated reptile species of Primorsky Krai across ecological groups

Вид Species	Распределение по биотопам Distribution by biotopes	Зональное распределение Distribution by zones
1	2	3
Корейская долгохвостка (Mountain Grass Lizard) — <i>Takydromus wolteri</i> Fischer, 1885	B, OF, SC	L (побережье Японского моря на Ю-З и Ю-В Приморья; Приханкайская низменность; долина р. Раздольная; бассейн рр. Арсеньевка и Уссури – в северном направлении до р. Большая Уссурка. Придерживается небольших возвышенностей) the coast of the Sea of Japan in the S-W and S-E of Primorsky Krai; the Prikhankaiskaya Lowland; the valley of the Razdolnaya River; the basin of Arsenyevka and Ussuri Rivers to the north to the Bolshaya Ussurka River. Inhabits small hills)

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continuation

1	2	3
Амурская долгохвостка (Amur Grass Lizard) — <i>Takydromus amurensis</i> Peters, 1881	F	A
Живородящая ящерица (Viviparous Lizard) — <i>Zootoca vivipara</i> (Lichtenstein, 1823)	F	N
Узорчатый полоз (Steppes Ratsnake) — <i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	E	A
Амурский полоз (Amur Ratsnake) — <i>Elaphe schrenckii</i> Strauch, 1873	F	A
Красноспинный полоз (Red backed Ratsnake) — <i>Oocatochus rufodorsatus</i> (Cantor, 1842)	O, B, OF, SC	L (Ю-З Приморья; Приханкайская низменность; долина р. Раздольная; бассейн рр. Арсеньевка, Уссури, Большая Уссурка, Бикин. Места обитания приурочены к водоёмам) L (the S-W of Primorsky Krai; the Prikhankaiskaya Lowland; the valley of the Razdolnaya River; the basin of Arsenyevka, Ussuri, Bolshaya Ussurka, and Bikin Rivers. Inhabits water bodies)
Тигровый уж (Tiger Keelback) — <i>Rhabdophis lateralis</i> (Berthold, 1859)	E	A (обычен в южных и центральных районах Приморья, редок на севере края, отсутствует в верхней части горных систем – в зонах темнохвойников и гольцов. Места обитания приурочены к водоёмам) A (common in the southern and central regions of Primorsky Krai, rare in the north of the region, absent in the upper part of the mountain systems — in dark coniferous forests and barrens. Inhabits water bodies)
Японский уж (Japanese Keelback) — <i>Hebius vibakari</i> (Boie, 1826)	F, OF, SC	A
Краснопоясный динодон (Red-banded Snake) — <i>Lycodon rufozonatus</i> Cantor, 1842	F	S, L (единичная популяция на р. Малая Ананьевка, Надеждинский район) S, L (a single population on the Malaya Ananyevka River, Nadezhdinsky District)

Таблица 1. Окончание
Table 1. End

1	2	3
Полосатый полоз (Slender Racer) — <i>Orientocoluber spinalis</i> (Peters, 1866)	SC	S, L (единичная популяция в бухте Пемзоявая Японского моря, Дальневосточный морской заповедник, Хасанский район) S, L (a single population in the Pemzovaya Bay of the Sea of Japan, Far Eastern Marine Reserve, Khasansky District)
Уссурийский щитомордник (Ussuri pit viper) — <i>Gloydius ussuriensis</i> (Emelianov, 1929)	E	A (тяготеет к влажным местообитаниям) A (tends to inhabit wet areas)
Средний щитомордник (Central Asian pit viper) — <i>Gloydius intermedius</i> (Strauch, 1868)	F, SC	A (в лесных биотопах места обитания приурочены к верхней части горных систем) A (in forest biotopes inhabits upper levels of mountain ranges)
Обыкновенная гадюка (Adder) — <i>Vipera berus sachalinensis</i> Tzarevsky, 1917	E	N

Примечание: E — эвритопный вид, O — вид, обитающий в открытых биотопах, F — в лесных биотопах, B — в кустарниковых зарослях, OF — в редколесьях, SC — на морском побережье (каменистые местообитания); A — по всему Приморскому краю, L — локально, N — на севере Приморского края, S — на юге Приморского края

Note: E — eurytopic species, O — species inhabiting open biotopes, F — species inhabiting forest biotopes, B — species inhabiting shrubs, OF — species inhabiting sparse forests, SC — species inhabiting seashores (rocky habitats); A — throughout the Primorsky Krai, L — locally, N — in the north of the Primorsky Krai, S — in the south of the Primorsky Krai

они не влияют на соотношение подчиненных таксонов.

Калиброванное количество костей переводилось в проценты для каждого вида в каждом условном горизонте. Как и в предыдущих работах (Omelko et al. 2020; Ратников и др. 2023), выделены 5 групп по относительному количеству остатков: 1) доминирующие виды (более 30% общей встречаемости); 2) содоминантные виды (более 10%); 3) обычные виды (более 1%); 4) редкие виды (более 0,2%); 5) очень редкие виды (менее 0,2%).

Названия родов и видов пресмыкающихся приведены в соответствии с номенклатурой, используемой в последней сводке ведущей международной герпетологической базы данных The Reptile Database (Uetz et al. 2023).

Результаты

В четырех верхних слоях выявлено девять видов чешуйчатых пресмыкающихся (два представителя ящериц и семь — змей): амурская долгохвостка *Takydromus amurensis* Peters, 1881, корейская долгохвостка *T. wolteri* Fischer, 1885, узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773), амурский полоз *E. schrenckii* (Strauch, 1873), *Lycodon* sp., японский уж *Hebius vibakari* (Boie, 1826), тигровый уж *Rhabdophis lateralis* (Berthold, 1859), средний щитомордник *Gloydius intermedius* (Strauch, 1868) и уссурийский щитомордник *G. ussuriensis* (Emelianov, 1929). Восемь видов определены по сходству с материалами сравнительной остеологической коллекции ВГУ и опубликованными описаниями. Позвонки

Таблица 2
 Распределение остатков пресмыкающихся из пещеры Медвежий Клык по
 уровням и квадратам отбора материала

Table 2
 The distribution of reptile remains from the Medvezhiy Klyk Cave by levels and
 sampling quadrats

Таксоны Таха	9A1	9A2	8 A2	7A2 + 8A1	6,7 A1	6A 1	6A 2	5A 1	5A 2	4A 1	4A 2	3A 1	3A 2	2A1 + A2	1A1	1A2
<i>Takydromus amurensis</i> Peters, 1881		1								1	1		1		1	
<i>Takydromus wolteri</i> Fischer, 1885		8	5	2		7	2	3	2	4	6	4	18	14	7	4
<i>Takydromus</i> sp.		4	6			4	6	1	1	2	3	6	64	3	8	3
Lacertidae indet.		51	37	3		8	19	1		1	4	1		17	35	51
<i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	82	643	675	87	194	149	153	135	83	147	115	292	668	627	219	343
<i>Elaphe schrenckii</i> (Strauch, 1873)	36	104	98	22	25	55	20	74	28	44	34	44	138	96	51	101
<i>Elaphe</i> sp.	3	2	26	4	3	5	6	9	6	3	3	5	47	12	5	48
<i>Lycodon</i> sp.	2		9		5	2	1	3	2	3		6	6	6		2
Colubrinae indet.	1	34	60	4	12	9	11	8	3	11	18	30	103	72	83	40
<i>Hebius vibakari</i> (Boie, 1826)	3	333	379	13	15	29	87	5	4	11	30	78	205	91	127	142
<i>Rhabdophis lateralis</i> (Berthold, 1859)	1	1			1											
Natricinae indet.									1						22	6
Colubridae indet.	3		104		2	13	1	2	1	1	4				11	
<i>Gloydus intermedius</i> (Strauch, 1868)	39	14	16	1	4	5	2	5	2	8	6	5	19	11	12	5
<i>Gloydus ussuriensis</i> (Emelianov, 1929)		4	3									1		5	5	3
<i>Gloydus</i> sp.		4	2		1	1	1	1	3		1			5		
Viperidae indet.							2	1					3	2	6	3
Serpentes indet.	25	619	515	30	38	38	225	25	27	62	112	124	641	284	429	546
Всего Total	195	1822	1935	166	300	325	536	273	163	298	337	596	1913	1245	1021	1297

девятого вида (рис. 1), определенного как *Lycodon* sp., имеют отличия от имеющихся в наличии сравнительных материалов. Их морфология наиболее близка к представителям рода Волкозубы *Lycodon* (Chen 2020; Chen et al. 2021), однако из-за недостатка современных скелетов этого рода пока неясно, как оценивать наблюдаемые отличия.

