

УДК 599.742.21-22:591.431.4

## МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВТОРОГО ВЕРХНЕГО МОЛЯРА (M2) БУРОГО (*URSUS ARCTOS*) И БЕЛОГО (*URSUS MARITIMUS*) МЕДВЕДЕЙ (CARNIVORA, URSIDAE)

© 2024 г. Д. О. Гимранов\*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620008 Россия

\*e-mail: djulfa250@rambler.ru

Поступила в редакцию 26.01.2024 г.

После доработки 26.04.2024 г.

Принята к публикации 18.05.2024 г.

Изучено строение второго верхнего моляра (M2) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*U. maritimus*) медведей, выделено 9 признаков, обладающих полиморфизмом, приведены их описания. Обнаружена географическая закономерность в изменчивости лингвального цингулюма M2 у материковых *U. arctos* с запада на восток. У популяций *U. arctos* Хоккайдо отмечается уменьшение талона M2 с запада на восток. В целом, M2 у бурого и белого медведей является достаточно изменчивым зубом. Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения M2 по шести признакам. Изменение строения M2 у *U. maritimus* связано с переходом на миофагию. Зуб редуцируется – утрачивает в первую очередь второстепенные элементы и сокращает давящую поверхность за счет талона. Наибольшим количеством прогрессивных черт среди древних и современных представителей рода *Ursus* обладает *U. maritimus*. В эволюционном отношении изменчивость M2 у представителей рода *Ursus* выглядит достаточно высокой и отражает основные филогенетические направления.

**Ключевые слова:** медведь, зубы, моляр, изменчивость, морфотипы, видовая дифференциация, эволюция

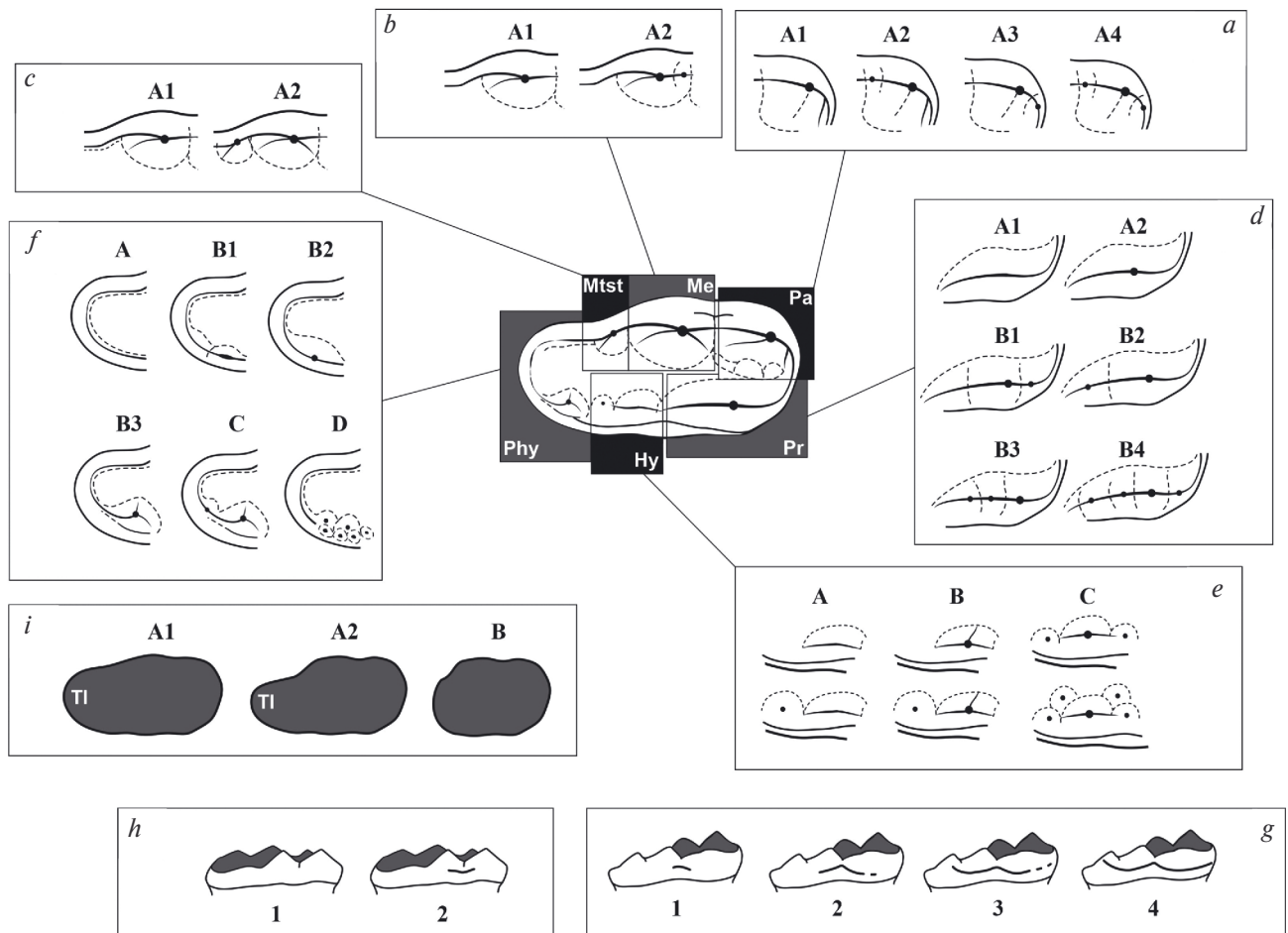
**DOI:** 10.31857/S0044513424080088, **EDN:** twcrpg

