

УДК 599.742.21–22:591.431.4

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЕТВЕРТЫХ ПРЕМОЛЯРОВ БУРОГО (*URSUS ARCTOS*) И БЕЛОГО (*URSUS MARITIMUS*) МЕДВЕДЕЙ (CARNIVORA, URSIDAE)

© 2018 г. Д. О. Гимранов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620008, Россия
e-mail: djulfa250@rambler.ru

Поступила в редакцию 12.05.2017 г.

Изучено строение верхнего и нижнего четвертого премоляра бурого (*Ursus arctos*) и белого (*U. maritimus*) медведей, выделены морфотипы зубов, приведены описания. Представлена частота встречаемости морфотипов как в отдельных выборках, так и для вида в целом. Установлено, что бурый медведь обладает большей степенью морфотипического разнообразия премоляров. В отличие от белого медведя бурому медведю свойственны более сложное строение коронок и более широкая географическая изменчивость значений показателя усложненности зуба. Популяции бурого медведя, населяющие о-в Хоккайдо, имеют самые высокие значения показателя усложненности р4 и достаточно высокое разнообразие морфотипов. Эволюционные изменения последних премоляров в подроде *Ursus* характеризуются упрощением жевательной поверхности, наиболее ярко это выражено у *U. maritimus*. Зубы белого медведя в целом больше приспособлены к хищничеству, чем премоляры бурого медведя. По причине быстрой адаптации в направлении гиперкарнивории премоляры *U. maritimus* приобрели специализированный облик и множество специфических черт. По обоим зубам можно проводить достаточно достоверную видовую идентификацию двух обсуждаемых видов.

Ключевые слова: изменчивость, зубы, морфотипы, премоляр, бурый медведь, белый медведь, усложненность, видовая дифференциация

DOI: 10.7868/S0044513418020095

Публикация является продолжением работы по изучению изменчивости зубов бурого (*Ursus arctos* L. 1758) и белого (*U. maritimus* Phipps 1774) медведей. Ранее опубликованы результаты исследования по изменчивости резцов у этих видов (Гимранов, Косинцев, 2017). В настоящей статье внимание будет сконцентрировано на последних премолярах верхней (P4) и нижней (p4) челюсти. Выбор именно этих зубов обусловлен их схожим строением, они существенно отличаются от моляров, которые более приспособлены к измельчению пищи. По сравнению с другими, достаточно редуцированными премолярами, P4 и p4 имеют все основные элементы коронки и участвуют в окклюзии. Актуальность выбора именно бурого и белого медведей в рамках изучения изменчивости зубов хищных млекопитающих охарактеризована в предыдущей работе (Гимранов, Косинцев, 2017). Там же приводится обзор литературных данных по проблеме изменчивости зубов у представителей рода *Ursus*. В задачи настоящего исследования входят описание морфотипов последних премоляров

и составление морфотипических схем; вычисление показателя усложненности коронки зуба и описание видовых диагностических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы краниологические коллекции Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Музея ИЭРиЖ УрО РАН, зоологического музея ТомГУ, коллекционных фондов ИСиЭЖ СО РАН, The Hokkaido University Museum (Саппоро, Япония), Hokkaido Museum (Саппоро, Япония), Department of Archaeology, the University of Tokyo (Токио, Япония), Shiretoko Museum (Шари, Япония). Географическое распределение изученных выборок медведей приведено в работе по изменчивости резцов (Гимранов, Косинцев, 2017, рис. 1).

Локалитеты изученных особей (черепов) бурого медведя объединены в крупные выборки. Кавказ горный: Азербайджанская Республика ($n = 4$), Грузия ($n = 5$), Республика Абхазия ($n = 2$), Республика

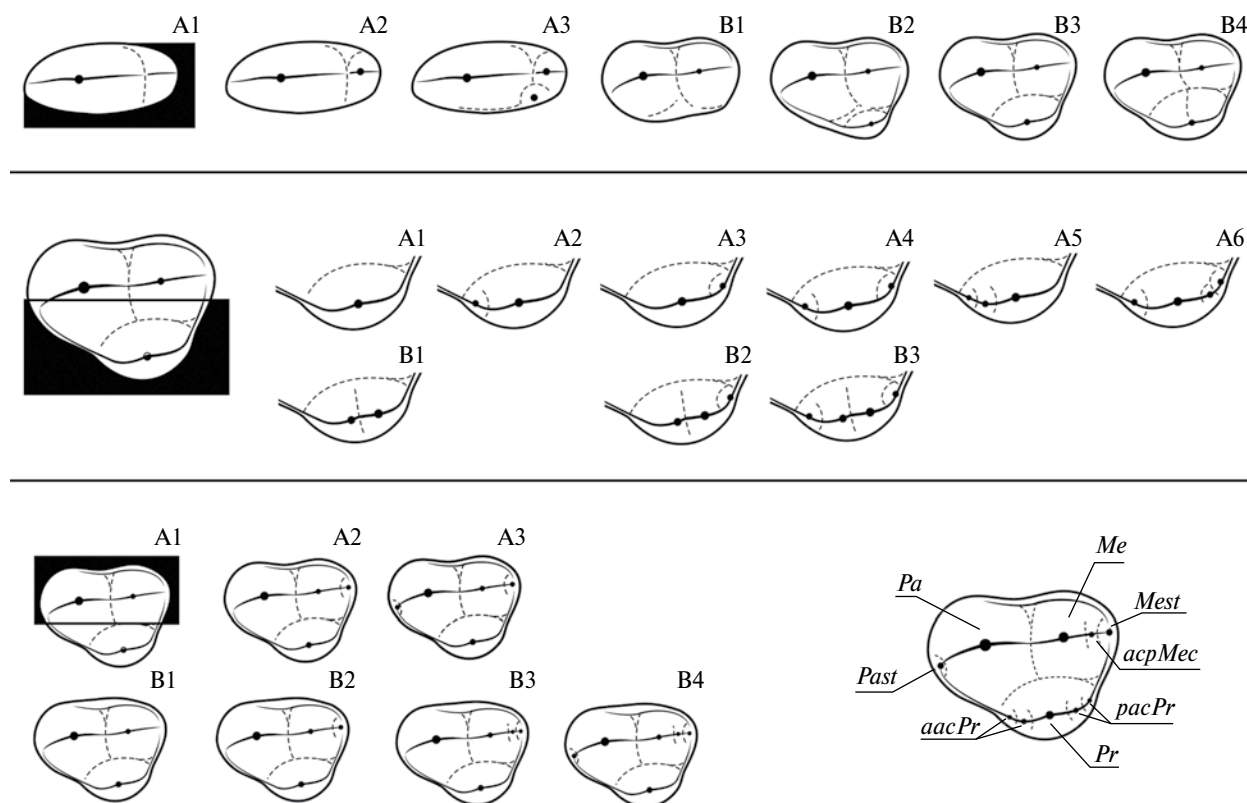


Рис. 1. Морфотипы P4 бурого и белого медведей (название элементов зуба см. табл. 2).

Дагестан ($n = 6$), Карачаево-Черкесская Республика ($n = 5$), Республика Северная Осетия-Алания ($n = 20$), Чеченская Республика ($n = 6$); Кавказ равнинный: Республика Адыгея ($n = 43$), Краснодарский край ($n = 13$); Центр европейской части России: Костромская обл. ($n = 5$), Московская обл. ($n = 1$), Смоленская обл. ($n = 4$), Тверская обл. ($n = 6$), Ярославская обл. ($n = 1$); Север европейской части

России: Архангельская обл. ($n = 4$), Вологодская обл. ($n = 12$), Ленинградская обл. ($n = 38$), Мурманская обл. ($n = 4$), Новгородская обл. ($n = 13$), Псковская обл. ($n = 8$), Республика Карелия ($n = 8$); Урал южный: Республика Башкортостан ($n = 12$), Оренбургская обл. ($n = 1$); Урал северный и средний: Коми ($n = 31$); Свердловская обл. ($n = 22$); Пермская обл. ($n = 3$), Тюменская обл. ($n = 2$), Ханты-Мансийский

Таблица 1. Характеристика выделенных морфотипов зубов бурого и белого медведей

Зуб	Часть зуба	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
P4	Метакон–протоконный отдел (<i>Me–Pr</i>)	A1	1.5	Имеются паракон (<i>Pa</i>) и редуцированный метакон (<i>Me</i>) в виде гребня
		A2	2	Имеются паракон и редуцированный метакон в виде бугра
		A3	3	Имеются паракон, редуцированный метакон в виде бугра и маленький протокон (<i>Pr</i>)
		B1	2.5	Имеются паракон и метакон нормального размера (лишь немного уступающий по размерам первому бугру)
		B2	3.5	Имеются паракон, метакон нормального размера и маленький протокон
		B3	4	Имеются паракон, метакон нормального размера и протокон средней величины
		B4	4.5	Имеются паракон, метакон нормального размера и большой, массивный протокон