Во всех горизонтах присутствуют *E. dione*, *E. schrenckii*, *H. vibakari* и *G. intermedius*, причем первый вид всегда представлен подавляющим большинством остатков. Остальные виды змей присутствуют не во всех горизонтах (табл. 4). Из двух видов ящериц во всех горизонтах, кроме одного, присутствуют остатки *T. wolteri*.

Таблица 3
Распределение остатков пресмыкающихся из пещеры Медвежий Клык по уровням

Table 3
The distribution of reptile remains from the Medvezhiy Klyk Cave by levels

Таксоны Taxa	9	8A2	7A2 +8A1	6,7A1	6	5	4	3	2	1
<i>Takydromus amurensis</i> Peters, 1881	1						2	1		1
<i>Takydromus wolteri</i> Fischer, 1885	8	5	2		9	5	10	22	14	11
<i>Takydromus</i> sp.	4	6			10	2	5	70	3	11
Lacertidae indet.	51	37	3		27	1	5	1	17	86
<i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	725	675	87	194	302	218	262	960	627	562
<i>Elaphe schrenckii</i> (Strauch, 1873)	140	98	22	25	75	102	78	182	96	152
<i>Elaphe</i> sp.	5	26	4	3	11	15	6	52	12	53
<i>Lycodon</i> sp.	2	9		5	3	5	3	12	6	2
Colubrinae indet.	35	60	4	12	20	11	29	133	72	123
<i>Hebius vibakari</i> (Boie, 1826)	336	379	13	15	116	9	41	283	91	269
<i>Rhabdophis lateralis</i> (Berthold, 1859)	2			1						
Natricinae indet.						1				28
Colubridae indet.	3	104		2	14	3	5			11
<i>Gloydus intermedius</i> (Strauch, 1868)	53	16	1	4	7	7	14	24	11	17
<i>Gloydus ussuriensis</i> (Emelianov, 1929)	4	3						1	5	8
<i>Gloydus</i> sp.	4	2		1	2	4	1		5	
Viperidae indet.					2	1		3	2	9
Serpentes indet.	644	515	30	38	263	52	174	765	284	975

Горизонт 9. Здесь захоронились остатки всех девяти вышеперечисленных видов пресмыкающихся. Больше половины костей (55,28%) принадлежит *E. dione*, виду, повсеместно распространенному в Приморском крае и населяющему биотопы как закрытого, так и открытого типа. Содомиантом является *H. vibakari*, остатки которого составляют 24,54%. Вторым лесным содоминантным видом оказывается *E. schrenckii* (10,78%). Обычный вид для этого времени — *G. intermedius* (4,15%), обитатель закрытых биотопов. Примерно такое же количество костей (4,08%) принадлежит *T. wolteri*, обитающей в Приморье в редколесьях и кустарниковых зарослях на возвышенностях. В обложениях редкими и очень редкими являются лесной вид *T. amurensis* (0,58%) и эвритопные виды: *G. ussuriensis* (0,29%) и *R. latera-*

lis (0,15%). Встречена здесь и змея, обозначенная нами как *Lycodon* sp. (0,15%).

Горизонт 8A2. Разнообразие пресмыкающихся уменьшилось: отсутствуют *T. amurensis* и *R. lateralis*. Количество остатков наиболее многочисленного вида *E. dione* незначительно возрастает до 57,11%. Превысив содоминантные виды изменяются по-разному: содержание *H. vibakari* существенно увеличивается (29,37%), а *E. schrenckii* уменьшается (8,45%), он переходит в разряд обычных. Существенно уменьшается содержание остатков щитомордников: *G. intermedius* (0,85%) и *G. ussuriensis* (0,21%). А относительное количество остатков *Lycodon* sp. увеличилось (0,63%). Ящерицы представлены одним видом *T. wolteri* и составляют (3,38%).

Горизонт 7A2+8A1. Видовое разнообразие пресмыкающихся достигло мини-

Таблица 4

Калиброванное распределение видов пресмыкающихся по уровням пещеры Медвежий Клык

Table 4

Calibrated distribution of reptile species by levels of the Medvezhiy Klyk Cave

Таксоны Taxa	9		8A2		7A2+8A1		6,7A1		6		5		4		3		2		1	
	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%	экз. ex	%
<i>Takydromus amurensis</i> Peters, 1881	8	0.58											4	0.87	4	0.23			10	0.74
<i>Takydromus wolteri</i> Fischer, 1885	56	4.08	48	3.38	5	3.68	46	7.69			8	2.08	18	3.90	90	5.16	34	3.54	99	7.37
<i>Elaphe dione</i> (Pallas, 1773)	759	55.28	811	57.11	93	68.37	334	55.86	210	80.15	237	61.72	294	63.78	1114	63.87	699	72.74	707	52.64
<i>Elaphe schrenckii</i> (Strauch, 1873)	148	10.78	120	8.45	24	17.65	85	14.21	26	9.92	112	29.17	86	18.66	213	12.21	108	11.24	194	14.45
<i>Lycodon</i> sp.	2	0.15	9	0.63			3	0.50	5	1.91	5	1.30	3	0.65	12	0.69	6	0.62	2	0.16
<i>Hebius vibakari</i> (Boie, 1826)	337	24.54	417	29.37	13	9.56	119	19.90	15	5.73	10	2.60	41	8.89	283	16.23	91	9.47	297	22.11
<i>Rhabdophis lateralis</i> (Berthold, 1859)	2	0.15							1	0.38										
<i>Gloydius intermedius</i> (Strauch, 1868)	57	4.15	12	0.85	1	0.74	11	1.84	5	1.91	12	3.13	15	3.25	27	1.55	16	1.66	23	1.717
<i>Gloydius ussuriensis</i> (Emelianov, 1929)	4	0.29	3	0.21											1	0.06	7	0.73	11	0.82
Всего Total	1373		1420		136		598		262		384		461		1744		961		1343	