Публикация является продолжением работ по изучению изменчивости зубов бурого (*Ursus arctos* L. 1758) и белого (*U. maritimus* Phipps 1774) медведей. Ранее нами опубликованы результаты исследования изменчивости резцов, четвертых премоляров (P4, p4) и первого верхнего моляра (M1) медведей (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018, 2021). В этой работе внимание будет уделено верхнему второму моляру (M2). По-прежнему на сегодняшний день работ, посвященных изменчивости зубов крупных наземных млекопитающих (Carnivora), достаточно мало. Без детального анализа изменчивости дентальных структур невозможно проводить корректные палеонтологические исследования, включающие и изучение предковых форм. Без исследований особенностей строения зубов современных таксонов невозможно интерпретировать изменения зубов, происходившие в геологическом масштабе времени. Из всех элементов скелета, пожалуй, зубы чаще всего сохраняются наименее поврежденными в ископаемом состоянии. Более подробные сведения об актуальности исследований и обоснованности выбора

именно бурого и белого медведей в рамках изучения изменчивости зубов хищных млекопитающих можно найти в нашей 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 морфологии верхнего второго моляра (M2), 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 Томского ГУ, 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).



**Рис. 1.** Морфотипы M2 бурого и белого медведей (название элементов зуба см. табл. 1). Части зуба: *a* – паракон (Pa), *b* – метакон (Me), *c* – метастиль (Mtst), *d* – протокон (Pr), *e* – метаконуль (Mtcl), *f* – постметаконуль (Pmtl), *h* – буккальный цингулюм (в баллах), *g* – лингвальный цингулюм (в баллах), *i* – форма окклюзионной поверхности (Tl – талон).

Географическое распределение изученных выборок медведей приведено в работе по изменчивости резцов (Гимранов, Косинцев, 2017, рис. 1).

Локалитеты изученных особей (черепов) бурого медведя объединялись в крупные выборки. Кавказ горный [ $n = 58$ : Азербайджанская республика ( $n = 1$ ), Грузия ( $n = 2$ ), Республика Абхазия ( $n = 2$ ), Республика Дагестан ( $n = 3$ ), Карачаево-Черкесская Республика ( $n = 2$ ), Республика Северная Осетия-Алания ( $n = 15$ ), Чеченская Республика ( $n = 2$ ), без точного локалитета ( $n = 30$ )]; Кавказ равнинный [ $n = 36$ : Республика Адыгея ( $n = 30$ ), Краснодарский край ( $n = 6$ )]; Центр европейской части России [ $n = 15$ : Костромская обл. ( $n = 5$ ), Московская обл. ( $n = 1$ ), Смоленская обл. ( $n = 4$ ), Тверская обл. ( $n = 4$ ), Ярославская обл. ( $n = 1$ )]; Север европейской части России [ $n = 85$ : Архангельская обл. ( $n = 4$ ), Вологодская обл. ( $n = 10$ ),

Ленинградская обл. ( $n = 41$ ), Мурманская обл. ( $n = 4$ ), Новгородская обл. ( $n = 14$ ), Псковская обл. ( $n = 7$ ), Республика Карелия ( $n = 5$ )]; Урал Южный [ $n = 12$ : Республика Башкортостан ( $n = 11$ ), Оренбургская обл. ( $n = 1$ )]; Урал Северный и Средний [ $n = 98$ : Коми ( $n = 30$ ); Свердловская обл. ( $n = 20$ ); Пермская обл. ( $n = 3$ ), Тюменская обл. ( $n = 29$ ), Ханты-Мансийский автономный округ ( $n = 3$ ), Ямало-Ненецкий автономный округ ( $n = 1$ ), Урал северный без точного локалитета ( $n = 12$ )]; Западная Сибирь [ $n = 27$ : Новосибирская обл. ( $n = 2$ ), Томская обл. ( $n = 15$ ), Тюменская обл. ( $n = 10$ )]; Алтай (Республика Алтай) [ $n = 15$ ]; Прибайкалье (Иркутская обл.) [ $n = 19$ ]; Центральная Сибирь (Красноярский край) [ $n = 30$ ]; Восточная Сибирь [ $n = 15$ : Республика Саха ( $n = 8$ ), Магаданская обл. ( $n = 3$ ), Чукотский автономный округ ( $n = 4$ )]; Приморье (Приморский край) [ $n = 15$ ]; Камчатка (Камчатский край) [ $n = 117$ ]; Сахалинская обл.