Таблица 1. Продолжение

Зуб	Часть зуба	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
P4	Протокон (<i>Pr</i>)	A1	1	Имеется одновершинный протокон
		A2	2	Имеются одновершинный протокон и добавочный антериальный бугорок (<i>aacPr – anterior additional cusp of Protocone</i>)
		A3	2	Имеются одновершинный протокон и добавочный постериальный бугорок (<i>pacPr – posterior additional cusp of Protocone</i>)
		A4	3	Имеются одновершинный протокон и добавочные антериальный и постериальный бугорки
		A5	3	Имеются одновершинный протокон и два добавочных антериальных бугорка
		A6	4	Имеются одновершинный протокон, добавочный антериальный бугорок и два добавочных постериальных бугорка
		B1	2	Имеется двuverшинный протокон
		B2	3	Имеются двuverшинный протокон и добавочный постериальный бугорок
		B3	4	Имеются двuverшинный протокон и добавочные антериальный и постериальный бугорки
	Паракон–метаконный отдел (<i>Pa–Me</i>)	A1	1	Форма основания буккального края коронки вогнутая. Паракон и метакон без дополнительных элементов
		A2	2	Форма основания буккального края коронки вогнутая. Имеется метастиль (<i>Mest</i>)
		A3	3	Форма основания буккального края коронки вогнутая. Имеются парастиль (<i>Past</i>) и метастиль
		B1	1	Форма основания буккального края коронки ровная или немного выпуклая. Паракон и метакон без дополнительных элементов
		B2	2	Форма основания буккального края коронки ровная или немного выпуклая. Имеется метастиль
B3		3	Форма основания буккального края коронки ровная или немного выпуклая. Имеются метастиль и добавочный бугорок на дистальном лезвие метакона – <i>additional cusp posterior of Metacone (acpMet)</i>	
B4		4	Форма основания буккального края коронки ровная или немного выпуклая. Имеются парастиль, метастиль и добавочный бугорок на дистальном лезвие метакона	
p4	A1	1	Зуб имеет простое строение, без дополнительных элементов	
	A2	1.5	Имеется металофид (<i>Mlphd</i>) разной степени выраженности	
	A3	2	Имеется метаконид (<i>Med</i>) разной степени выраженности	
	A4	3	Имеется добавочный бугорок между протоконидом (<i>Prd</i>) и метаконидом	
	B1	2	Имеется гипоконид (<i>Hyd</i>)	
	B2	2.5	Имеются хорошо выраженный металофид и, либо гипоконид, либо гипоконулид (<i>Hld</i>)	
	B3	3	Имеются метаконид и, либо гипоконид, либо гипоконулид	
	B4	4	Имеются метаконид, гипоконид, гипоконулид и ряд маленьких добавочных бугорков на дистальном гребне протокониды и металофиде (количество их может варьировать от 1 до 4)	

Таблица 1. Окончание

Зуб	Часть зуба	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
р4		C1	2.5	Имеются параконид (<i>Pad</i>) и металофид разной степени выраженности
		C2	3.5	Имеются параконид, хорошо выраженный металофид и, либо гипоконид, либо гипоконулид
		C3	4.5	Имеются параконид, хорошо выраженный металофид, гипоконид и гипоконулид
		C4	3	Имеются параконид и метаконид. Параконид может быть достаточно массивным
		C5	4	Имеются параконид, метаконид и гипоконид
		C6	5	Имеются параконид, метаконид, гипоконид, гипоконулид и ряд маленьких добавочных бугорков на дистальном гребне протокониды и металофиде (количество их может варьировать от 1 до 4)

Фактор – показатель усложненности коронки зуба, или Factor, по: Rabeder (1999).

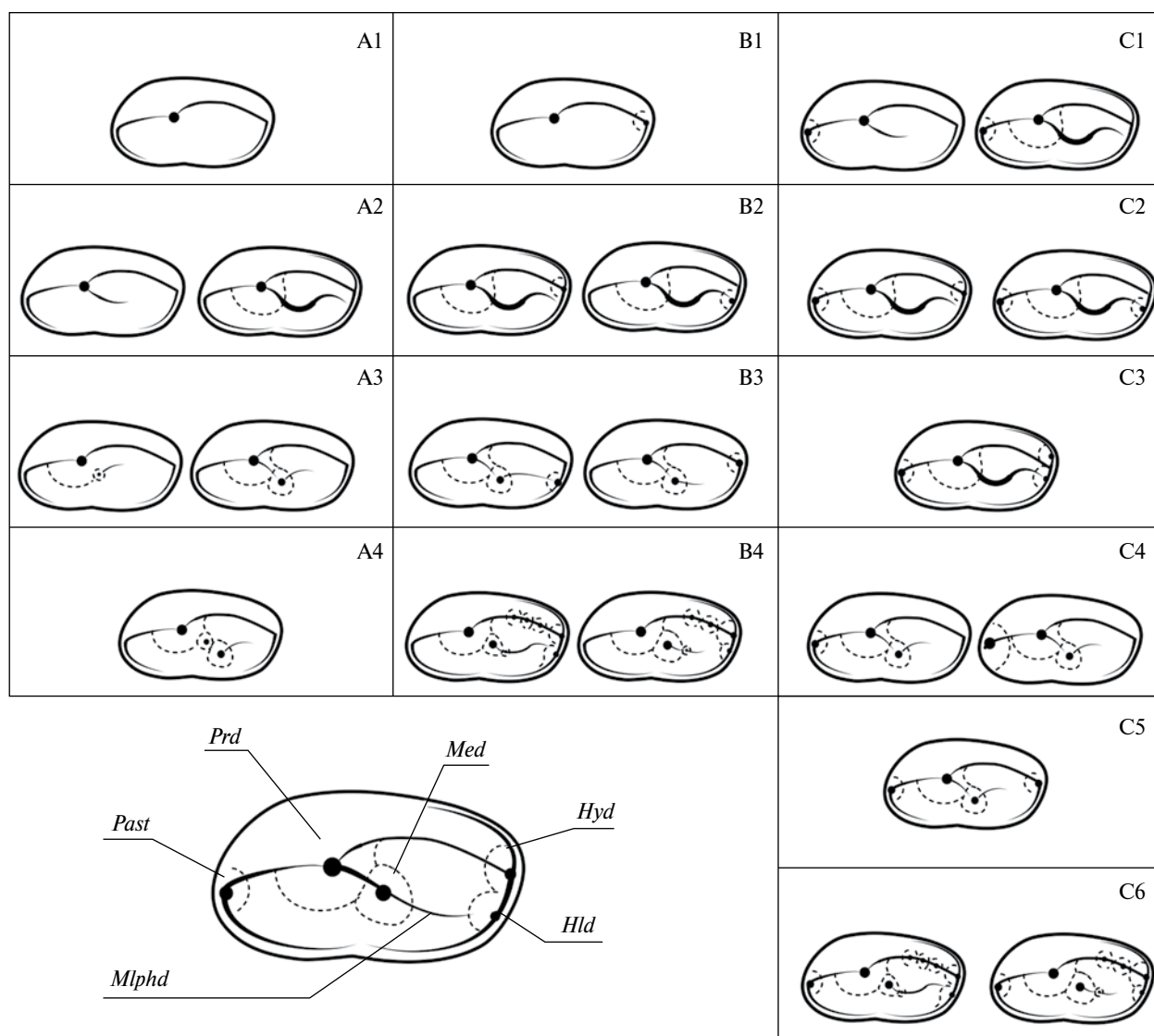


Рис. 2. Морфотипы р4 бурого и белого медведей (название элементов зуба см. табл. 2).

Таблица 2. Частоты морфотипов Р4 (%) у самцов и самок бурых медведей и статистический уровень их различий, с использованием критерия χ^2

Морфотип	Р4									
	Камчатка					Кавказ				
	♂ (n=35)	♀ (n=20)	df	χ^2	p	♂ (n=48)	♀ (n=32)	df	χ^2	p
A1	6	15				17	19			
A2	14	10				17	9			
A3	0	0				0	0			
B1	40	35	3	1.47	0.688	56	56	4	2.364	0.669
B2	40	40				8	16			
B3	0	0				2	0			
B4	0	0				0	0			

Таблица 3. Частоты морфотипов р4 (%) у самцов и самок бурых медведей и статистический уровень их различий, с использованием критерия χ^2

Морфотип	р4									
	Камчатка					Кавказ				
	♂ (n=33)	♀ (n=20)	df	χ^2	p	♂ (n=42)	♀ (n=30)	df	χ^2	p
A1	0	0				2	0			
A2	36	20				19	17			
A3	33	20				17	17			
A4	0	0				2	3			
B1	0	0				0	0			
B2	0	5				10	23			
B3	0	0	7	8.34	0.304	2	0	11	10.24	0.509
B4	6	20				10	3			
C1	0	5				5	0			
C2	0	0				12	3			
C3	0	0				0	0			
C4	18	25				7	13			
C5	3	5				7	17			
C6	3	0				7	3			

автономный округ (n = 3), Ямало-Ненецкий автономный округ (n = 1), Урал северный без точного локалитета (n = 10); Западная Сибирь: Новосибирская обл. (n = 4), Томская обл. (n = 34), Тюменская обл. (n = 33); Алтай: Республика Алтай (n = 24); Прибайкалье: Иркутская обл. (n = 23); Центральная Сибирь: Красноярский край (n = 26); Восточная Сибирь: Республика Саха (n = 12), Магаданская обл. (n = 4), Чукотский автономный округ (n = 2); Приморье: Приморский край (n = 16); Камчатка:

Камчатский край (n = 123); острова Дальнего Востока: Сахалинская обл. (n = 11); Япония: западная часть о-ва Хоккайдо (n = 38), центральная часть о-ва Хоккайдо (n = 53), восточная часть о-ва Хоккайдо (n = 53), без точного локалитета о-в Хоккайдо (n = 26). Общая выборка по виду 775 особей.