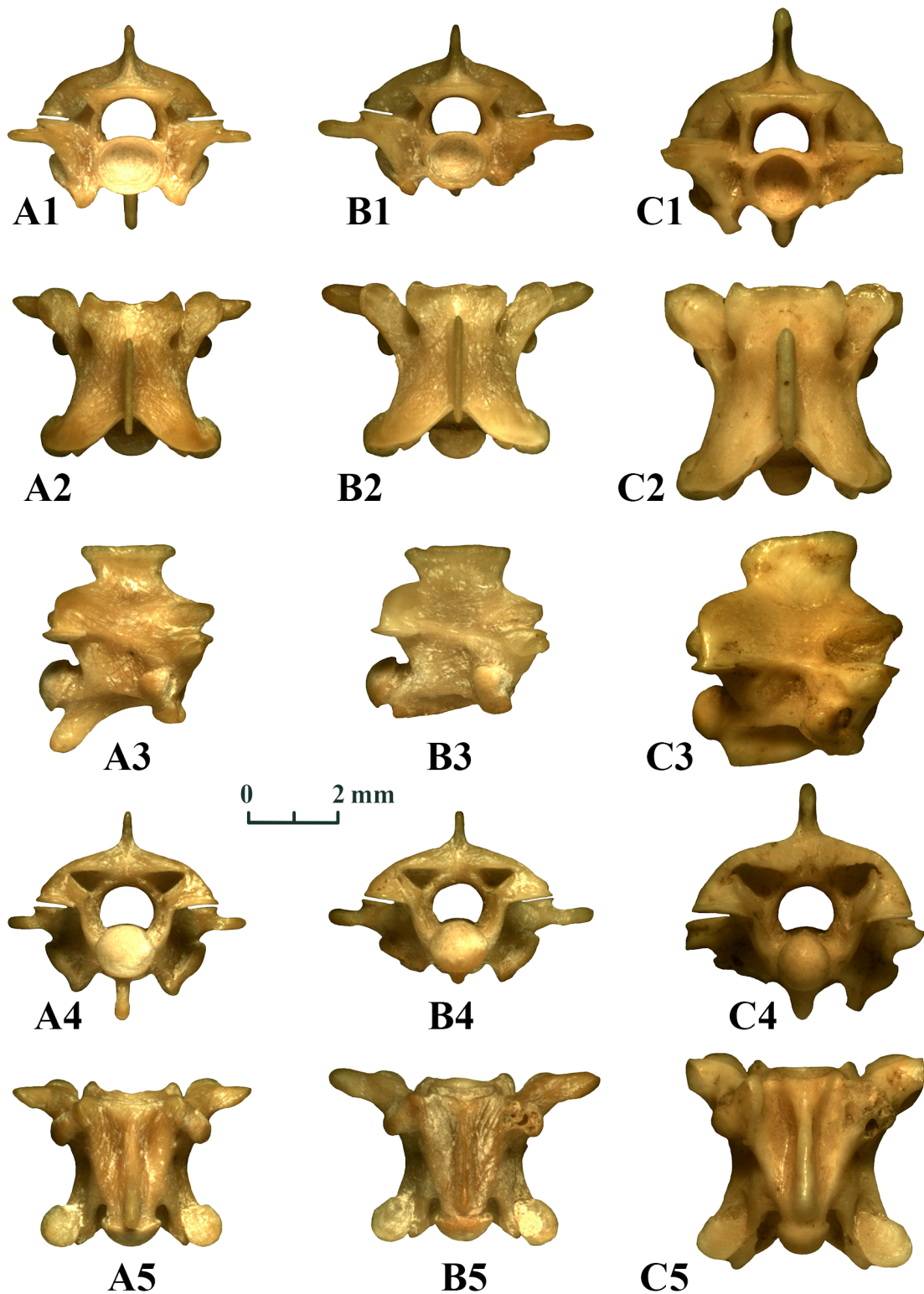


Рис. 1. Позвонки *Lycodon* sp. из отложений пещеры Медвежий Клык: А — шейный позвонок из пробы 5А2; В — переднегрудный позвонок из пробы 5А2; С — заднегрудный позвонок из пробы 6А1: 1 — спереди, 2 — сверху, 3 — сбоку, 4 — сзади, 5 — снизу

Fig. 1. Vertebrae of *Lycodon* sp. from deposits of the Medvezhiy Klyk Cave: A — cervical vertebra from sample 5A2; B — anterior trunk vertebra from sample 5A2; C — posterior trunk vertebra from sample 6A1: 1 — anterior view, 2 — dorsal view, 3 — lateral view, 4 — posterior view, 5 — ventral view

мура: присутствуют только четыре вида змей и один вид ящериц. Доминирует по-прежнему *E. dione* (68,37%). Увеличилось количество *E. schrenckii* (17,65%), и он снова стал содоминантным видом. Содержание костных остатков *H. vibakari* существенно понизилось (9,56%), и вид перешел в разряд обычных. Количество *G. intermedius* немного уменьшилось (0,74%), а *T. wolteri* увеличилось (3,68%).

Горизонт 6,7A1. Количество видов увеличилось на единицу, причем вместо исчезнувшей ящерицы *T. wolteri* в списке снова появляются *R. lateralis* (0,38%) и *Lycodon* sp. (1,91%). Содержание доминантного вида *E. dione* достигает максимума (80,15%). Содоминантных видов два: *E. schrenckii* (14,21%) и *H. vibakari* (19,90%). Увеличилось количество *G. intermedius* (1,91%).

Горизонт 6. Вновь исчезает *R. lateralis* и появляется *T. wolteri* (7,69%). В этом горизонте ее относительное количество максимально. Содержание доминирующего вида *E. dione* понижается (55,86%) и возвращаются содоминанты: *E. schrenckii* (9,92%) и *H. vibakari* (5,73%). Примерно в том же количестве сохраняется и *G. intermedius* (1,84%). В небольшом количестве присутствует *Lycodon* sp. (0,50%).

Горизонт 5. Относительное количество костей доминантного вида *E. dione* увеличивается (61,72%). Существенно увеличивается содержание *E. schrenckii* (29,17%), и он опять становится содоминантом. В этом горизонте его относительное количество максимально. Содержание *H. vibakari*, наоборот, сильно уменьшается (2,60%). Увеличивается количество *G. intermedius* (3,13%) и уменьшается *T. wolteri* (2,08%). Немного увеличивается содержание *Lycodon* sp. (1,30%).

Горизонт 4. Видовое разнообразие увеличивается за счет появления *T. amurensis* (0,87%). Продолжает населять территорию *T. wolteri*, немного увеличив содержание (3,90%). Количество костей доминантного вида *E. dione* сохраняется на близком уровне (63,78%). Сохраняется тот же содо-

минант *E. schrenckii*, правда, в меньшем количестве (18,66%). Содержание *H. vibakari* заметно увеличивается (8,89%). Примерно на том же уровне сохраняется *G. intermedius* (3,25%), и в меньшем количестве *Lycodon* sp. (0,65%).

Горизонт 3. Оба вида ящериц продолжают существовать в окрестностях пещеры, при этом *T. amurensis* в меньшем (0,23%), а *T. wolteri* в большем количестве (5,16%). Доминант *E. dione* остается на том же уровне (63,87%). Количество остатков *E. schrenckii* уменьшается до 12,21%, а *H. vibakari* увеличивается до 16,23%. Уменьшается также количество *G. intermedius* (1,55%). Продолжает встречаться *Lycodon* sp. (0,69%), и снова появляется *G. ussuriensis* (0,06%).

Горизонт 2. *T. amurensis* в этом горизонте не обнаружена. Содержание *T. wolteri* снижается до 3,54%. Количество костей доминантного вида *E. dione* вновь увеличивается до 72,74%, а содоминантов уменьшается: *E. schrenckii* до 11,24% и *H. vibakari* до 9,47%. Продолжает встречаться в том же соотношении *Lycodon* sp. (0,62%). Оба щитомордника также присутствуют: *G. intermedius* — 1,66% и *G. ussuriensis* — 0,73%.

Горизонт 1. Очередной раз появляется *T. amurensis* (0,74%) и возрастает количество *T. wolteri* (7,37%). Содержание доминантного вида *E. dione* уменьшается до 52,64%, и снова образуются два содоминантных вида: *H. vibakari* (22,11%) и *E. schrenckii* (14,45%). Уменьшается количество остатков *Lycodon* sp. (0,16%). Оба щитомордника немного увеличиваются в количестве: *G. intermedius* (1,71%) и *G. ussuriensis* (0,82%).

Обсуждение

На юге Дальнего Востока проходят северо-восточные границы ареалов многих видов пресмыкающихся, в связи с чем в Приморском крае наблюдается высокое видовое разнообразие герпетофауны. В настоящее время здесь обитает 14 видов, из которых один вид ведет водный образ жизни, — это дальневосточная черепа-

ха *Pelodiscus maackii* (Brandt, 1858), а все остальные — сухопутный. На различных территориях, разных высотах и в разные годы доминантами и субдоминантами являются три вида: *E. dione*, *G. intermedius* и *G. ussuriensis* (Коротков 1985; Maslova, Pokhilyuk 2021). Живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) и обыкновенная гадюка *Vipera berus sachalinensis* Tzarevsky, 1917 относятся к «северным» видам и населяют север Приморского края. Локальные популяции краснопоясного динодона *L. rufozonatus* Cantor, 1842 и полосатого полоза *Orientocoluber spinalis* (Peters, 1866) зафиксированы лишь на юго-западе края. Северо-восточная граница распространения краснопоясного полоза *Oocatochus rufodorsatus* (Cantor, 1842) проходит по западной части Приморья (Коротков 1985; Maslova 2016a; 2016b; Емельянов 2018; Maslova et al. 2018). Таким образом, на юго-востоке Приморского края ныне можно встретить только восемь видов: лесные виды — *T. amurensis*, *E. schrenckii* и *G. intermedius*; эвритопные виды — *E. dione*, *R. lateralis* и *G. ussuriensis*; а также два вида *T. wolteri* и *H. vibakari*, обитающих в сложном комплексе биотопов.

T. wolteri в северо-восточной части своего ареала придерживается редколесий и кустарниковых зарослей на возвышенностях опушек леса, избегая как выраженных лесных биотопов, так и абсолютно открытых равнинных (Portniagina et al. 2019; Маслова, Портнягина 2021). Юго-восточные склоны хребта не имеют сплошного лесного покрытия. Эти склоны относительно пологие и обращены к долине реки Партизанская. Оптимальные биотопы для этой ящерицы (редколесья, кустарниковые заросли на возвышенностях, опушки леса) присутствовали здесь в течение всего исследуемого периода. Тем не менее достоверная информация о современном обитании вида на хребте Лозовый и его окрестностях отсутствует.

В отношении биотопической приуроченности *H. vibakari* существуют разные версии. Часть исследователей относит его

к лесным видам (Коротков 1985; Аднагулов 2020). Другие специалисты полагают, что вид более пластичен и встречается также в более открытых биотопах, таких как каменистые местообитания с фрагментарными зарослями кустарников на морском побережье и редколесье (Харин, Акуленко 2008; Maslova et al. 2018; Maslova, Pokhilyuk 2021). Для китайской провинции Хейлунцзян также приводятся сведения по обитанию *H. vibakari* на открытых местах (Zhao 2008). В нашей работе вид отнесен к лесным видам.