**Таблица 1.** Характеристика выделенных морфотипов М2 бурого и белого медведей

Часть зуба	Бугор	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
Буккальный отдел (паракон-метаконный)	Паракон	A1	1	Паракон (Pa) без дополнительных бугорков
		A2	2	Имеется дополнительный бугорок на постериальном гребне паракона
		A3	2	Имеется парастиль
		A4	3	Имеется дополнительный бугорок на постериальном гребне паракона и парастиль
	Метакон	A1	1	Метакон (Me) без дополнительных бугорков
		A2	2	Имеется преметакон (Premetacone по: Jiangzuo et al., 2019)
	Метастиль	A1	1	Метастиль (Mtst) отсутствует (Metastyl по: Rabeder, 1999)
		A2	2	Метастиль имеется
Лингвальный отдел (протоконный)	Протокон	A1	0.5	Протокон (Pr) в виде гребня, без выраженной вершины
		A2	1	Протокон с выраженной вершиной
		B1	2	Протокон с выраженной вершиной и бугорком в передней части
		B2	2	Протокон с выраженной вершиной и бугорком в задней части (Mesocoon по: Jiangzuo et al., 2019)
		B3	3	Протокон с выраженной вершиной и двумя бугорками в задней части
		B4	4	Протокон с выраженной вершиной, одним бугорком в передней части и двумя бугорками в задней части
	Метаконуль	A	1	Метаконуль (Mtc1) в виде гребня, иногда с дополнительным бугорком в задней части
		B	2	Метаконуль имеет вершину, иногда с дополнительным бугорком в задней части
		C	3	Метаконуль имеет вершину, иногда с дополнительными бугорками в передней и задней частях
		Дистальный отдел	Постметаконуль	A
B1	0.5			Постметаконуль в виде вздутия
B2	1			Постметаконуль в виде гребня с вершиной
B3	1			Постметаконуль в виде хорошо развитого бугра
C	2			Постметаконуль в виде хорошо развитого бугра с дополнительным бугорком в задней части
D	2			Постметаконуль представляет собой скопление маленьких бугорков
Буккальный цингулюм (в баллах)		1	1	Буккальный цингулюм отсутствует
		2	2	Имеется развитый (но небольшой) буккальный цингулюм
Лингвальный цингулюм (в баллах)		1	1	Имеется небольшой лингвальный цингулюм на границе протокона и гипокона
		2	2	Лингвальный цингулюм частично развит на участке под протоконом и гипоконном
		3	3	Лингвальный цингулюм достаточно хорошо развит под протоконом и гипоконном
		4	4	Лингвальный цингулюм очень хорошо развит от переднего края коронки до постгипокона

Окончание таблицы 1

Часть зуба	Бугор	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
Окклюзиальная форма		A1	2	Изгиб задней части буккального края коронки (между метаконном и талоном (Т1)) отсутствует либо очень слабый
		A2	1.5	Изгиб задней части буккального края коронки (между метаконном и талоном) хорошо выражен
		B	1	Талон отсутствует

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

(Сахалин и др. острова области) [ $n = 12$ ]; Япония [ $n = 178$ : западная часть Хоккайдо ( $n = 41$ ), центральная часть Хоккайдо ( $n = 56$ ), восточная часть Хоккайдо ( $n = 55$ ), без точного локалитета Хоккайдо ( $n = 26$ )]. Общая выборка по виду 732 особи.

Локалитеты и число изученных особей (черепов) белого медведя: группа «Ямал» ( $n = 46$ ) включает в себя экземпляры из Архангельской обл. ( $n = 25$ ) и Ямало-Ненецкого автономного округа ( $n = 21$ ); группа «Таймыр» ( $n = 71$ ) состоит из экземпляров, собранных с севера Красноярского края ( $n = 71$ ); группа «Сибирь (северо-восток)» ( $n = 91$ ) включает в себя экземпляры с севера Республики Саха ( $n = 29$ ) и из Чукотского автономного округа ( $n = 62$ ), группа «Северный Ледовитый океан» состоит из экземпляров, не имеющих точных локалитетов ( $n = 32$ ). Общая выборка по виду 240 особей.

Характеристика выделенных морфотипов приведена в табл. 1. При описании морфотипов M2 обращали внимание на форму периметра окклюзиальной поверхности основания буккальной части коронки зуба (рис. 1*i*), наличие пара- и метастилей (рис. 1*a–1c*), присутствие дополнительных бугорков на протоcone и метаконуле (рис. 1*d–1e*), наличие и усложненности постметаконуля (рис. 1*f*) и развитости цингулюмов (рис. 1*g–1h*). При описании структуры коронки M2 большинство названий признаков использовалось согласно Рабедеру (Rabeder, 1999; Rabeder et al., 2009) и Барышникову (2007), с некоторыми изменениями, касающимися преметакона по Цзянцзуо (Jiangzuo et al., 2019). Показатель усложненности, рассчитанный на основе частоты встречаемости простых и сложных морфотипов (Rabeder, 1999), выражается как множество частоты встречаемости морфотипа ( $w$ ) и соответствующего ему фактора ( $f$ ), суммированное по зубу [ $=\sum(w_i * f_i)$ ] (формула приведена в оригинальном виде из первоисточника (Rabeder, 1999)). Значение фактора для каждого морфотипа приведено в табл. 1. Разделение выборок по полу не производилось. В наших предыдущих работах

было установлено, что статистически значимые различия между самцами и самками отсутствуют (Гимранов, 2018). Выборки Хоккайдо сгруппированы на основании полных последовательностей митохондриального генома (Hirata et al., 2013). Статистическая оценка различий в долях морфотипов между материковыми популяциями бурых медведей и популяциями Хоккайдо, а также между двумя видами медведей проводилась с помощью критерия  $\chi^2$ . Для характеристики различий между выборками медведей применен метод главных компонент, рассчитанный на основе матрицы показателей усложненности зубов. Расчет значений  $\chi^2$  и главных компонент проведен с использованием пакета PAST (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Морфотипы буккального (парако-метаконный) отдела M2

Строение паракона во всех материковых популяциях *U. arctos* достаточно сходное, значительно доминирует морфотип A1, характеризующийся одной вершиной, без дополнительных элементов (табл. 2). Морфотип A2 является содоминантным и характеризуется наличием дополнительного бугорка на заднем гребне паракона. Этот морфотип редко достигает максимальных значений (25%). Таковые зафиксированы в популяциях медведей Севера европейской части России, центральной Сибири и Камчатки. Заметно большую частоту встречаемости содоминантный морфотип A2 имеет в популяциях бурого медведя о-ва Хоккайдо (36.4%). Нужно заметить, что редкие морфотипы A3 и A4 (присутствие парастилия) почти отсутствуют (единично встречаются) на материке, в то время как на о-ве Хоккайдо их частота достигает 8.6%. Видимо, поэтому между материковыми популяциями и популяциями бурого медведя Хоккайдо