Локалитеты и число изученных особей (черепов) белого медведя: группа “Ямал” включает в себя экземпляры из Архангельской обл. (n = 28)

Таблица 4. Частота ассиметричных морфотипов премоляров (%) у бурых и белых медведей

Вид	P4			p4
	Метакон– протоконный отдел (Me–Pr)	Протокон (Pr)	Паракон– метаконный отдел (Pa–Me)	
<i>U. arctos</i>	0.0	0.5	4.0	0.8
<i>U. maritimus</i>	0.0	20.0	3.0	0.5

и Ямало-Ненецкого автономного округа ($n = 18$); группа “Таймыр” состоит из экземпляров, собранных с севера Красноярского края ($n = 68$); группа “Сибирь (северо-восток)” включает в себя экземпляры с севера Республики Саха ($n = 27$) и из Чукотского автономного округа ($n = 55$), группа “Северный Ледовитый океан” состоит из экземпляров, не имеющих точных локалитетов ($n = 31$). Общая выборка по виду 227 особей.

Число изученных зубов *U. arctos* составляет 1471 экземпляр ($P4 = 760$, $p4 = 711$). Число изученных зубов *U. maritimus* составляет 424 экземпляра ($P4 = 226$, $p4 = 198$). Характеристика выделенных морфотипов приведена в табл. 1. При описании морфотипов P4 изучали форму основания буккальной части коронки зуба, развитость метакона и протокона, а также наличие дополнительных бугорков на трех главных вершинах (рис. 1). При описании морфотипов p4 изучали жевательную поверхность коронки зуба, анализировали развитие метаконидного комплекса и число бугорков на передней и задней частях зуба (рис. 2). При описании структуры коронки премоляров и проведении морфотипического анализа авторы опирались на отечественные и зарубежные работы (Барышников, 2007; Гимранов, Косинцев, 2017; Hershkovitz, 1971; Rabeder, 1999; Rabeder et al., 2009). Показатель усложненности рассчитывали на основе частоты встречаемости простых и сложных морфотипов (Rabeder, 1999). Значение фактора для каждого морфотипа приведено в табл. 1. Разделение выборок по полу не производили. Были проанализированы премоляры у особей бурого медведя с известным полом для оценки степени проявления полового диморфизма в частотах морфотипов. Статистически значимые различия между самцами и самками отсутствуют (табл. 2, табл. 3), поэтому выборки проанализированы без разделения особей по полу.

В работе использованы зубы с нестертыми элементами коронок. В табл. 4 приведено количество ассиметричных морфотипов у двух видов медведей. Экземпляры, имеющие разные морфотипы одного и того же зуба на правой и левой челюсти (ассиметричные) и составляющие в выборке не более 4%, из анализа исключены. В случае с *U. maritimus* ассиметричные морфотипы, которые составляют 20%, записывались поочередно на левой и правой

сторонах челюсти. При встрече у одной особи двух разных морфотипов (например, A1 и A2) приоритет описания отдавался первому морфотипу (A1), в следующей подобной ситуации приоритет отдавался второму морфотипу (A2). Подобная практика, на наш взгляд, достаточно оправдана, так как статистической связи морфотипа с определенной стороной челюсти не наблюдалось. Выборки о-ва Хоккайдо сгруппированы в соответствии с группами, выделенными на основании молекулярно-генетических данных (Hirata et al., 2013). Статистическая оценка различий в долях морфотипов между материковыми и островными популяциями бурого медведя, а также между двумя видами медведей проводилась с помощью критерия χ^2 . Расчет значений χ^2 проведен с использованием пакета PAST (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Четвертый премоляр верхней челюсти (P4). Морфотипы паракон–метаконного отдела коронки. Большинство редких морфотипов (A3 и B4) присутствуют у медведей Урала (табл. 5). Только на Кавказе встречен морфотип B3. В целом у *U. arctos* доминирующим морфотипом является B2 (B1 выступает субдоминантом). В популяциях же бурого медведя Кавказа и Дальнего Востока доминирует морфотип B1, а субдоминантным морфотипом является B2. На о-ве Хоккайдо значительно доминирует морфотип B2. Распределение морфотипов у островных бурых медведей выглядит достаточно однородно. Можно отметить своеобразие восточной популяции о-ва Хоккайдо, которое проявляется в увеличении количества морфотипов A1 и B1 (табл. 5). Между выборками бурых медведей с материка и о-ва Хоккайдо обнаружены значимые статистические различия в частотах морфотипов паракон–метаконного отдела (табл. 8). У *U. maritimus* доминирующими морфотипами являются A2 (82%). Отметим, что в выборке из Таймыра наблюдается самое низкое разнообразие морфотипов у этого вида, присутствуют только морфотипы A2 и B2. Между двумя видами медведей выявлены достоверно значимые различия (табл. 8).

Таблица 5. Частоты и число морфотипов паракон–метаконного отдела P4

Вид	Географическая область		Морфотипы						N	
			A1	A2	A3	B1	B2	B3		B4
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	<i>n</i>	8	5	0	28	6	0	0	47
		%	17.0	10.6	0.0	59.6	12.8	0.0	0.0	
	Кавказ равнинный	<i>n</i>	8	8	0	31	7	1	0	55
		%	14.5	14.5	0.0	56.5	12.7	1.8	0.0	
	Центр европейской части России	<i>n</i>	1	1	0	2	12	0	0	16
		%	6.3	6.3	0.0	12.4	75.0	0.0	0.0	
	Север европейской части России	<i>n</i>	1	8	0	25	51	0	0	85
		%	1.2	9.4	0.0	29.4	60.0	0.0	0.0	
	Средний и Северный Урал	<i>n</i>	3	5	1	20	41	0	1	71
		%	4.2	7.0	1.4	28.2	57.8	0.0	1.4	
	Южный Урал	<i>n</i>	0	0	0	4	7	0	0	11
		%	0.0	0.0	0.0	36.4	63.6	0.0	0.0	
	Западная Сибирь	<i>n</i>	2	5	0	18	44	0	0	69
		%	2.9	7.2	0.0	26.1	63.8	0.0	0.0	
	Алтай	<i>n</i>	0	3	0	7	14	0	0	24
		%	0.0	12.5	0.0	29.2	58.3	0.0	0.0	
	Центральная Сибирь	<i>n</i>	3	6	0	7	10	0	0	26
		%	11.5	23.1	0.0	26.9	38.5	0.0	0.0	
	Прибайкалье	<i>n</i>	1	3	0	8	11	0	0	23
		%	4.3	13.0	0.0	34.9	47.8	0.0	0.0	
	Приморье	<i>n</i>	3	6	0	0	6	0	0	15
		%	20.0	40.0	0.0	0.0	40.0	0.0	0.0	
	Острова Дальнего Востока	<i>n</i>	1	4	0	0	6	0	0	11
		%	9.1	36.4	0.0	0.0	54.5	0.0	0.0	
	Камчатка	<i>n</i>	11	14	0	52	46	0	0	123
		%	8.9	11.4	0.0	42.3	37.4	0.0	0.0	
	Север Дальнего Востока	<i>n</i>	4	3	0	5	3	0	0	15
		%	26.7	20.0	0.0	33.3	20.0	0.0	0.0	
Общее	<i>n</i>	46	71	1	207	264	1	1	591	
	%	7.8	12.0	0.2	35.0	44.7	0.2	0.2		
Остров Хоккайдо (запад)	<i>n</i>	1	4	0	7	26	0	0	38	
	%	2.6	10.5	0.0	18.4	68.5	0.0	0.0		
Остров Хоккайдо (центр)	<i>n</i>	2	6	0	8	37	0	0	53	
	%	3.8	11.3	0.0	15.1	69.8	0.0	0.0		
Остров Хоккайдо (восток)	<i>n</i>	5	9	0	11	28	0	0	53	
	%	9.4	17.0	0.0	20.8	52.8	0.0	0.0		
Остров Хоккайдо*	<i>n</i>	0	3	0	5	17	0	0	25	
	%	0.0	12.0	0.0	20.0	68.0	0.0	0.0		

Таблица 5. Окончание

<i>U. arctos</i>	Общее	<i>n</i>	8	22	0	31	108	0	0	169
		%	4.7	13.0	0.0	18.3	63.9	0.0	0.0	
<i>U. arctos</i>	Общее по виду	<i>n</i>	54	93	1	238	372	1	1	760
		%	7.1	12.2	0.1	31.3	48.9	0.1	0.1	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	<i>n</i>	5	32	0	2	7	0	0	46
		%	10.9	69.6	0.0	4.3	15.2	0.0	0.0	
	Таймыр	<i>n</i>	0	55	0	0	12	0	0	67
		%	0.0	82.1	0.0	0.0	17.9	0.0	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	<i>n</i>	3	70	0	1	8	0	0	82
		%	3.7	85.3	0.0	1.2	9.8	0.0	0.0	
	Северный Ледовитый океан*	<i>n</i>	1	28	0	0	2	0	0	31
		%	3.2	90.3	0.0	0.0	6.5	0.0	0.0	
	Общее по виду	<i>n</i>	9	185	0	3	29	0	0	226
		%	4.0	81.9	0.0	1.3	12.8	0.0	0.0	

* – локалитет не указан, *N* и *n* – число экземпляров.