Таким образом, ни один из перечисленных видов не обитает в условиях только открытых биотопов. Более того, при сходных предпочтениях наблюдается одна закономерность: чем дальше на юг, тем чаще используются для жизни открытые пространства, потому что отпадает необходимость сосредоточения в непромерзающих зимой местах, расположенных на лесистых возвышенностях.

Характеристика климатических условий по биотопической приуроченности пресмыкающихся становится расплывчатой, так как типичные виды открытых биотопов отсутствуют. Необходимо найти другие способы оценки изменения климата. В частности, известно, что *R. lateralis*, *L. rufozonatus* и *G. ussuriensis* придерживаются увлажненных лесов и водоемов (Ananjeva et al. 2006; Zhao 2008; Дунаев, Орлова 2017; Емельянов 2018). Поэтому нахождение этих видов в ископаемых комплексах свидетельствует о наличии таких местообитаний.

В отложениях пещеры Медвежий Клык обнаружены кости девяти видов пресмыкающихся. Пока не ясно, принадлежат ли позвонки *Lycodon* sp. *L. rufozonatus* или это другой вид. В наших рассуждениях исходим из первого предположения, так как это согласуется с находкой данного вида в конце прошлого столетия в пещере Блинец, расположенной неподалеку на том же горном хребте (Алексеева, Чхиквадзе 1987).

Доминантным видом во всех горизонтах является *E. dione*, количество остат-

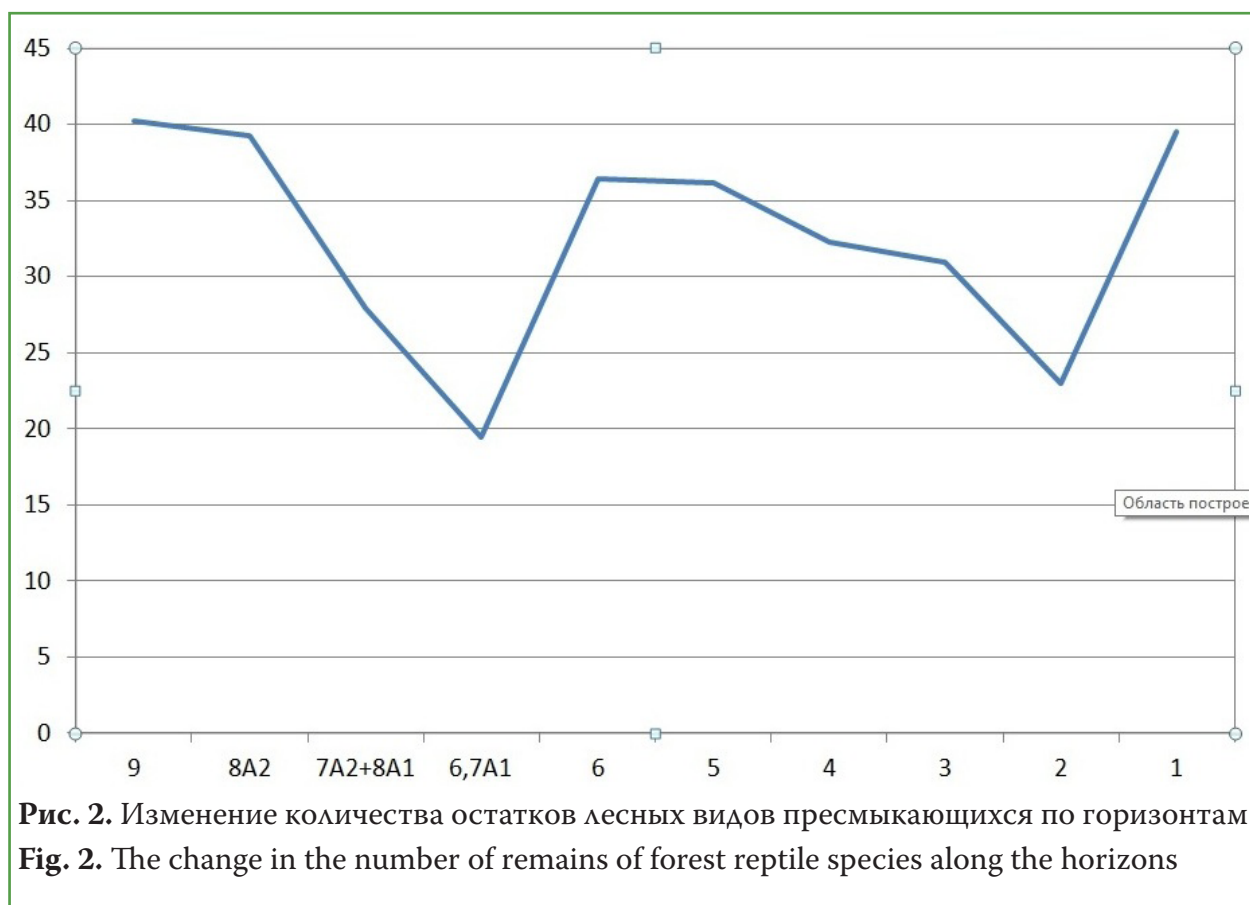
ков которого везде составляет более половины. Содоминантами выступают *E. schrenckii* и *H. vibakari*. Как указывалось выше, в каждом горизонте присутствуют типичные обитатели леса, но отсутствуют типичные представители открытых биотопов. Из этого можно сделать вывод о постоянном наличии лесов в окрестностях исследуемой пещеры, что согласуется с полученными ранее данными по мелким млекопитающим (Панасенко, Тиунов 2010) и земноводным (Ратников и др. 2023).

Изучение распределения по горизонтам остатков *Lycodon* sp. позволяет предположить возможные изменения температурного режима в исследуемый период времени. Эта змея является, видимо, самым теплолюбивым из рассматриваемых видов. Ее ареал в настоящее время лишь затрагивает северным краем юго-западную часть Приморского края (Маслова и др. 2021). Данное местообитание находится сравнительно недалеко от пещеры Медвежий Клык. С момента обнаружения *L. rufozonatus* на российском Дальнем Вос-

токе в 1987 г. найдено всего шесть особей этого вида (Маслова и др. 2021). Зато его ископаемые остатки фиксируются на всех горизонтах и отсутствуют только в одном из них: 7A2+8A1. Таким образом, наличие остатков *Lycodon* sp. может говорить о несколько более теплых палеогеографических условиях, чем в настоящее время.

Процентное содержание типичных лесных видов снизу вверх не остается постоянным (рис. 2). К таким видам мы относим *T. amurensis*, *E. schrenckii*, *Lycodon* sp., *G. intermedius* и *H. vibakari*. В горизонтах 9 и 8A2 их содержание составляет порядка 40%. В горизонте 7A2+8A1 их количество сокращается до 27,95%, а в горизонте 6,7A1 падает до 19,47%. Далее с 6 по 3 горизонты количество лесных видов держится на уровне более 30%, а в горизонте 2 снова падает до 22,99%. В горизонте 1 этот показатель приближается к 40% и соответствует значениям в горизонтах 9 и 8A2.

Можно проследить также изменение содержания обитателей увлажненных биотопов (рис. 3), к которым относятся *Lycodon*



sp., *H. vibakari*, *G. intermedius* и *R. lateralis*. В горизонте 9 их содержание составляет 25,13%, а в горизонте 8A2 увеличивается до 30,21%. В следующих двух горизонтах, 7A2+8A1 и 6,7A1, оно падает соответственно до 9,56% и 8,02%, а в горизонте 6 снова поднимается до 20,4%. В горизонте 5 наблюдается минимальное содержание влаголюбивых видов (3,9%). В следующих двух горизонтах этот показатель увеличивается (9,54% и 16,98%), а во втором снова падает до 10,82%. В горизонте 1 содержание снова поднимается до уровня 23,98%, что близко значению этого показателя в горизонте 9.

Наибольшее количество костных остатков лесных видов и видов влажных биотопов наблюдается в двух самых нижних и самом верхнем горизонтах (рис. 2, 3). Два минимальных значения приходятся на горизонты 6,7A1 и 2. Поведение кривых на рисунках явно различается в интервале от 5 до 3 горизонта. Согласно радиоуглеродным датировкам из пещеры Медвежий Клык, формирование горизонтов 9 и 8 происходило между 5 и 2 тыс. лет назад. Установлено, что в интервале 4–2,6 тыс. лет назад (cal. BP) климат был теплее современного, в горах восточного Приморья произрастали кедрово-широколиствен-

ные леса, в долинах и на побережье — дубово-широколиственные (Lyashchevskaya et al. 2022). Интервал падения влажности и лесистости территории от горизонта 8A2 до 6,7A1 может свидетельствовать о некотором иссушении климата и увеличении площади редколесий. В период накопления отложений в горизонтах с 6 по 3 произошло увеличение облесенности близлежащей территории, что соответствует началу субатлантического периода 2,6–1,9 тыс. лет назад и похолоданию климата. На юге Приморья были распространены березово-ольховые широколиственные и смешанные леса (Lyashchevskaya et al. 2022). Интервал от 2 до 1 горизонта связан с восстановлением прежнего состояния, близкого к современному.