Таблица 2. Число и частоты морфотипов буккального (паракон-метаконный) отдела M2

Вид	Географическая область		Паракон				N	Метакон		N	Метастиль		N
			A1	A2	A3	A4		A1	A2		A1	A2	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n	47	2	0	0	49	6	1	7	56	2	58
		%	95.9	4.1	0.0	0.0					96.6	3.4	
	Кавказ равнинный	n	35	1	0	0	36	24	9	33	36	0	36
		%	97.2	2.8	0.0	0.0		72.7	27.3		100.0	0.0	
	Центр европейской части России	n	11	3	0	0	14	7	1	8	13	2	15
		%									86.7	13.3	
	Север европейской части России	n	63	21	0	0	84	49	9	58	80	4	84
		%	75.0	25.0	0.0	0.0		84.5	15.5		95.2	4.8	
	Средний и Северный Урал	n	70	10	1	0	81	48	16	64	93	4	97
		%	86.4	12.3	1.2	0.0		75.0	25.0		95.9	4.1	
	Южный Урал	n	7	4	0	0	11	4	8	12	8	1	9
	Западная Сибирь	n	27	0	0	0	27	13	14	27	23	4	27
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		48.1	51.9		85.2	14.8	
	Алтай	n	9	2	0	0	11	3	6	9	12	3	15
		%									80	20	
	Центральная Сибирь	n	18	6	0	0	24	14	6	20	23	6	30
		%	75.0	25.0	0.0	0.0		70.0	30.0		76.7	20.0	
	Прибайкалье	n	14	2	0	0	16	7	4	11	16	1	17
		%	87.5	12.5	0.0	0.0					94.1	5.9	
	Восточная Сибирь	n	14	1	0	0	15	-	-	-	14	1	15
%		93.3	6.7	0.0	0.0	93.3		6.7					
Приморье	n	11	3	0	0	14	10	5	15	15	0	15	
	%						66.7	33.3		100.0	0.0		
Острова Дальнего Востока	n	10	2	0	0	12	4	6	10	11	1	12	
Камчатка	n	83	31	0	0	114	34	30	64	113	4	117	
	%	72.8	27.2	0.0	0.0		53.1	46.9		96.6	3.4		
Общее:	n	419	88	1	0	508	223	115	338	513	33	546	
	%	82.5	17.3	0.2	0.0		66.0	34.0		94.0	6.0		
Остров Хоккайдо (запад)	n	15	20	2	4	41	34	7	41	29	5	34	
	%	36.6	48.8	4.9	9.8		82.9	17.1		85.3	14.7		
Остров Хоккайдо (центр)	n	37	12	2	2	53	46	10	56	35	8	43	
	%	69.8	22.6	3.8	3.8		82.1	17.9		81.4	18.6		
Остров Хоккайдо (восток)	n	32	18	3	1	54	47	8	55	44	3	47	
	%	59.3	33.3	5.6	1.9		85.5	14.5		93.6	6.4		
Остров Хоккайдо*	n	11	13	1	0	25	23	3	26	21	1	23	
	%	44.0	52.0	4.0	0.0		88.5	11.5		91.3	4.3		
Общее	n	95	63	8	7	173	150	28	178	129	17	146	
	%	54.9	36.4	4.6	4.0		84.3	15.7		88.4	11.6		
Общее по виду	n	514	151	9	7	681	373	143	516	642	50	692	
	%	75.5	22.2	1.3	1.0		72.3	27.7		92.8	7.2		

Окончание таблицы 2

Вид	Географическая область		Паракон				N	Метакон		N	Метастиль		N
			A1	A2	A3	A4		A1	A2		A1	A2	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	<i>n</i>	46	0	0	0	46	46	0	46	41	5	46
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		89.1	10.9	
	Таймыр	<i>n</i>	71	0	0	0	71	71	0	71	60	11	71
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		84.5	15.5	
	Сибирь (северо-восток)	<i>n</i>	90	0	0	0	90	91	0	91	79	9	88
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		89.8	10.2	
	Северный Ледовитый океан*	<i>n</i>	32	0	0	0	32	32	0	32	23	9	32
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		71.9	28.1	
	Общее по виду:	<i>n</i>	239	0	0	0	239	240	0	240	203	34	237
		%	100.0	0.0	0.0	0.0		100.0	0.0		85.7	14.3	

\* Локалитет не указан; N и n – число экземпляров.

получены значимые статистические различия в соотношении морфотипов паракона (табл. 6).

Метакон малоизменчив, как у материковых популяций *U. arctos*, так и у популяций Хоккайдо. Доминирующим морфотипом (72.3%) является A1, характеризующийся одной вершиной без дополнительных элементов. Содоминантом (27.7%) является морфотип A2 (имеется преметакон), который очень редко имеет частоту больше 30%, например, в популяциях Западной Сибири (51.9%) и Камчатки (46.9%).

У всех изученных *U. arctos* доминирует (92.8%) простой метастиль (морфотип A1). Усложненный метастиль (морфотип A2) намного реже встречается в популяциях бурого медведя на материке (6%) и о-ве Хоккайдо (11.6%), редко достигая максимума в 20% (например, на Алтае).