Морфотипы метакон-протоконного отдела. Во всех представительных выборках ($N > 30$) бурого медведя доминирующим морфотипом является В3 (субдоминантный морфотип В4). Исключение составляет выборка с равнинного Кавказа, где соотношение морфотипов В3 и В4 имеет близкие значения (табл. 6). Только у *U. arctos*, обитающего на севере европейской части России, был отмечен морфотип В1. Популяции бурого медведя, обитающие на о-ве Хоккайдо, по частоте выделенных морфотипов не обнаруживают четких отличий между собой. Отметим лишь небольшое своеобразие восточной популяции присутствием морфотипа В2 и популяции, которая обитает в центральной части острова и которая отличается близкими значениями частот доминирующих морфотипов В3 и В4. Бурый медведь о-ва Хоккайдо имеет наименьшие статистические различия с материковым бурым медведем по морфотипам метакон–протоконного отдела (табл. 8). Морфотипы группы А у бурого медведя не обнаружены. Морфотипическое разнообразие у *U. maritimus* выше, чем у *U. arctos*. У белого медведя встречены все выделенные морфотипы, значительно доминирует морфотип В2. По частоте встречаемости редких морфотипов выборки белого медведя обладают достаточно сильным сходством. В выборках с Ямала и северо-востока Сибири отсутствует морфотип В4, а в выборке с Таймыра не встречен морфотип А1. Между двумя видами медведей установлены значимые статистические различия (табл. 8).

Морфотипы строения протокона. У бурого медведя значительно доминирует морфотип А1 (70%). Морфотип А2 во многих популяциях *U. arctos*

составляет менее 25%, за исключением популяций с Кавказа, где частота его колеблется от 27 до 34% (табл. 6). Наименьшее разнообразие морфотипов отмечено в выборках из Камчатки и севера Дальнего Востока. Наибольшее разнообразие морфотипов зарегистрировано в популяциях бурого медведя, обитающего на севере европейской части России. Так же, как и в материковых популяциях (куда мы относим и выборку с островов Дальнего Востока), на о-ве Хоккайдо значительно доминирует морфотип А1. Однако вторым по числу встречаемости на острове является морфотип А3, достигая 38% у медведей, обитающих в центральной части о-ва Хоккайдо. Восточная популяция имеет своеобразие, которое заключается в большем числе редких морфотипов. По строению протокона *U. arctos*, населяющий о-в Хоккайдо, достоверно отличаются от других популяций (табл. 8). Во всех выборках *U. maritimus* практически абсолютно доминирует морфотип А1 (93%). Редко встречаются морфотипы А2 и А3 в выборке с п-ова Ямал. У *U. maritimus*, обитающего на Таймыре, редко представлены морфотипы А3 и В1. Подобная ситуация наблюдается и в группе медведей с территории северо-востока Сибири, здесь единожды встречены морфотипы А3 и А4. Между бурым медведем и белым медведем, по частоте встречаемости обсуждаемых морфотипов, получены значимые статистические различия (табл. 8).

Четвертый премоляр нижней челюсти (р4). В большинстве выборок бурого медведя доминирует морфотип А3 (табл. 7). Субдоминантным морфотипом чаще всего является А2. В Прибайкалье и Приморье субдоминантным морфотипом

Таблица 6. Частоты и число морфотипов протокона P4

Вид	Географическая область	Метакон-протоконный отдел										N	Строение протокона										N								
		A1	A2	A3	B1	B2	B3	B4	A1	A2	A3		A4	A5	A6	B1	B2	B3													
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n	0	0	0	0	0	5	30	12	33	13	1	1	0	0	0	0	0	0	47	33	13	1	1	0	0	0	0	0	48
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	10.6	63.9	25.5	68.8	27.1	2.1	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0											
	Кавказ равнинный	n	0	0	0	0	3	25	28	32	19	2	1	2	0	0	0	0	0	56	32	19	2	1	2	0	0	0	0	56	
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	5.4	44.6	50.0	57.1	33.9	3.6	1.8	3.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0												
	Центр европейской части России	n	0	0	0	0	2	12	2	13	1	0	1	0	0	1	0	0	0	16	13	1	0	1	0	0	0	0	0	16	
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	12.5	75.0	12.5	81.1	6.3	0.0	6.3	0.0	0.0	6.3	0.0	0.0	0.0												
	Север европейской части России	n	0	0	0	1	7	55	24	62	12	5	9	2	0	2	0	0	1	93	62	12	5	9	2	0	2	0	1	93	
		%	0.0	0.0	0.0	1.1	8.0	63.3	27.6	66.5	12.9	5.4	9.7	2.2	0.0	2.2	0.0	2.2	0.0												
	Средний и Северный Урал	n	0	0	0	0	10	55	7	59	11	1	0	1	0	3	0	0	0	75	59	11	1	0	1	0	3	0	0	75	
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	13.9	76.4	9.7	78.7	14.7	1.3	0.0	1.3	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0												
	Южный Урал	n	0	0	0	0	1	10	0	8	1	2	0	0	0	0	0	0	0	11	8	1	2	0	0	0	0	0	0	11	
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	9.1	90.9	0.0	72.7	9.1	18.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0												
	Западная Сибирь	n	0	0	0	0	3	42	23	45	16	2	3	0	0	3	0	0	0	69	45	16	2	3	0	0	3	0	0	69	
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	4.4	61.8	33.8	65.3	23.2	2.9	4.3	0.0	0.0	4.3	0.0	0.0	0.0												
	Алтай	n	0	0	0	0	0	8	16	11	4	3	3	0	0	0	0	0	0	22	11	4	3	3	0	0	0	1	0	22	
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	33.3	66.7	50.0	18.3	13.6	13.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0												
Центральная Сибирь	n	0	0	0	0	1	15	12	20	3	2	3	0	1	1	0	0	0	30	20	3	2	3	0	1	1	0	0	30		
	%	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	53.5	42.9	66.7	10.0	6.7	10.0	0.0	0.0	3.3	3.3	0.0	0.0													
Прибайкалье	n	0	0	0	0	1	11	11	16	3	0	1	1	0	0	0	0	0	21	16	3	0	1	1	0	0	0	0	21		
	%	0.0	0.0	0.0	0.0	4.4	47.8	47.8	76.1	14.3	0.0	4.8	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0													
Приморье	n	0	0	0	0	0	7	8	9	5	0	2	0	0	0	0	0	0	16	9	5	0	2	0	0	0	0	0	16		
	%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	46.7	53.3	56.2	31.3	0.0	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0													
Острова Дальнего Востока	n	0	0	0	0	0	11	4	12	1	1	0	0	0	1	0	0	0	15	12	1	1	0	0	0	1	0	0	15		
	%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	73.3	26.7	79.9	6.7	6.7	0.0	0.0	0.0	6.7	0.0	0.0	0.0													
Камчатка	n	0	0	0	0	13	74	38	109	16	1	0	0	0	0	0	0	0	126	109	16	1	0	0	0	0	0	0	126		
	%	0.0	0.0	0.0	0.0	10.4	59.2	30.4	86.5	12.7	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0													