Наши предположения немного отличаются от сделанных ранее выводов по земноводным (Ратников и др. 2023). Находка костных остатков монгольской жабы *Strauchbufo raddei* (Strauch, 1876) в горизонте 9 позволила нам тогда сделать вывод о более широком развитии открытых пространств в исследуемый период, так как данный вид населяет разнообразные открытые биотопы, включая пустыни и луга Восточной Сибири, Монголии и Западного

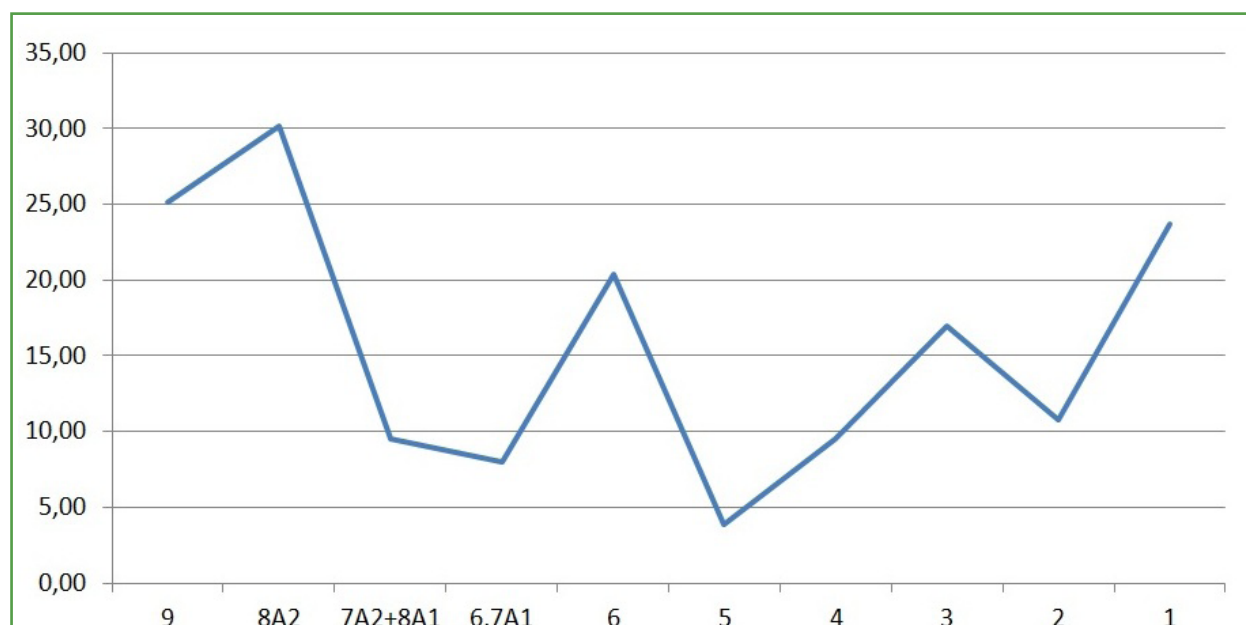


Рис. 3. Изменение по горизонтам количества остатков видов пресмыкающихся, обитающих во влажных биотопах

Fig. 3. Horizon-wise changes in the number of remains of reptile species living in wet biotopes

Китая, а также речные бассейны Северо-Восточного Китая, Корейского полуострова и бассейна Амура российского Дальнего Востока, достигая 3000 м над у. м. в горах Западного Китая (Othman et al. 2022).

Однако именно горизонт 9 стратиграфически ближе всего к отложениям голоценового оптимума, который на территории Приморья характеризуется максимальной облесенностью. Полагаем, что открытые пространства могли быть более развиты в близлежащей долине реки Партизанская, о чем свидетельствует наличие в отложениях этого горизонта остатков таких видов грызунов, как мышь-малютка, длиннохвостая мышовка, дальневосточная полевка, полевка Максимовича, цокор (Omelko et al. 2020).

Учитывая, что жабы вне периода размножения практически не связаны с водоемами и особи сахалинской жабы *Bufo sachalinensis* Nikolskii, 1905, например, перемещаются в поисках пищи на значительные расстояния, в том числе поднимаясь на горные склоны (Кузьмин, Маслова 2005), можно предположить, что они теоретически могли подниматься на хребет Лозовый со стороны долины реки Партизанская. Но следует упомянуть, что распространение *S. raddei* зависит от состава грунта в местах обитания. Он должен быть легким и рыхлым (песчаные, каменистые или аллювиальные почвы), так как эти земноводные в дневное время зарываются под землю, спасаясь от перегрева и иссушения (Кузьмин, Маслова, 2005). Следовательно, скалистые склоны хребта не подходят для обитания *S. raddei*.

Ранее показано, что небольшая часть костных остатков накопилась в отложениях пещеры Медвежий Клык за счет деятельности хищных птиц (Omelko et al. 2020). Вероятно, именно с их жизнедеятельностью связано нахождение в пещере костных остатков видов открытых пространств из долин (наряду с костными остатками рыб). Земноводные, тесно связанные с водой в периоды размножения, отражают преимущественно обстановку в долинах

вблизи водоемов, а пресмыкающиеся — на плакорах (Ратников 1987; 1994).

Выводы

В составе пресмыкающихся, костные остатки которых обнаружены в верхних девяти условных горизонтах пещеры Медвежий Клык, встречено девять видов чешуйчатых пресмыкающихся (из тринадцати, ныне обитающих на территории Приморского края): *T. amurensis*, *T. wolteri*, *E. dione*, *E. schrenckii*, *Lycodon* sp. (возможно, *L. rufozonatus*), *H. vibakari*, *R. lateralis*, *G. intermedius* и *G. ussuriensis*. Доминирующим видом является *E. dione*, обнаруженный во всех горизонтах и составляющий больше половины остатков в каждом горизонте. Содомианты — *H. vibakari* и *E. schrenckii*. Во всех отложениях присутствует также *G. intermedius*. Остальные виды отмечены не на всех стратиграфических уровнях.

Видовой состав пресмыкающихся свидетельствует о существовании лесной растительности в окрестностях пещеры на северо-западных склонах хребта в течение времени накопления всех девяти горизонтов. В то же время на юго-восточных склонах хребта существовали более или менее развитые редколесья, площадь развития которых, видимо, была больше на протяжении времени накопления горизонтов от 7A2+8A1 до второго. Во время накопления двух нижних и самого верхнего горизонта обстановка была близкой к современной. Наличие в девяти из десяти горизонтов остатков *Lycodon* sp., наиболее теплолюбивого из всех выявленных для данной территории видов, может говорить о несколько более теплых палеогеографических условиях, чем в настоящее время.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 121031000153-7 и 124012200182-1) и бюджетной темы кафедры исторической геологии и палеонтологии Воронежского государственного университета.

Funding

The work was carried out within the framework of the state task of the Ministry of Science and Higher Education

of the Russian Federation (topics no. 121031000153-7 and 124012200182-1) and the budgetary topic of the Department of Historical Geology and Paleontology of Voronezh State University.