У *U. maritimus* изменчивость в строении паракона и метакона не наблюдается. Оба бугра имеют только один вариант строения с одной вершиной и без дополнительных элементов (морфотипы A1). Только метастиль у белого медведя обладает полиморфизмом (в данном случае диморфизмом). Доминантным является морфотип A1 (85.7%), без дополнительного заднего бугорка. Морфотип A2 не является редким и встречается в 14.3% случаев. Между двумя видами медведей установлены значимые статистические различия в строении паракона и метакона (табл. 6).

### Морфотипы протоконного отдела M2

В целом у всех материковых *U. arctos* доминирует морфотип A2 (57%), характеризующийся простой формой с одной вершиной в виде гребня. Содоминантным морфотипом является B2 (31%), характеризующийся наличием бугорка в задней

части гребня. Частота последнего может возрастать в некоторых популяциях бурого медведя до 47%, например, на равнинном Кавказе и в Центральной Сибири, а также снижаться до 16%, например, на Северном и Среднем Урале (табл. 3). Частота редких морфотипов в популяциях материковых медведей не одинакова. Наиболее часто (в среднем 8.4%, макс. до 14%) из редких морфотипов встречается морфотип B3 с двумя дополнительными бугорками. Нужно отметить, что морфотип A1 не встречен у материковых бурых медведей, а морфотипы B1 и B4 не отмечены в популяциях Хоккайдо. Популяции *U. arctos* Хоккайдо отличаются от материковых тем, что доминантным морфотипом у них является B2 (73.2%), а содоминантным A2 (22.5%). Благодаря этому у вида в целом соотношение морфотипов A2 и B2 становится достаточно сходным (49 и 41%). Однако между материковыми популяциями и медведями Хоккайдо получены значимые статистические различия (табл. 6). Морфотипическое разнообразие протокона у *U. maritimus* ниже, чем у *U. arctos* (табл. 3). У белого медведя встречены только морфотипы A1, A2 и B1, из которых значительно доминирует морфотип A1 (66.1%), содоминантным морфотипом является A2 (30.9%). Выборки *U. maritimus* достаточно сходны между собой. Между двумя видами медведей установлены значимые статистические различия в строении протокона (табл. 6).

### Морфотипы метаконуля M2

У материкового *U. arctos* доминирует (79.1%) морфотип B с выраженной вершиной, содоминантом (19%) является морфотип A без выраженной вершины метаконуля (табл. 3). Внутри материковых выборок наблюдается увеличение частоты

Таблица 3. Число и частоты морфотипов лингвального (протоконного) отдела M2

Вид	Географическая область		Протокон						N	Метаконуль			N
			A1	A2	B1	B2	B3	B4		A	B	C	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n	0	24	3	19	3	0	49	1	55	0	56
		%	0.0	49.0	6.1	38.8	6.1	0.0		1.8	98.2	0.0	
	Кавказ равнинный	n	0	10	3	15	4	0	32	0	36	0	36
		%	0.0	31.3	9.4	46.9	12.5	0.0		0.0	100.0	0.0	
	Центр европейской части России	n	0	9	1	4	1	0	15	0	15	0	15
		%	0.0	60.0	6.7	26.7	6.7	0.0		0.0	100.0	0.0	
	Север европейской части России	n	0	41	3	26	8	1	79	2	80	3	85
		%	0.0	51.9	3.8	32.9	10.1	1.3		2.4	94.1	3.5	
	Средний и Северный Урал	n	0	55	5	14	12	0	86	46	48	0	94
		%	0.0	64.0	5.8	16.3	14.0	0.0		48.9	51.1	0.0	
	Южный Урал	n	0	6	0	4	0	0	10	5	7	0	12
	Западная Сибирь	n	0	15	1	4	0	0	20	21	3	1	25
		%	0.0	75.0	5.0	20.0	0.0	0.0		84.0	12.0	4.0	
	Алтай	n							9				14
		%	0	7	0	2	0	0		8	5	1	
	Центральная Сибирь	n	0	9	0	9	1	0	19	7	17	2	26
		%	0.0	47.4	0.0	47.4	5.3	0.0		26.9	65.4	7.7	
	Прибайкалье	n							6				13
		%	0	4	0	2	0	0		5	8	0	
	Восточная Сибирь	n	0	10	0	4	0	0	14	2	12	1	15
Приморье	n							9	0	13	2	15	
	%	0	5	0	4	0	0		0.0	86.7	13.3		
Острова Дальнего Востока	n	0	5	0	6	0	0	11	1	10	0	11	
Камчатка	n	0	66	0	32	10	0	108	3	111	0	114	
	%	0.0	61.1	0.0	29.6	9.3	0.0		2.6	97.4	0.0		
Общее:	n	0	266	16	145	39	1	467	101	420	10	531	
	%	0.0	57.0	3.4	31.0	8.4	0.2		19.0	79.1	1.9		
Остров Хоккайдо (запад)	n	0	10	0	25	1	0	36	1	40	0	41	
	%	0.0	27.8	0.0	69.4	2.8	0.0		2.4	97.6	0.0		
Остров Хоккайдо (центр)	n	2	9	0	29	1	0	41	1	49	0	50	
	%	4.9	22.0	0.0	70.7	2.4	0.0		2.0	98.0	0.0		
Остров Хоккайдо (восток)	n	0	9	0	30	2	0	41	2	50	0	52	
	%	0.0	22.0	0.0	73.2	4.9	0.0		3.8	96.2	0.0		
Остров Хоккайдо*	n	0	4	0	20	0	0	24	0	26	0	26	
	%	0.0	16.7	0.0	83.3	0.0	0.0		0.0	100.0	0.0		
Общее:	n	2	32	0	104	4	0	142	4	165	0	169	
	%	1.4	22.5	0.0	73.3	2.8	0.0		2.4	97.6	0.0		
Общее по виду:	n	2	298	16	249	43	1	609	105	585	10	700	
	%	0.3	48.9	2.6	40.9	7.1	0.2		15.0	83.6	1.4		