Таблица 7. Частоты и число морфотипов р4

Вид	Географическая область	Морфотипы														N	
		A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	C1	C2	C3	C4	C5	C6		
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n	2	10	4	1	0	4	1	4	2	5	0	2	3	3	41
		%	4.9	24.4	9.8	2.4	0.0	9.8	2.4	9.8	4.9	12.2	0.0	4.9	7.3	7.3	
	Кавказ равнинный	n	0	9	11	1	0	14	0	2	0	2	0	6	7	1	53
		%	0.0	17.0	20.8	1.9	0.0	26.4	0.0	3.8	0.0	3.8	0.0	11.3	13.2	1.9	
	Центр европейской части России	n	3	5	7	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	17
		%	17.6	29.4	41.2	0.0	0.0	5.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	0.0	
	Север европейской части России	n	2	34	37	0	0	1	0	0	1	0	0	11	1	0	87
		%	2.3	39.1	42.5	0.0	0.0	1.1	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	12.6	1.1	0.0	
	Средний и Северный Урал	n	5	14	37	0	0	2	0	2	1	0	0	4	1	1	67
		%	7.5	20.9	55.2	0.0	0.0	3.0	0.0	3.0	1.5	0.0	0.0	6.0	1.5	1.5	
	Южный Урал	n	0	2	7	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	12
		%	0.0	17.4	30.4	0.0	0.0	8.7	0.0	17.4	0.0	4.3	0.0	0.0	17.4	4.3	
	Западная Сибирь	n	1	17	21	1	0	5	0	3	1	1	1	7	4	1	62
		%	1.6	27.4	33.9	1.6	0.0	8.1	0.0	4.8	1.6	1.6	0.0	11.3	6.5	1.6	
	Алтай	n	0	4	7	0	0	2	0	4	0	1	0	0	4	1	23
		%	0.0	17.4	30.4	0.0	0.0	8.7	0.0	17.4	0.0	4.3	0.0	0.0	17.4	4.3	
Центральная Сибирь	n	0	3	8	0	0	1	0	3	1	1	0	2	1	1	21	
	%	0.0	14.3	38.1	0.0	0.0	4.8	0.0	14.3	4.8	4.8	0.0	9.5	4.8	4.8		
Прибайкалье	n	1	3	11	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	20	
	%	5.0	15.0	55.0	0.0	0.0	20.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0		
Приморье	n	1	2	4	0	0	4	0	0	1	1	1	2	1	0	16	
	%	6.3	12.5	25.0	0.0	0.0	25.0	0.0	0.0	6.3	6.3	0.0	12.5	6.3	0.0		
Острова Дальнего Востока	n	2	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	7	
	%	19	132	201	4	0	41	1	24	9	12	0	67	34	10		
Камчатка	n	1	24	37	0	0	1	0	6	1	1	0	30	7	2	110	
	%	0.9	21.8	33.6	0.0	0.0	0.9	0.0	5.5	0.9	0.9	0.0	27.3	6.4	1.8		
Север Дальнего Востока	n	1	4	8	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	18	
	%	5.6	22.2	44.4	5.6	0.0	5.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	0.0		
Общее	n	19	132	201	4	0	41	1	24	9	12	0	67	34	10	554	
	%	3.4	23.8	36.3	0.7	0.0	7.4	0.2	4.3	1.6	2.2	0.0	12.1	6.1	1.8		

Таблица 7. Окончание

Вид	Географическая область	Морфотипы														N	
		A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	C1	C2	C3	C4	C5	C6		
<i>U. arctos</i>	Остров Хоккайдо (запад)	n	0	3	1	0	1	14	5	5	0	2	0	0	0	3	34
		%	0.0	8.8	2.9	0.0	2.9	41.2	14.7	14.7	0.0	5.9	0.0	0.0	0.0	8.8	
	Остров Хоккайдо (центр)	n	0	6	4	0	0	10	6	10	0	1	2	4	1	2	46
		%	0.0	13.0	8.7	0.0	0.0	21.7	13.0	21.7	0.0	2.2	4.3	8.7	2.2	4.3	
	Остров Хоккайдо (восток)	n	0	4	9	0	0	9	9	16	11	0	0	0	0	2	51
		%	0.0	7.8	17.6	0.0	0.0	17.6	31.4	21.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.9	
	Остров Хоккайдо*	n	0	4	2	0	0	9	9	5	3	0	0	1	0	2	26
		%	0.0	15.4	7.7	0.0	0.0	34.6	19.2	11.5	0.0	0.0	0.0	3.8	0.0	7.7	
	Общее	n	0	17	16	0	1	42	32	29	0	3	2	5	1	9	157
		%	0.0	10.8	10.2	0.0	0.6	26.8	20.4	18.5	0.0	1.9	1.3	3.2	0.6	5.7	
Общее по виду	n	19	149	217	4	1	83	33	53	9	15	2	72	35	19	711	
	%	2.7	21.0	30.5	0.6	0.1	11.7	4.6	7.5	1.3	2.1	0.3	10.1	4.9	2.7		
Ямал	n	0	34	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	36	
	%	0.0	94.4	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	2.8	2.8	0.0	0.0	0.0	0.0		
Таймыр	n	9	50	0	0	0	2	0	0	7	0	0	0	0	0	68	
	%	13.2	73.5	0.0	0.0	0	2.9	0.0	0.0	10.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		
Сибирь (северо-восток)	n	2	50	0	0	0	4	0	0	3	5	0	0	0	0	64	
	%	3.1	78.1	0.0	0.0	0	6.3	0.0	0.0	4.7	7.8	0.0	0.0	0.0	0.0		
Северный Ледовитый океан*	n	0	23	0	0	0	3	0	0	3	1	0	0	0	0	30	
	%	0.0	76.7	0.0	0.0	0	10.0	0.0	0.0	10.0	3.3	0.0	0.0	0.0	0.0		
Общее по виду	n	11	157	0	0	0	9	0	0	14	7	0	0	0	0	198	
	%	5.6	79.3	0.0	0.0	0.0	4.5	0.0	0.0	7.1	3.5	0.0	0.0	0.0	0.0		

* — локалитет не указан, N и n — число экземпляров.

Таблица 8. Статистический уровень различий между частотами морфотипов премоляров медведей, оценка критерием χ^2

Зуб		Вид	χ^2	<i>p</i>	df	<i>N</i>
Р4	Паракон-метаконный отдел	<i>U. arctos</i> (материк)	24.30	0.0005	6	591
		<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				169
		<i>U. arctos</i>	423.00	<0.0001	6	760
		<i>U. maritimus</i>				226
	Метакон-протоконный отдел	<i>U. arctos</i> (материк)	12.71	0.005	3	598
		<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				175
		<i>U. arctos</i>	779.34	<0.0001	6	773
		<i>U. maritimus</i>				244
	Строение протокона	<i>U. arctos</i> (материк)	96.23	<0.0001	8	630
		<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				173
		<i>U. arctos</i>	49.41	<0.0001	8	803
		<i>U. maritimus</i>				194
р4	<i>U. arctos</i> (материк)	260.62	<0.0001	13	554	
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				157	
	<i>U. arctos</i>	311.58	<0.0001	13	711	
	<i>U. maritimus</i>				198	

В группу «материк» включена также выборка бурого медведя с островов Дальнего Востока.

становится В2, возможно, это связано с малочисленностью выборок ($n = 20$ и 16). Достаточно своеобразными выглядят кавказские популяции *U. arctos*, где для горного Кавказа доминантным морфотипом является А2, а для равнинного Кавказа – В2. Медведи, обитающие в горной части Кавказа, обладают наибольшим разнообразием морфотипов, и только у них, по сравнению с остальными материковыми выборками, присутствует морфотип В3. У бурых медведей на о-ве Хоккайдо преобладающими морфотипами являются В2, В3 и В4, что существенно отличает их от материковых популяций. У медведей, населяющих западную часть острова, доминирует морфотип В2, у медведей центральной части доминируют морфотипы В2 и В4, а у медведей, обитающих на востоке острова, доминирует морфотип В3. Наибольшее разнообразие морфотипов наблюдается в популяции *U. arctos* из центральной части о-ва Хоккайдо. Между выборками бурых медведей с материка и о-ва Хоккайдо получены значимые статистические различия (табл. 8). У белого медведя значительно доминирует морфотип А2 во всех выборках. В популяциях *U. maritimus*, обитающих на Северо-востоке Сибири, наблюдается наибольшее разнообразие морфотипов. Отметим, что популяция с Ямала по частоте встречаемости редких морфотипов наиболее отличается от других. Между двумя

видами медведей обнаружены значимые статистические различия (табл. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Четвертый премоляр верхней челюсти (Р4). Как и описание морфотипов, характеристика их сложности приведена отдельно для каждой части Р4 (табл. 9, рис. 3). Наименее усложненными морфотипами паракон–метаконного отдела обладают бурые медведи, обитающие на Кавказе и Камчатке. Напротив, сильно усложнен протокон у медведей, живущих в горной части Кавказа. Также на Кавказе у *U. arctos* усложнена метакон–протоконная часть Р4. В целом все части обсуждаемого зуба достаточно усложнены в популяциях медведей, населяющих Алтай, на Камчатке отмечена самая низкая степень усложненности (табл. 9, рис. 4). Значения показателей усложненности метакон–протоконной части зуба и строения протокона обнаруживают сходную тенденцию изменения с запада на восток в материковых и островных популяциях *U. arctos*. Медведи, населяющие о-в Хоккайдо, имеют более усложненный паракон–метаконный отдел и менее усложненный протокон и, в целом, более усложненный Р4 (табл. 9, рис. 4). У белого медведя мы наблюдаем увеличение усложненности паракон–метаконного отдела и уменьшение усложненности