Литература

- Аднагулов, Э. В. (2020) Особенности распространения японского ужа *Hebius vibakari* (H. Boie, 1826) (Colubridae: Natricinae) в российской части ареала. *Амурский зоологический журнал*, т. 12, № 4, с. 524–539. <http://doi.org/10.33910/2686-9519-2020-12-4-524-539>
- Алексеева, Э. В., Чхиквадзе, В. М. (1987) Первая находка ископаемых остатков краснопоясного динодона в СССР. *Вестник зоологии*, № 5, с. 85.
- Дунаев, Е. А., Орлова, В. Ф. (2017) *Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель*. 2-е изд. М.: Фитон XXI, 328 с.
- Емельянов, А. А. (2018) *Амфибии и рептилии Советского Дальнего Востока*. Владивосток: Дальнаука, 416 с.
- Коротков, Ю. М. (1985) *Наземные пресмыкающиеся Дальнего Востока СССР*. Владивосток: Дальневосточное книжное издательство, 136 с.
- Кузьмин, С. Л., Маслова, И. В. (2005) *Земноводные российского Дальнего Востока*. М.: КМК, 434 с.
- Малеева, А. Г. (1983) К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя. В кн.: И. М. Громов (ред.). *История и эволюция современной фауны грызунов*. М.: Наука, с. 146–178.
- Маслова, И. В., Портнягина, Е. Ю. (2021) Корейская долгохвостка *Takydromus wolteri* Fischer, 1885. В кн.: *Красная книга Российской Федерации. Животные*. 2-е изд. М.: ВНИИ Экология, с. 460–461.
- Маслова, И. В., Орлов, Н. Л., Рябов, С. А. (2021) Краснопоясный динодон *Lycodon rufozonatum* Cantog, 1842. В кн.: *Красная книга Российской Федерации. Животные*. 2-е изд. М.: ВНИИ Экология, с. 465–466.
- Омелько, В. Е., Холин, С. К. (2017) Вековая изменчивость бурозубок (*Sorex*, Eulipotyphla) Южного Сихотэ-Алиня в позднечетвертичное время. *Зоологический журнал*, т. 96, № 2, с. 222–231. <http://doi.org/10.7868/S0044513416120102>
- 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.
- Панасенко, В. Е., Холин, С. К. (2011) Исторический аспект изменчивости нижней челюсти *Crociodura shantungensis* Miller, 1901 (Eulipotyphla: Soricidae). *Амурский зоологический журнал*, т. 3, № 4, с. 391–396. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2011-3-4-391-396>
- Панасенко, В. Е., Холин, С. К. (2013) Эволюция размеров краснотрусовых бурозубок (Eulipotyphla: *Sorex* Linnaeus, 1758) в позднечетвертичное время на юге Сихотэ-Алиня. В кн.: И. В. Аськеев, Д. В. Иванов (ред.). *Динамика современных экосистем в голоцене*. Казань: Отечество, с. 270–272.
- Прозорова, Л. А., Кавун, К. В., Тиунов, М. П., Панасенко, В. Е. (2006) О распространении редчайшего вида наземных моллюсков юга Дальнего Востока. *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*, № 6, с. 83–85.
- Ратников, В. Ю. (1987) О значении герпетофауны для палеогеографии и стратиграфии четвертичного периода. В кн.: *Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии: тезисы докладов XXXIII сессии Всесоюзного палеонтологического общества*. Ленинград: АН СССР, с. 59–60.
- Ратников, В. Ю. (1994) Пресмыкающиеся и хвостатые земноводные — новые группы фауны в геологических исследованиях Восточно-Европейской платформы. В кн.: *Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода: Тезисы докладов*. М.: [б. и.], с. 199.
- Ратников, В. Ю. (1996) К методике палеогеографических реконструкций по ископаемым остаткам амфибий и рептилий позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы. *Палеонтологический журнал*, № 1, с. 77–83.
- Ратников, В. Ю. (2002) Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины. В кн.: Г. В. Холмовой (ред.). *Труды научно-исследовательского института геологии Воронежского государственного университета*. Вып. 10. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 138 с.

- Ратников, В. Ю., Маслова, И. В., Омелько, В. Е., Тиунов, М. П. (2023) Земноводные позднего голоцена из отложений пещеры Медвежий Клык на хребте Лозовый (Южный Сихотэ-Алинь, Приморский край). *Амурский зоологический журнал*, т. 15, № 2, с. 420–434. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-420-434>
- Харин, В. Е., Акуленко, М. В. (2008) Редкие и малоизвестные змеи Северо-Восточной Евразии. 1. О новой находке полосатого полоза — *Hierophis spinalis* (Colubridae) на Дальнем Востоке России. *Современная герпетология*, т. 8. вып. 2, с. 160–169.
- Ananjeva, N. B., Orlov, N. L., Khalikov, R. G. et al. (2006) *The reptiles of Northern Eurasia: Taxonomic diversity, distribution, conservation status*. Sofia: Pensoft Publ., 245 p.
- Chen, Y. (2020) *Quaternary snake fauna from Shanyangzhai Cave, Hebei, China*. Master's thesis. Xi'an, Northwest University, 71 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16640.66566>
- Chen, Y., Li, Y.-X., Shi, J.-S. et al. (2021) Pleistocene fossil snakes (Squamata, Reptilia) from Shanyangzhai Cave, Hebei, China. *Historical Biology*, vol. 33, no. 5, pp. 699–711. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1658094>
- Lyashchevskaya, M. S., Bazarova, V. B., Dorofeeva, N. A., Leipe, C. (2022) Late Pleistocene–Holocene environmental and cultural changes in Primorye, southern Russian Far East: A review. *Quaternary International*, vol. 623, pp. 68–82. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2022.02.010>
- Maslova, I. V. (2016a) Brief ecological and faunistic review of terrestrial reptiles of the Russian Far East. In: *The 8th World Congress of Herpetology: Abstracts*. Hangzhou: World Congress of Herpetology Publ., p. 31.
- Maslova, I. V. (2016b) Okhrana amfibij i reptilij Dal'nego Vostoka Rossii [The protection of amphibians and reptiles in the Russian Far East]. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka — Nature Conservation Research*, vol. 1, no. 3, pp. 26–35.
- Maslova, I. V., Pokhilyuk, N. E. (2021) Distribution and ecology of rare red-backed rat snake *Oocatochus rufodorsatus* (Cantor, 1842) in Primorye Territory (Southern Russian Far East). *Biota i sreda prirodnikh territorij — Biota and Environment of Natural Areas*, no. 3, pp. 54–68. https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_3_5
- Maslova, I. V., Portnyagina, E. Yu., Sokolova, D. A. et al. (2018) О rasprostraneni redkikh i ischezayushchikh amfibij i reptilij Primorskogo kraja (Dal'nij Vostok, Rossiya) [Distribution of rare and endangered amphibians and reptiles in Primorsky Krai (Far East, Russia)]. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka — Nature Conservation Research*, vol. 3, suppl. 1, pp. 61–72. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.052>
- Othman, S. N., Choe, M., Chuang, M.-F. et al. (2022) Across the Gobi Desert: Impact of landscape features on the biogeography and phylogeographically-structured release calls of the Mongolian Toad, *Strauchbufo raddei* in East Asia. *Evolutionary Ecology*, vol. 36, no. 6, pp. 1007–1043. <https://doi.org/10.1007/s10682-022-10206-4>
- Omelko, V. E., Kuzmin, Ya. V., Tiunov, M. P. et al. (2020) Pozdneplejstotsenovyje i golotsenovyje ostatki melkikh mlekopitayushchikh (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) iz peshchery Medvezhij Klyk na Dal'nem Vostoke Rossii [Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN — Proceedings of the Zoological Institute RAS*, vol. 324, no. 1, pp. 124–145. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.124>
- Portnyagina, E. Yu., Maslova, I. V., Han, S.-H. (2019) Habitat and altitudinal distribution of two lizard species of genus *Takydromus* from the Northeast Asia (Far East of Russia, Republic of Korea). *Russian Journal of Herpetology*, vol. 26, no. 1, pp. 8–16. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2019-26-1-8-16>
- Ratnikov, V. Yu. (2004) Identification of some Eurasian species of *Elaphe* (Colubridae, Serpentes) on the basis of vertebrae. *Russian Journal of Herpetology*, vol. 11, no. 2, pp. 91–98. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2004-11-2-91-98>
- Ratnikov, V. Yu. (2016) Dynamics of East European modern amphibian and reptile species distribution areas and their potential use in Quaternary stratigraphy. *Comptes Rendus Palevol*, vol. 15, no. 6, pp. 721–730. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2015.08.003>
- Ratnikov, V. Yu. (2022) Comparative osteology of two Far Eastern species of ratsnakes (Serpentes: Colubridae), *Elaphe dione* (Pallas, 1773) and *E. Schrenckii* (Strauch, 1873), for the purpose of palaeontological studies. *Asian Herpetological Research*, vol. 13, no. 1, pp. 1–22. <https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.210021>
- Tiunov, M. P. (2016) Changes in the fauna of bats in the south of the Russian Far East since the late Pleistocene. *Quaternary International*, vol. 425, pp. 464–468. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.09.061>

- Tiunov, M. P., Panasenko, V. E. (2010) K istorii rasprostraneniya amurskogo lemminga (*Lemus amurensis*) v pozdneplejstotsen–golotsenovom vremeni na territorii yuga Dal'nego Vostoka [The distribution history of the Amur brown lemming (*Lemus amurensis*) in the Late Pleistocene–Holocene in the southern Far East of Russia]. *Russkij Teriologicheskij Zhurnal — Russian Journal of Theriology*, vol. 9, no. 1, pp. 33–37. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.9.1.05>
- Tiunov, M. P., Golenishchev, F. N., Voyta, L. L. (2016) The first finding of *Mimomys* in the Russian Far East. *Acta Paleontologica Polonica*, vol. 61, no. 1, pp. 205–210. <https://doi.org/10.4202/app.00082.2014>
- Szyndlar, Z. (1984) Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, vol. 28, no. 1, pp. 1–156.
- Szyndlar, Z. (1991a) A review of Neogene and Quaternary snakes of central and eastern Europe. Part 1: Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. *Estudios Geologicos-madrid*, vol. 47, pp. 103–126.
- Szyndlar, Z. (1991b) A review of Neogene and Quaternary snakes of central and eastern Europe. Part 2: Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios Geologicos-madrid*, vol. 47, pp. 237–266.
- Uetz, P., Freed, P., Aquilar, R. et al. (eds.). (2023) *The reptile database*. [Online]. Available at: <http://www.reptile-database.org> (accessed 28.03.2024).
- Zhao, W. G. (2008) *The amphibia and reptilia fauna of Heilongjiang, China*. Beijing: Science Press, 249 p.