Окончание таблицы 3

Вид	Географическая область		Протокол						N	Метаконуль			N
			A1	A2	B1	B2	B3	B4		A	B	C	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	n	28	15	1	0	0	0	44	3	43	0	46
		%	63.6	34.1	2.3	0.0	0.0	0.0		6.5	93.5	0.0	
	Таймыр	n	45	24	2	0	0	0	71	3	68	0	71
		%	63.4	33.8	2.8	0.0	0.0	0.0		4.2	95.8	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	n	68	21	0	0	0	0	89	5	85	0	90
		%	76.4	23.6	0.0	0.0	0.0	0.0		5.6	94.4	0.0	
	Северный Ледовитый океан*	n	15	13	4	0	0	0	32	0	32	0	32
		%	46.9	40.6	12.5	0.0	0.0	0.0		0.0	100.0	0.0	
	Общее по виду:	n	156	73	7	0	0	0	236	11	228	0	239
		%	66.1	30.9	3.0	0.0	0.0	0.0		4.6	95.4	0.0	

\* Локалитет не указан; N и n – число экземпляров.

встречаемости простого морфотипа А, к таковым относятся медведи, населяющие Урал (48.9%) и Западную Сибирь (84%). Частота усложненного морфотипа С достаточно низкая во всех материковых выборках, за исключением выборки из Приморья, где этот показатель достигает 13.3%. У бурых медведей Хоккайдо морфотип А является редким (2.0–3.8%), а морфотип С не зарегистрирован. Морфотипическая изменчивость метаконуля *U. maritimus* сходна с таковой *U. arctos*, населяющих о-в Хоккайдо: значительно доминирует морфотип В (95.4%), морфотип С не зарегистрирован.

#### Морфотипы постметаконуля М2

У *U. arctos* обнаружена географическая закономерность в строении постметаконуля (табл. 4). На Кавказе и Севере европейской России бурые медведи чаще имеют слабо развитый постметаконуль (морфотип В1). На Урале, в Западной Сибири и на Алтае постметаконуль хорошо развит (морфотип В2), но дальше на восток этот бугор все чаще становится снова не развитым и отсутствует в 71% случаев у медведей Камчатки (морфотип А1). На о-ве Хоккайдо популяции *U. arctos* тоже различаются между собой по строению постметаконуля: на западе острова преобладают особи с неразвитым и плохо развитым постметаконулем, в то время как на востоке острова количество особей с развитым бугром увеличивается. Доля редких морфотипов В3 и С варьирует в популяциях бурого медведя без каких-либо закономерностей. Морфотип В3 достигает наибольшей частоты встречаемости на Урале (19.8%). У медведей Урала отмечен редкий морфотип D, который больше нигде не обнаружен. *U. maritimus* имеет слабую изменчивость дистального отдела М2 и отчасти схож с *U. arctos*,

населяющим Камчатку: во всех популяциях белых медведей значительно преобладают особи, не имеющие постметаконуля (табл. 4). Редких морфотипов постметаконуля у белого медведя не обнаружено. Получены значимые статистические различия в строении постметаконуля между двумя видами медведей (табл. 6).

#### Морфотипы цингулюма (в баллах) и окклюзиальной формы М2

Буккальный цингулюм у *U. arctos* слабо изменчив. Доминируют особи с отсутствием (1 балл) цингулюма. Развитый (2 балла) цингулюм у бурых медведей на материке проявляется в 17%, на о-ве Хоккайдо развитый цингулюм очень редок (1.7%). Для *U. maritimus* развитый буккальный цингулюм вообще не отмечен (табл. 5).

Развитость лингвального цингулюма у *U. arctos* обнаруживает некоторую географическую закономерность. В популяциях бурого медведя на материке с запада на восток уменьшается доля зубов с достаточно развитым (3 балла) цингулюмом и увеличивается доля особей с частично развитым (2 балла) цингулюмом. На о-ве Хоккайдо, наоборот, наблюдается тенденция увеличения лингвального цингулюма на М2 с запада на восток (табл. 5). *U. maritimus* имеет слабую изменчивость лингвального цингулюма. У этого вида значительно доминирует слабо развитый (1 балл) лингвальный цингулюм. Между двумя видами медведей установлены значимые статистические различия в строении лингвального цингулюма (табл. 6).

Форма окклюзиальной поверхности М2 (вид сверху) значительно варьирует у бурых медведей на материке и не обнаруживает закономерностей. При этом на о-ве Хоккайдо с запада на восток