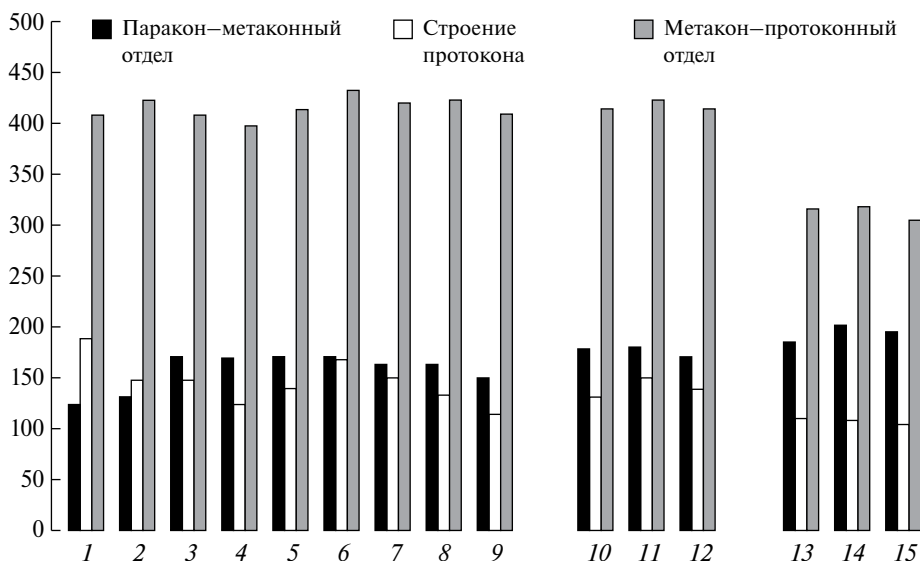


Рис. 3. Уровень усложненности Р4 в выборках бурого медведя и белого медведя. Бурый медведь: 1 – Кавказ горный, 2 – Кавказ равнинный, 3 – Север европейской части России, 4 – Урал северный и средний, 5 – Западная Сибирь, 6 – Алтай, 7 – Центральная Сибирь, 8 – Прибайкалье, 9 – Камчатка, 10 – о-в Хоккайдо (запад), 11 – о-в Хоккайдо (центр), 12 – о-в Хоккайдо (восток). Белый медведь: 13 – Ямал, 14 – Таймыр, 15 – Сибирь (северо-восток).

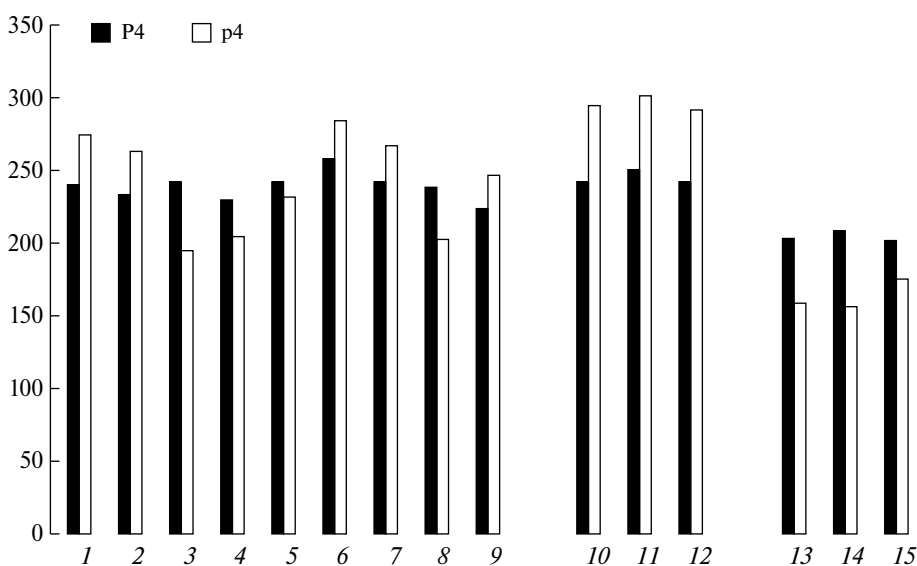


Рис. 4. Уровень усложненности премоляров в выборках бурого медведя и белого медведя. Бурый медведь: 1 – Кавказ горный, 2 – Кавказ равнинный, 3 – Север европейской части России, 4 – Урал северный и средний, 5 – Западная Сибирь, 6 – Алтай, 7 – Центральная Сибирь, 8 – Прибайкалье, 9 – Камчатка, 10 – о-в Хоккайдо (запад), 11 – о-в Хоккайдо (центр), 12 – о-в Хоккайдо (восток). Белый медведь: 13 – Ямал, 14 – Таймыр, 15 – Сибирь (северо-восток).

метакон–протоконного отдела с запада на восток. *U. maritimus* имеет более усложненную паракон–метаконную часть зуба в отличие от *U. arctos*. При этом белый медведь имеет самые низкие значения показателя усложненности остальных частей зуба и в целом менее усложненный Р4 (табл. 9, рис. 4). Сложность морфотипов паракон–метаконного отдела заключается в наличии и числе стилей. Эти бугорки расположены в одну линию с главными

буграми (параконном и метаконном), тем самым удлиняют главное лезвие зуба и участвуют в процессе разрезания пищи. Функционально противоположное значение имеет развитие протокона на Р4. Этот бугор у медведей участвует в процессе раздавливания пищи. Сложность строения протокона тесно связана со сложностью морфотипов метакон–протоконного отдела, которая выражается в степени развития метакона и протокона. Это заключение

Таблица 9. Показатель усложненности премоляров бурого и белого медведей

Вид	Географическая область	Паракон– метаконный отдел	Строение протокона	Метакон– протоконный отдел	P4	p4
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	123.4	188.2	407.4	239.7	274.4
	Кавказ равнинный	130.9	148.2	422.3	233.8	263.2
	Север европейской части России	169.4	147.3	408.0	241.6	194.3
	Средний и Северный Урал	167.6	122.7	397.9	229.4	203.7
	Западная Сибирь	171.0	139.1	414.7	241.6	232.3
	Алтай	170.8	168.2	433.3	257.4	284.8
	Центральная Сибирь	161.5	150.0	419.6	243.7	266.7
	Прибайкалье	160.9	133.3	421.7	238.6	202.5
	Камчатка	148.8	113.5	410.0	224.1	247.0
	Общее	156.0	145.6	415.0	238.9	241.0
	Остров Хоккайдо (запад)	178.9	131.6	414.5	241.7	295.6
	Остров Хоккайдо (центр)	181.1	149.1	423.2	251.1	301.1
	Остров Хоккайдо (восток)	169.8	140.0	414.3	241.4	291.2
	Общее	177.5	138.2	416.5	244.0	291.7
	Общее по виду	166.7	141.9	415.8	241.5	266.3
<i>U. maritimus</i>	Ямал	184.8	110.9	315.2	203.6	158.3
	Таймыр	200.0	107.8	316.1	208.0	156.6
	Сибирь (северо-восток)	195.1	104.7	304.5	201.4	175.0
	Общее по виду	194.2	107.1	308.0	203.1	166.6

подтверждается и тем, что в изученных нами выборках бурого медведя не найдены зубы, сочетающие упрощенные морфотипы паракон–метаконной части (B1 и B2), где протокон редуцирован, и усложненные морфотипы протокона (A2–B3). Так как строение протокона тесно связано со строением метакон–протоконного отдела, в популяциях бурого медведя в направлении с запада на восток показатели усложненности изменяются сходным образом. Подобного сходства не наблюдается у *U. maritimus* в результате того, что для протокона характерна слабая изменчивость. Стоит отметить, что только этот вид имеет простые варианты строения P4, когда метакон или протокон редуцированы (морфотипы A1–B1 метакон–протоконовой части). У *U. arctos* встречен единожды морфотип B1, морфотипы A1–A3 у этого вида отсутствуют.

Белый медведь относительно недавно отделился от общего ствола с бурыми медведями, и скорость фенотипических преобразований у этого вида достаточно высока (Hailer et al., 2012; Bidon et al., 2014). О быстрой адаптации к холодным условиям Арктики и переходу к полностью

хищническому образу жизни свидетельствует ряд полученных нами результатов морфотипического анализа. Во-первых, у белого медведя мало изменчив протокон, он становится небольшим и часто редуцируется до полного исчезновения. Наряду с этим зуб имеет тенденцию к утрачиванию метакона. P4 приобретает колющий хищнический вид с одной или двумя вершинами. Высокая скорость этих преобразований подтверждается большим количеством асимметричных морфотипов P4 (табл. 4). Видимо, признаки, не свойственные роду *Ursus* (редукция метакона), еще не закрепились основательно в генотипе белого медведя. На наш взгляд, можно с уверенностью прогнозировать окончательную потерю протокона и сильную редукцию метакона P4 в дальнейшей эволюции этого вида. Благодаря таким существенным различиям в строении P4 двух обсуждаемых видов медведей возможно проводить достоверную видовую дифференциацию.