References

- Adnagulov, E. V. (2020) Osobennosti rasprostraneniya yaponskogo uzha *Hebius vibakari* (H. Boie, 1826) (Colubridae: Natricinae) v Rossijskoj chasti areala [The distribution of *Hebius vibakari* (H. Boie, 1826) (Colubridae: Natricinae) in its Russian range]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. 12, no. 4, pp. 524–539. <http://doi.org/10.33910/2686-9519-2020-12-4-524-539> (In Russian)
- Alexeeva, E. V., Chkhikvadze, V. M. (1987) Pervaya nakhodka iskopaemykh ostatkov krasnopoyasnogo dinidona v SSSR [The first finding of fossil remains of the red-belted Dinodon in the USSR]. *Vestnik Zoologii*, no. 5, p. 85. (In Russian)
- Ananjeva, N. B., Orlov, N. L., Khalikov, R. G. et al. (2006) *The reptiles of Northern Eurasia: Taxonomic diversity, distribution, conservation status*. Sofia: Pensoft Publ., 245 p. (In English)
- Chen, Y. (2020) *Quaternary snake fauna from Shanyangzhai Cave, Hebei, China*. Master's thesis. Xi'an, Northwest University, 71 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16640.66566> (In Chinese)
- Chen, Y., Li, Y.-X., Shi, J.-S. et al. (2021) Pleistocene fossil snakes (Squamata, Reptilia) from Shanyangzhai Cave, Hebei, China. *Historical Biology*, vol. 33, no. 5, pp. 699–711. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1658094> (In English)
- Dunaev, E. A., Orlova, V. F. (2017) *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Rossii. Atlas-opredelitel' [Amphibians and reptiles of Russia. Key atlas]*. 2nd ed. Moscow: Fiton XXI Publ., 328 p. (In Russian)
- Emelianov, A. A. (2018) *Amfibii i reptilii Sovetskogo Dal'nego Vostoka [Amphibians and reptiles of the Soviet Far East]*. Vladivostok: Dalnauka Publ., 416 p. (In Russian)
- Kharin, V. E., Akulenko, M. V. (2008) Redkie i maloizvestnye zmei Severo-Vostochnoj Evrasii. 1. O novoj nakhodke polosatogo poloza — *Hierophis spinalis* (Colubridae) na Dal'nem Vostoke Rossii [Rare and little-known snakes of Northeastern Eurasia. 1. A new record of *Hierophis spinalis* (Colubridae) from Russian Far East]. *Sovremennaya gerpetologiya — Current Studies in Herpetology*, vol. 8, iss. 2, pp. 160–169. (In Russian)
- Korotkov, Yu. M. (1985) *Nazemnye presmykayushchiesya Dal'nego Vostoka SSSR [Terrestrial reptiles of the Far East of the USSR]*. Vladivostok: "Dal'nevostochnoe knizhnoe izdatel'stvo" Publ., 136 p. (In Russian)
- Kuzmin, S. L., Maslova, I. V. (2005) *Zemnovodnye rossijskogo Dal'nego Vostoka [Amphibians of the Russian Far East]*. Moscow: KMK Scientific Press, 434 p. (In Russian)
- Lyashchevskaya, M. S., Bazarova, V. B., Dorofeeva, N. A., Leipe, C. (2022) Late Pleistocene–Holocene environmental and cultural changes in Primorye, southern Russian Far East: A review. *Quaternary International*, vol. 623, pp. 68–82. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2022.02.010> (In English)
- Maleeva, A. G. (1983) K metodike paleoekologicheskogo analiza teriofaun pozdnego kajnozoya [On the method of paleoecological analysis of the late Cenozoic theriofauna]. In: I. M. Gromov (ed.). *Istoriya i evolyutsiya sovremennoj fauny gryzunov [History and evolution of modern rodent fauna]*. Moscow: Nauka Publ., pp. 146–178. (In Russian)
- Maslova, I. V. (2016a) Brief ecological and faunistic review of terrestrial reptiles of the Russian Far East. In: *The 8th World Congress of Herpetology: Abstracts*. Hangzhou: World Congress of Herpetology Publ., p. 31. (In English)
- Maslova, I. V. (2016b) Okhrana amfibij i reptilij Dal'nego Vostoka Rossii [The protection of amphibians and reptiles in the Russian Far East]. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka — Nature Conservation Research*, vol. 1, no. 3, pp. 26–35. (In English)

- Maslova, I. V., Pokhilyuk, N. E. (2021) Distribution and ecology of rare red-backed rat snake *Oocatochus rufodorsatus* (Cantor, 1842) in Primorye Territory (Southern Russian Far East). *Biota i sreda prirodnikh territorij — Biota and Environment of Natural Areas*, no. 3, pp. 54–68. https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_3_5 (In English)
- Maslova, I. V., Portniagina, E. Yu. (2021) Korejskaya dolgokhlostka *Takydromus wolteri* Fischer, 1885 [Mountain Grass Lizard *Takydromus wolteri* Fischer, 1885]. In: *Krasnaya kniga Rossijskoj Federatsii. Zhivotnye [Red Data Book of the Russian Federation. Animals]*. 2nd ed. Moscow: All-Russian Research Institute of Environmental Protection Publ., pp. 460–461. (In Russian)
- Maslova, I. V., Orlov, N. L., Ryabov, S. A. (2021) Krasnopoyasnyj dinodon *Lycodon rufozonatum* Cantor, 1842 [Red-banded Dinodon *Lycodon rufozonatus* Cantor, 1842]. In: *Krasnaya kniga Rossijskoj Federatsii. Zhivotnye [Red Data Book of the Russian Federation. Animals]*. 2nd ed. Moscow: All-Russian Research Institute of Environmental Protection Publ., pp. 465–466. (In Russian)
- Maslova, I. V., Portnyagina, E. Yu., Sokolova, D. A. et al. (2018) O rasprostranении redkikh i ischezayushchikh amfibij i reptilij Primorskogo kraja (Dal'nij Vostok, Rossiya) [Distribution of rare and endangered amphibians and reptiles in Primorsky Krai (Far East, Russia)]. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka — Nature Conservation Research*, vol. 3, suppl. 1, pp. 61–72. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.052> (In English)
- Othman, S. N., Choe, M., Chuang, M.-F. et al. (2022) Across the Gobi Desert: Impact of landscape features on the biogeography and phylogeographically-structured release calls of the Mongolian Toad, *Strauchbufo raddei* in East Asia. *Evolutionary Ecology*, vol. 36, no. 6, pp. 1007–1043. <https://doi.org/10.1007/s10682-022-10206-4> (In English)
- Omelko, V. E., Kholin, S. K. (2017) Vekovaya izmenchivost' burozubok (Sorex, Eulipotyphla) Yuzhnogo Sikhote-Alinya v pozdnechetvertichnoe vremya [Secular variability of brown-toothed shrews (Sorex, Eulipotyphla) from the Southern Sikhote-Alin in the Late Quaternary]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoologicheskii Zhurnal*, vol. 96, no. 2, pp. 222–231. <https://doi.org/10.7868/S0044513416120102> (In Russian)
- Omelko, V. E., Kuzmin, Ya. V., Tiunov, M. P. et al. (2020) Pozdneplejstotsenovyje i golotsenovyje ostatki melkikh mlekopitayushchikh (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) iz peshchery Medvezhij Klyk na Dal'nem Vostoke Rossii [Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN — Proceedings of the Zoological Institute RAS*, vol. 324, no. 1, pp. 124–145. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.124> (In English)
- Panasenko, V. E., Kholin, S. K. (2011) Istoricheskiy aspekt izmenchivosti nizhnej chelyusti *Crociodura shantungensis* Miller, 1901 (Eulipotyphla: Soricidae) [Historical aspect of the lower jaw variability of *Crociodura shantungensis* Miller, 1901 (Eulipotyphla: Soricidae)]. *Amurskiy zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. 3, no. 4, pp. 391–396. (In Russian)
- Panasenko, V. E., Kholin, S. K. (2013) Evolyutsiya razmerov krasnozubykh burozubok (Eulipotyphla: Sorex Linnaeus, 1758) v pozdnechetvertichnoe vremya na yuge Sikhote-Alinya [Size evolution of red-toothed shrews (Eulipotyphla: Sorex Linnaeus, 1758) during the late Quaternary in southern Sikhote-Alin range]. In: I. V. Askeev, D. V. Ivanov (eds.). *Dinamika sovremennykh ekosistem v golotsene [Dynamics of modern ecosystems in the Holocene]*. Kazan: Otechestvo Publ., pp. 270–272. (In Russian)
- Panasenko, V. E., Tiunov, M. P. (2010) Naselenie melkikh mlekopitayushchikh (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) na yuzhnom Sikhote-Aline v pozdnom plejstotsene i golotsene [The population of small mammals (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) on the southern Sikhote-Alin in the Late Pleistocene and Holocene]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk — Bulletin of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*, no. 6, pp. 60–67. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2011-3-4-391-396> (In Russian)
- Portniagina, E. Yu., Maslova, I. V., Han, S.-H. (2019) Habitat and altitudinal distribution of two lizard species of genus *Takydromus* from the Northeast Asia (Far East of Russia, Republic of Korea). *Russian Journal of Herpetology*, vol. 26, no. 1, pp. 8–16. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2019-26-1-8-16> (In English)
- Prozorova, L. A., Kavun, K. V., Tiunov, M. P., Panasenko, V. E. (2006) O rasprostranении redchajshogo vida nazemnykh mollyuskov yuga Dal'nego Vostoka [About the area of the rarest land snail species of the southern Russian Far East]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk — Bulletin of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*, no. 6, pp. 83–85. (In Russian)
- Ratnikov, V. Yu. (1987) O znachenii gerpetofauny dlya paleogeografii i stratigrafii chetvertichnogo perioda [On the importance of herpetofauna for paleogeography and stratigraphy of the Quaternary period]. In: *Teoreticheskie i prikladnye aspekty sovremennoj paleontologii: tezisy dokladov XXXIII sessii Vsesoyuznogo paleontologicheskogo obshchestva [Theoretical and applied aspects of modern paleontology: Abstracts of reports of the XXXIII session of the All-Union Paleontological Society]*. Leningrad: Academy of Sciences of the Soviet Union Publ., pp. 59–60. (In Russian)