**Таблица 4.** Число и частоты морфотипов дистального (постгипокон) отдела М2

Вид	Географическая область		Постметакокуль						N
			A	B1	B2	B3	C	D	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	<i>n</i>	18	24	14	2	0	0	58
		%	31.0	41.4	24.1	3.4	0.0	0.0	
	Кавказ равнинный	<i>n</i>	8	19	8	0	1	0	36
		%	22.2	52.8	22.2	0.0	2.8	0.0	
	Центр европейской части России	<i>n</i>	2	2	8	2	0	0	14
	Север европейской части России	<i>n</i>	18	34	20	11	2	0	85
		%	21.2	40.0	23.5	12.9	2.4	0.0	
	Средний и Северный Урал	<i>n</i>	14	22	39	19	1	1	96
		%	14.6	22.9	40.6	19.8	1.0	1.0	
	Южный Урал	<i>n</i>	2	1	6	2	1	0	12
	Западная Сибирь	<i>n</i>	9	5	12	0	1	0	27
		%	33.3	18.5	44.4	0.0	3.7	0.0	
	Алтай	<i>n</i>	3	4	7	0	1	0	15
		%	20.0	26.7	46.7	0.0	6.7	0.0	
	Центральная Сибирь	<i>n</i>	10	10	8	0	0	0	28
		%	35.7	35.7	28.6	0.0	0.0	0.0	
	Прибайкалье	<i>n</i>	6	6	4	1	0	0	17
		%	35.3	35.3	23.5	5.9	0.0	0.0	
	Восточная Сибирь	<i>n</i>	7	6	2	0	0	0	15
		%	46.7	40.0	13.3	0.0	0.0	0.0	
	Приморье	<i>n</i>	3	8	2	1	0	0	14
	Острова Дальнего Востока	<i>n</i>	5	5	1	0	0	0	11
	Камчатка	<i>n</i>	82	29	4	0	0	0	115
		%	71.3	25.2	3.5	0.0	0.0	0.0	
	Общее:	<i>n</i>	187	175	136	38	7	1	544
		%	34.3	32.2	25.0	7.0	1.3	0.2	
	Остров Хоккайдо (запад)	<i>n</i>	19	10	7	2	3	0	41
		%	46.3	24.4	17.1	4.9	7.3	0.0	
Остров Хоккайдо (центр)	<i>n</i>	23	14	10	3	1	0	51	
	%	45.1	27.5	19.6	5.9	2.0	0.0		
Остров Хоккайдо (восток)	<i>n</i>	7	24	14	5	3	0	53	
	%	13.2	45.3	26.4	9.4	5.7	0.0		
Остров Хоккайдо*	<i>n</i>	7	7	7	3	1	0	25	
	%	28.0	28.0	28.0	12.0	4.0	0.0		
Общее:	<i>n</i>	56	55	38	13	8	0	170	
	%	32.9	32.4	22.4	7.6	4.7	0.0		
<b>Общее по виду:</b>	<i>n</i>	243	230	174	51	15	1	714	
	%	34.0	32.3	24.4	<b>7.1</b>	<b>2.1</b>	<b>0.1</b>		

Окончание таблицы 4

Вид	Географическая область		Постметакокуль						N
			A	B1	B2	B3	C	D	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	n	34	12	0	0	0	0	46
		%	73.9	26.1	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Таймыр	n	51	22	0	0	0	0	71
		%	71.8	31.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	n	60	30	0	0	0	0	90
		%	66.7	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Северный Ледовитый океан*	n	22	10	0	0	0	0	32
		%	68.8	31.3	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Общее по виду:	n	167	74	0	0	0	0	241
		%	69.3	30.7	0.0	0.0	0.0	0.0	

\* Локалитет не указан; N и n – число экземпляров.

Таблица 5. Число и частоты морфотипов цингулома (в баллах) и окклюзиальной формы M2

Вид	Географическая область		Буккальный цингулом		N	Лингвальный цингулом				N	Окклюзиальная форма			N
			1	2		1	2	3	4		A1	A2	B	
			n	%		n	%	n	%		n	%	n	
<i>U. aretos</i>	Кавказ горный	n	53	5	58	1	17	38	2	58	27	31	0	58
		%	91.4	8.6		1.7	29.3	65.5	3.4		46.6	53.4	0.0	
	Кавказ равнинный	n	26	10	36	1	11	22	1	35	22	14	0	36
		%	72.2	27.8		2.9	31.4	62.9	2.9		61.1	38.9	0.0	
	Центр европейской части России	n	12	3	15	0	6	8	1	15	12	3	0	15
		%	80.0	20.0		0.0	40.0	53.3	6.7		80.0	20.0	0.0	
	Север европейской части России	n	55	30	85	0	26	48	7	81	53	32	0	85
		%	64.7	35.3		0.0	32.1	59.3	8.6		62.4	37.6	0.0	
	Средний и Северный Урал	n	77	20	97	3	33	38	10	84	51	47	0	98
		%	79.4	20.6		3.6	39.3	45.2	11.9		52.0	48.0	0.0	
	Южный Урал	n	8	4	12	1	2	6	2	11	8	4	0	12
	Западная Сибирь	n	17	10	27	3	13	6	5	27	13	14	0	27
		%	63.0	37.0		11.1	48.1	22.2	18.5		48.1	51.9	0.0	
	Алтай	n	11	4	15	1	5	7	1	14	10	5	0	15
		%	73.3	26.7		1	5	7	1		66.7	33.3	0.0	
	Центральная Сибирь	n	27	1	28	1	16	8	3	28	22	6	0	28
		%	96.4	3.6		3.6	57.1	28.6	10.7		78.6	21.4	0.0	
	Прибайкалье	n	16	3	19	2	7	6	0	15	14	5	0	19
		%	84.2	15.8		13.3	46.7	40.0	0.0		73.7	26.3	0.0	
	Восточная Сибирь	n	14	1	15	0	10	5	0	15	2	13	0	15
%		93.3	6.7	0.0		66.7	33.3	0.0	13.3		86.7	0.0		
Приморье	n	15	0	15	0	11	3	1	15	5	10	0	15	
	%	100.0	0.0		0.0	73.3	20.0	6.7		33.3	66.7	0.0		
Острова Дальнего Востока	n	12	0	12	0	7	5	0	12	7	5	0	12	