Четвертый премоляр нижней челюсти (p4). Характеризуя морфотипическую изменчивость этого зуба, отметим, что так же, как и для P4,

наиболее усложненные морфотипы преобладают у бурых медведей, населяющих Алтай (табл. 9, рис. 4). Достаточно высока доля усложненных зубов у *U. arctos* на Кавказе и Камчатке. Наиболее простое строение р4 имеет в популяциях бурого медведя, обитающих на севере европейской части России. В отличие от материковых популяций *U. arctos* популяции, населяющие о-в Хоккайдо, имеют самые высокие значения показателя усложненности обсуждаемого зуба, которые достигают своего максимума в центре острова. У *U. maritimus* преобладают наиболее простые варианты строения р4. Белому медведю не свойственна столь сильная географическая изменчивость значений показателя усложненности зуба. Разнообразие морфотипов у этого вида намного ниже, чем у бурого медведя. Эти заключения также справедливы и по отношению к верхнему премоляру (табл. 9, рис. 4). Преобладающим морфотипом у бурого медведя является морфотип А3, который характеризуется наличием метаконида. Доминирующим морфотипом у белого медведя является морфотип А2, который характеризуется отсутствием метаконида. Остальные морфотипы, встреченные у белого медведя, также характеризуются отсутствием этого бугра (табл. 7). В популяциях бурого медведя морфотипы, имеющие метаконид, занимают 61%. Отсутствие метаконида на р4 является надежным видовым признаком для *U. maritimus*, и наряду с другими признаками этот признак позволяет отличать этот вид от *U. arctos*.

Наличие метаконида на нижнем четвертом премоляре не характерно для представителей большинства семейств хищных млекопитающих. Этот бугор, в той или иной степени выраженности, присутствует у таких всеядных животных, как барсуки, еноты, некоторые виды вивер. Как и на молярах, метаконид на р4 участвует в механизме измельчения, дробления пищи. У представителей рода *Ursus* он редко бывает хорошо выражен и достаточно развит, исключение составляет группа пещерных медведей, где часто наблюдается сложный метаконидный комплекс (Rabeder, 1999). Особенности простого строения р4 у белого медведя связаны с переходом на более плотоядную диету, когда такие элементы, как метаконид, становятся избыточными и постепенно редуцируются. Нижний премоляр, как и верхний, у *U. maritimus* приобретает более хищнический облик.

Эволюционные изменения премоляров в роде *Ursus*. Опираясь палеонтологическими и молекулярными данными, можно заключить, что премоляром для рода *Ursus* является *U. minimus* Devèze de Chabriol et Bouillet 1827, который появился на рубеже миоцена и плиоцена. В позднем плиоцене от него произошел *U. etruscus* G. Cuvier 1823, который позднее дал начало бурым и пещерным

медведям. Видообразование *U. thibetanus* G. Cuvier 1823 и *U. americanus* Pallas 1870, по-видимому, происходило в плиоцене (Барышников, 2007; Krause et al., 2008; Bon, Elalouf, 2010). Строение зубов гималайского медведя и барибала очень сходно с таковым у *U. minimus* и *U. etruscus*. Все четыре вида объединяются в отдельный подрод *Euarctos* (Барышников, 2007).

В связи с малочисленностью ископаемых находок *U. thibetanus* и *U. americanus* и дискуссионностью их филогенитических отношений внутри подрода *Euarctos* описать эволюцию четвертых премоляров в этой группе затруднительно. Отметим лишь тенденцию к усложнению Р4 в линии *U. minimus* – *U. etruscus*. У *U. minimus* Р4 демонстрирует примитивное строение: метакон намного меньше паракона, оба бугра не имеют стилей, протокон очень маленький без дополнительных бугорков (Барышников, 2007; Qiu et al., 2009). Отдаленное сходство наблюдается с морфотипом А3 метакон-протаконной части Р4. Нижний премоляр *U. minimus* тоже имеет примитивное строение: отсутствует метаконидный комплекс, имеются передний и задний бугорки в основании коронки (Барышников, 2007; Sabol et al., 2008; Qiu et al., 2009; Baryshnikov, Lavrov, 2013). Подобное строение напоминает морфотип С2, но без метаконидного комплекса. У *U. etruscus* усложняется Р4 (увеличивается метакон и появляются дополнительные бугорки на параконе), р4 практически не изменяется (Барышников, 2007; Petrucci, Sardella, 2009). Строение Р4 этрусского медведя несколько сходно с морфотипом В2 метакон-протаконной части и морфотипами А2, А3 протокона. Премоляры усложняются в линии *U. deningeri* – *U. savini*, *U. spelaeus*, достигая максимального усложнения у *U. savini* Andrews 1922. Р4 *U. deningeri* von Reichenau 1904 характеризуется наличием метастилия (морфотип А2) и заднего добавочного бугорка на протоконе (морфотип А3). Этому виду свойственно наличие метаконида (-ов), параконида и гипоконидного комплекса на р4 (Барышников, 2007; Rabeder et al., 2009; McFarlane et al., 2011). Остальным представителям подрода *Spelearctos* характерно наличие парастилей (морфотип В4) и различных добавочных бугорков на протоконе Р4 (морфотип В3). Нижний премоляр у пещерных медведей имеет очень сложный метаконидный комплекс и множество бугорков на задней части зуба (Барышников, 2007; Rabeder, 1999; Rabeder et al., 2009) и напоминает морфотип С6. Столь сильное усложнение зубов у пещерных медведей безусловно свидетельствует о возникновении специализации к измельчению пищи и увеличению степени участия в этом процессе последних премоляров. У плейстоценового бурого медведя, по сравнению с современным, Р4 имеет более сложное строение. Усложненность зуба связана с присутствием

переднего или заднего добавочных бугорков на протоcone (морфотипы А2–А4). Так же, как и для современного *U. arctos*, для плейстоценового бурого медведя характерно наличие метастилия (Marciszak et al., 2015). Ему же свойственно наличие переднего и заднего бугорков на р4, и иногда присутствует метаконид (Барышников, 2007; Garcia, Arsuaga, 2001; Pacher et al., 2007; Baryshnikov, 2010). В коллекциях нашего института хранятся премоляры бурого медведя из пещеры Жилище Сокола на Среднем Урале (Бачура, 2008) и из пещеры Северная на Северном Урале (Косинцев, Бачура, 2015). Зубы и кости медведей из этих местонахождений датируются поздним плейстоценом. Р4 (9 экз.) *U. arctos* из этих местонахождений не отличаются по строению от описанных в литературных источниках. Однако р4 имеет отличия. Два экземпляра нижнего премоляра не имеют переднего бугорка в основании коронки, три экземпляра не имеют задних бугорков в основании коронки. На всех пяти зубах не развит метаконид (морфотипы А2, В2, С1 и С3). В настоящее время у бурых медведей, населяющих территорию Урала, преобладают морфотипы р4, имеющие метаконид. Плейстоценовые находки черепов или нижних челюстей белого медведя с сохранившимися премолярами отсутствуют. Эволюционные изменения в строении последних премоляров у представителей подрода *Ursus* имеют тенденцию к упрощению зубов. Несмотря на то, что магистральная линия рода (*U. minimus* – *U. etruscus* – *U. arctos*) долгое время имела тенденцию к усложнению зубов, у современных бурых медведей преобладают простые варианты строения. Быстрая эволюция белого медведя в сторону упрощения зубной системы привела к сильной схожести его зубов с зубами предковых форм. Это явление нельзя трактовать как возврат к предковому состоянию, так как у белых медведей имеется множество прогрессивных особенностей, в отличие от древних таксонов (Барышников, 2007). Исходя из того, что в подрode *Ursus* проявляется тенденция к упрощению последних премоляров, продвинутыми морфотипами Р4 для бурых медведей будут являться В2 (метакон–протоконная часть), А1 (протокон) и А1, В1 (паракон–метаконная часть). Те же самые морфотипы являются продвинутыми для белых медведей. У *U. maritimus* продвинутыми морфотипами являются также А1–В1 (метакон–протоконная часть). Продвинутыми морфотипами р4 для обоих видов являются морфотипы, у которых отсутствует метаконид и добавочные бугорки на передней либо задней части основания коронки. Подобные морфотипы премоляров являются архаичными (примитивными) для медведей подрода *Spelearctos*. В эволюции последних премоляров у представителей рода *Ursus* мы наблюдаем чередование (смену) тенденций к упрощению и усложнению зубов,

с отделением специализированной группы пещерных медведей, которая впоследствии вымерла.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

23 варианта строения выделено и описано для верхнего четвертого премоляра. Наибольшее количество морфотипов этого зуба присутствует в выборке бурых медведей с севера европейской части России. Все части обсуждаемого зуба достаточно усложнены в популяциях медведей, населяющих Алтай, на Камчатке отмечена самая низкая степень усложненности. Несмотря на то что у белого медведя встречено самое большое число различных морфотипов метакон–протоконной части зуба, в целом этому виду свойственны низкое морфотипическое разнообразие и низкие значения усложненности Р4. 14 вариантов строения выделены и описаны для нижнего четвертого премоляра. У медведей, обитающих в горной части Кавказа, отмечено наибольшее количество (разнообразие) морфотипов. Нижний премоляр сильно усложнен у медведей, населяющих Алтай, на севере европейской части России обитают медведи, имеющие наименьшую степень усложненности обсуждаемого зуба. У *U. maritimus* разнообразие морфотипов намного ниже, чем у *U. arctos*, также этому виду не свойственна столь сильная географическая изменчивость значений показателя усложненности зуба. Популяции бурого медведя, населяющие о-в Хоккайдо, имеют самые высокие значения показателя усложненности р4 и достаточно высокое разнообразие морфотипов. Подобной картины не наблюдается ни с одним отделом верхнего премоляра. По характеру встречаемости доминантных и субдоминантных морфотипов Р4 можно отметить ряд особенностей восточной группы медведей о-ва Хоккайдо. На основании этих же показателей р4 все группы островных медведей проявляют своеобразие. Таким образом, полученные данные не противоречат результатам молекулярно-генетического анализа медведей с о-ва Хоккайдо (Hirata et al., 2013). Доминантные группы морфотипов премоляров у *U. arctos* и *U. maritimus* часто не совпадают. Поэтому по обоим зубам можно проводить достаточно достоверную видовую идентификацию двух видов медведей.