- Ratnikov, V. Yu. (1994) Presmykayushchiesya i khvostatye zemnovodnye — novye gruppy fauny v geologicheskikh issledovaniyakh Vostochno-Evropejskoj platformy [Reptiles and tailed amphibians — new groups of fauna in geological studies of the East European Platform]. *Vserossijskoe soveshchanie po izucheniyu chetvertichnogo perioda: tezisy dokladov* [All-Russian meeting on the study of the Quaternary period: Abstracts of reports]. Moscow: [s. n.], p. 199. (In Russian)
- Ratnikov, V. Yu. (1996) K metodike paleogeograficheskikh rekonstruktsij po iskopaemym ostatkam amfibij i reptilij pozdnego kajnozoya Vostochno-Evropejskoj platformy [Methods of paleogeographic reconstructions based upon fossil remains of amphibians and reptiles of the late Cenozoic of the East European Platform]. *Paleontologicheskij zhurnal — Paleontological Journal*, vol. 30, no. 1, pp. 75–80. (In Russian)
- Ratnikov, V. Yu. (2002) Pozdnekajnozoijskie zemnovodnye i cheshujchatye presmykayushchiesya Vostochno-Evropejskoj ravniny [Late Cenozoic amphibians and squamate reptiles of the East European plain]. In: G. V. Kholmovoj (ed.). *Trudy nauchno-issledovatel'skogo instituta geologii Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of the Research Institute of Geology of the Voronezh State University]. Iss. 10. Voronezh: Voronezh University Publ., 138 p. (In Russian)
- Ratnikov, V. Yu. (2004) Identification of some Eurasian species of *Elaphe* (Colubridae, Serpentes) on the basis of vertebrae. *Russian Journal of Herpetology*, vol. 11, no. 2, pp. 91–98. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2004-11-2-91-98> (In English)
- Ratnikov, V. Yu. (2016) Dynamics of East European modern amphibian and reptile species distribution areas and their potential use in Quaternary stratigraphy. *Comptes Rendus Palevol*, vol. 15, no. 6, pp. 721–730. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2015.08.003> (In English)
- Ratnikov, V. Yu. (2022) Comparative osteology of two Far Eastern species of ratsnakes (Serpentes: Colubridae), *Elaphe dione* (Pallas, 1773) and *E. Schrenckii* (Strauch, 1873), for the purpose of palaeontological studies. *Asian Herpetological Research*, vol. 13, no. 1, pp. 1–22. <https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.210021> (In English)
- Ratnikov, V. Yu., Maslova, I. V., Omelko, V. E., Tiunov, M. P. (2023) Zemnovodnye pozdnego golotsena iz otlozhenij peshchery Medvezhij Klyk na khrebte Lozovyj (Yuzhnyj Sikhote-Alin', Primorskij Kraj) [Late Holocene amphibians from the Medvezhij Klyk Cave of the Lozovy Ridge (Southern Sikhote-Alin, Primorsky Krai)]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. 15, no. 2, pp. 420–434. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-420-434> (In Russian)
- Tiunov, M. P. (2016) Changes in the fauna of bats in the south of the Russian Far East since the late Pleistocene. *Quaternary International*, vol. 425, pp. 464–468. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.09.061> (In English)
- Tiunov, M. P., Panasenko, V. E. (2010) K istorii rasprostraneniya amurskogo lemminga (*Lemus amurensis*) v pozdneplejstotsen–golotsenovom vremeni na territorii yuga Dal'nego Vostoka [The distribution history of the Amur brown lemming (*Lemus amurensis*) in the Late Pleistocene–Holocene in the southern Far East of Russia]. *Russkij Teriologicheskij Zhurnal — Russian Journal of Theriology*, vol. 9, no. 1, pp. 33–37. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.9.1.05> (In English)
- Tiunov, M. P., Golenishchev, F. N., Voyta, L. L. (2016) The first finding of *Mimomys* in the Russian Far East. *Acta Paleontologica Polonica*, vol. 61, no. 1, pp. 205–210. <https://doi.org/10.4202/app.00082.2014> (In English)
- Szyndlar, Z. (1984) Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, vol. 28, no. 1, pp. 1–156. (In English)
- Szyndlar, Z. (1991a) A review of Neogene and Quaternary snakes of central and eastern Europe. Part 1: Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. *Estudios Geologicos-madrid*, vol. 47, pp. 103–126. (In English)
- Szyndlar, Z. (1991b) A review of Neogene and Quaternary snakes of central and eastern Europe. Part 2: Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios Geologicos-madrid*, vol. 47, pp. 237–266. (In English)
- Uetz, P., Freed, P., Aquilar, R. et al. (eds.). (2023) *The reptile database*. [Online]. Available at: <http://www.reptile-database.org> (accessed 28.03.2024). (In English)
- Zhao, W. G. (2008) *The amphibia and reptilia fauna of Heilongjiang, China*. Beijing: Science Press, 249 p. (In Chinese)

Для цитирования: Ратников, В. Ю., Маслова, И. В., Омелько, В. Е., Тиуно, М. П. (2024) Чешуйчатые пресмыкающиеся позднего голоцена из отложений пещеры Медвежий Клык на хребте Лозовый (Южный Сихотэ-Алинь, Приморский край). *Амурский зоологический журнал*, т. XVI, № 3, с. 763–781. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-763-781>

Получена 10 апреля 2024; прошла рецензирование 19 июня 2024; принята 12 августа 2024.

For citation: Ratnikov, V. Yu., Maslova, I. V., Omelko, V. E., Tiunov, M. P. (2024) Late Holocene squamated reptiles from the Medvezhij Klyk Cave on the Lozovy Ridge (Southern Sikhote-Alin, Primorsky Krai). *Amurian Zoological Journal*, vol. XVI, no. 3, pp. 763–781. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-763-781>

Received 10 April 2024; reviewed 19 June 2024; accepted 12 August 2024.