На основании изучения резцов (Гимранов, Косинцев, 2017) в обсуждаемых выборках медведей установлено увеличение показателя усложненности зубов в популяциях *U. arctos* в направлении с запада на восток. Подобной тенденции в изменчивости премоляров бурого медведя нам отметить не удалось. Мы связываем этот факт в первую очередь с тем, что верхний премоляр является сильно редуцированным и моляризованным у всех медвежьих, по сравнению с большинством других

представителей отряда Carnivora. Нижний премоляр, напротив, имеет множество дополнительных структур, которые не свойственны другим группам хищных млекопитающих. Также мы не исключаем того обстоятельства, что из всех щечных зубов медведей последние премоляры меньше всего участвуют в процессе пережевывания пищи и тем самым могут не нести адаптационных признаков, связанных с экологическими и физиологическими характеристиками таксономических групп.

Эволюционные изменения последних премоляров в роде *Ursus* характеризуются усложнением жевательной поверхности. Наивысшую степень усложнения или гипокарнивории проявляют представители подрода *Spelearctos* (*U. savini* и *U. spelaeus*), являясь боковой более специализированной ветвью, которая не дала продолжения. Ситуация меняется в подроде *Ursus*, и у *U. arctos* наблюдается постепенное упрощение последних премоляров, которое наиболее ярким образом проявляется у *U. maritimus*. Тем самым мы наблюдаем смену (возможно, чередование) тенденций к упрощению и усложнению зубов в истории развития рода.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор признателен коллективу лаборатории териологии Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, коллективу лаборатории териологии Зоологического института РАН, а также заведующему музеем ИЭРиЖ УрО РАН Н.Г. Ерохину, сотруднику лаборатории филогении и фауногенеза ИСиЭЖ СО РАН Д.Е. Тараненко, директору зоологического музея ТомГУ С.С. Москвитину за предоставленную возможность работы с коллекционным материалом. Выражается благодарность Т. Amano, R. Masuda, Y. Amaike и Т. Akiyama (Hokkaido University) за помощь в организации и проведении исследований в Японии (о-в Хоккайдо). Авторы также признательны кураторам коллекционных фондов музеев Японии: F. Takaya и M. Kato (Botanic Garden, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University), K. Omote (Hokkaido Museum), D. Natsuki (Graduate School of Humanities and Sociology the University of Tokyo) и Т. Murakami (Shiretoko Museum) и директору Shiretoko Museum Mr. M. Yamanaka. Автор выражает благодарность М.В. Сотниковой за помощь в работе с литературными источниками. Автор очень признателен Г.Ф. Барышникову за проявленный интерес и оказанное содействие в проведение данного исследования на всех этапах его выполнения. Отдельная благодарность выражается П.А. Косинцеву за инициацию и поддержку исследований в данном направлении.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (16-34-00364 мол_а и 15-34-50533 мол_нр).

Исследование поддержано программой развития биоресурсных коллекций ФАНО.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф., 2007. Медвежья (Carnivora, Ursidae). (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. I. Вып. 5). СПб.: Наука. 541 с.
- Бачура О.П., 2008. Материалы по фауне млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из пещеры "Жилище Сокола" (Северный Урал) // Фауна и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург-Челябинск. С. 101–123.
- Гимранов Д.О., Косинцев П.А., 2017. Морфотипическая изменчивость резцов бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 5. С. 547–562.
- Косинцев П.А., Бачура О.П., 2015. Массовые захоронения позднплейстоценовых бурых медведей (*Ursus arctos* L., 1758) на Северном Урале // Доклады Академии наук. Т. 462. № 2. С. 249–251.
- Baryshnikov G. F., 2010. Late Pleistocene brown bear (*Ursus arctos*) from the Caucasus // Russian Journal of Theriology. V. 9. № 1. P. 9–17.
- Baryshnikov G. F., Lavrov A. V., 2013. Pliocene bear *Ursus minimus* in Russia and Kazakhstan // Russian Journal of Theriology. V. 12. № 2. P. 107–118.
- Bidon T., Janke A., Fain S. R., Eiken H. G., Hagen S. B., et al., 2014. Brown and polar bear Y chromosomes reveal extensive male-biased gene flow within brother lineages // Molecular Biology and Evolution. V. 31. P. 1353–1363.
- Bon C., Elalouf J.-M., 2010. Cave Bear Genomics in the Paleolithic Painted Cave of Chauvet-Pont d'Arc // Pontarotti P. Evolutionary Biology – Concepts, Molecular and Morphological Evolution. Heidelberg-Dordrecht-London-New York: Springer. P. 343–356.
- Garcia N., Arsuaga J. L., 2001. *Ursus dolinensis*: a new species of Early Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Spain) // Earth and Planetary Sciences. V. 332. P. 717–725.
- Hailer F., Kutschera V. E., Hallström B. M., Klassert D., Fain S. R. et al., 2012. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage // Science. V. 336. P. 344–347.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D., 2001. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hershkovitz P., 1971. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth // Dahlberg A. A. Dental morphology and evolution. Chicago: University of Chicago Press. P. 95–150.
- Hirata D., Mano T., Abramov A. V., Baryshnikov G. F., Kosintsev P. S. et al., 2013. Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences // Molecular Biology and Evolution. V. 30. P. 1644–1652.

- Krause J., Unger T., Noçon A., Malaspinas A.-S., Kolokotronis S.-O.*, 2008. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary // *BMC Evolutionary Biology*. V. 8. P. 1–12.
- Marciszak A., Stefaniak K., Mackiewicz P., Ridush B.*, 2015. *Ursus arctos* L., 1758 from Bukovynka Cave (W Ukraine) in an overview on the fossil brown bears size variability based on cranial material // *Quaternary International*. V. 357. P. 136–148.
- McFarlane D.A., Sabol M., Lundberg J.*, 2011. A unique population of cave bears (Carnivora: Ursidae) from the Middle Pleistocene of Kents Cavern, England, based on dental morphometrics // *Historical Biology*. V. 23. № 2–3. P. 131–137.
- Pacher M., See V., See L.*, 2007. The type specimen of *Ursus priscus* Goldfuss, 1818 and the uncertain status of Late Pleistocene brown bears // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. V. 245. P. 331–339.
- Petrucchi M., Sardella R.*, 2009. *Ursus etruscus* Cuvier, 1823 from the Early Pleistocene of Monte Argentario (Southern Tuscany, Central Italy) // *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. V. 48. № 2. P. 89–94.
- Qiu Z.-X., Deng T., Wang B.-Y.*, 2009. First ursine bear material from Dongxiang, Gansu – Addition to the Longdan mammalian fauna // *Vertebrata Palasiatica*. V. 47. № 4. P. 245–264.
- Rabeder G.*, 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses // *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*. V. 11. P. 1–102.
- Rabeder G., Pacher M., Withalm G.*, 2009. Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) // *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*. V. 17. P. 1–135.
- Sabol M., Holec P., Wagner J.*, 2008. Late Pliocene carnivores from Včeláre (SE Slovakia) // *Paleontological Journal*. V. 42. № 5. P. 76–87.

MORPHOTYPIC CHARACTERISTICS OF THE FOURTH PREMOLARS OF THE BROWN (*URSUS ARCTOS*) AND POLAR (*URSUS MARITIMUS*) BEARS (CARNIVORA, URSIDAE)

D. O. Gimranov

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia
e-mail: djulfa250@rambler.ru

The structure of the upper and lower fourth premolars of the brown (*Ursus arctos*) and polar (*U. maritimus*) bears has been studied. Teeth morphotypes have been identified and described. Morphotype frequency is given both for individual samples and the species as a whole. The brown bear is revealed to show a greater degree of morphotypic variability of the premolars. The brown bear is characterized by a more complex structure of the corona compared to the polar bear. It also shows vaster geographic variation of the tooth index complexity. The brown bear populations from Hokkaido have the most complex p4 and demonstrate considerable morphotypic variability. Evolutionary changes of the last premolars in the *Ursus* subspecies are represented in grinding surface simplification, which is most strongly pronounced in *U. maritimus*. The teeth of the polar bear are generally better adapted to carnivory than the premolars of the brown bear. Due to fast adaptation to hypercarnivory, the *U. maritimus* premolars obtained a unique appearance and specific features. Both teeth provide enough information for a rather precise species identification of the two species under study.

Keywords: variation, teeth, morphotype, premolar, brown bear, polar bear, index complexity, species identification