Окончание таблицы 5

Вид	Географическая область		Буккальный цингулюм		N	Лингвальный цингулюм				N	Окклюзияльная форма			N
			1	2		1	2	3	4		A1	A2	B	
<i>U. arctos</i>	Камчатка	n	114	3	117	12	53	43	2	110	100	17	0	117
		%	97.4	2.6		10.9	48.2	39.1	1.8		85.5	14.5	0.0	
	Общее:	n	457	94	551	25	217	243	35	520	346	206	0	552
		%	82.9	17.1		4.9	41.7	46.7	6.7		62.7	37.3	0.0	
	Остров Хоккайдо (запад)	n	40	1	41	1	15	19	6	41	29	12	0	41
		%	97.6	2.4		2.4	36.6	46.3	14.6		70.7	29.3	0.0	
	Остров Хоккайдо (центр)	n	55	1	56	2	21	23	6	52	36	19	0	55
		%	105.8	1.9		3.8	40.4	44.2	11.5		65.5	34.5	0.0	
	Остров Хоккайдо (восток)	n	55	0	55	0	15	24	15	54	27	27	0	54
		%	100.0	0.0		0.0	27.8	44.4	27.8		50.0	50.0	0.0	
	Остров Хоккайдо*	n	25	1	26	1	9	11	4	25	16	9	0	25
		%	96.2	3.8		4.0	36.0	44.0	16.0		64.0	36.0	0.0	
	Общее:	n	175	3	178	4	60	77	31	172	108	67	0	175
		%	98.3	1.7		2.3	34.9	44.8	18.0		61.7	38.3	0.0	
Общее по виду:	n	632	97	729	29	277	320	66	692	454	273	0	727	
	%	86.7	13.3		4.3	40.0	46.2	9.5		62.4	37.6	0.0		
<i>U. maritimus</i>	Ямал	n	46	0	46	45	1	0	0	46	4	41	1	46
		%	100.0	0.0		97.8	2.2	0.0	0.0		8.7	89.1	2.2	
	Таймыр	n	71	0	71	67	4	0	0	71	2	64	5	71
		%	100.0	0.0		94.4	5.6	0.0	0.0		2.8	90.1	7.0	
	Сибирь (северо-восток)	n	90	0	90	83	6	1	0	90	14	68	8	90
		%	100.0	0.0		92.2	6.7	1.1	0.0		15.6	75.6	8.9	
	Северный Ледовитый океан*	n	32	0	32	24	7	1	0	32	0	29	3	32
		%	100.0	0.0		75.0	21.9	3.1	0.0		0.0	90.6	9.4	
	Общее по виду:	n	239	0	239	219	18	2	0	239	20	202	17	239
		%	100.0	0.0		91.7	7.5	0.8	0.0		8.4	84.5	7.1	

\* Локалитет не указан; N и n – число экземпляров.

Таблица 6. Статистический уровень различий между частотами морфотипов М2 медведей, оценка критерием  $\chi^2$

Отделы зуба	Вид	$\chi^2$	p	df	N
Паракон	<i>U. arctos</i> (материк*)	20.4	<0.0001	3	508
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				173
	<i>U. arctos</i>	27.9	<0.0001	3	681
	<i>U. maritimus</i>				239
Метакон	<i>U. arctos</i> (материк)	9.0	0.0027	1	338
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				178
	<i>U. arctos</i>	32.2	<0.0001	1	516
	<i>U. maritimus</i>				240

Окончание таблицы 6

Отделы зуба	Вид	$\chi^2$	$p$	df	$N$
Метастиль	<i>U. arctos</i> (материк)	2.0	0.1616	1	546
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				146
	<i>U. arctos</i>	2.6	0.1051	1	692
	<i>U. maritimus</i>				237
Протокон	<i>U. arctos</i> (материк)	<b>39.9</b>	<0.0001	5	467
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				142
	<i>U. arctos</i>	<b>117.5</b>	<0.0001	5	609
	<i>U. maritimus</i>				236
Метаконуль	<i>U. arctos</i> (материк)	16.7	0.0002	2	531
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				169
	<i>U. arctos</i>	7.7	0.0213	2	700
	<i>U. maritimus</i>				239
Постметаконуль	<i>U. arctos</i> (материк)	2.35	0.7997	5	544
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				170
	<i>U. arctos</i>	<b>45.8</b>	<0.0001	5	714
	<i>U. maritimus</i>				241
Буккальный цингулюм	<i>U. arctos</i> (материк)	13.9	0.0002	1	551
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				178
	<i>U. arctos</i>	14.3	0.0002	1	729
	<i>U. maritimus</i>				239
Лингвальный цингулюм	<i>U. arctos</i> (материк)	6.8	0.0774	3	520
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				172
	<i>U. arctos</i>	<b>155.5</b>	<0.0001	3	692
	<i>U. maritimus</i>				239
Окклюзиальная форма	<i>U. arctos</i> (материк)	0.1	0.8841	1	552
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				175
	<i>U. arctos</i>	<b>66.3</b>	<0.0001	2	727
	<i>U. maritimus</i>				239

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

наблюдается тенденция к увеличению изгиба (морфотип А2) задней части буккального края коронки. Белый медведь очень часто (84.5%) имеет изгиб задней части коронки, и только у этого вида встречен морфотип В (7.1%), характеризующийся отсутствием талона (табл. 5).

Отметим, что среди 772 особей *U. arctos* только у 11 зафиксированы разные морфотипы на правом и левом М2, что составляет 1.4%. Из 11 случаев 7 приходится на метакон, 2 на постгипокон, 1 – на протокон и 1 – на буккальный цингулюм. Среди 240 изученных особей *U. maritimus* у 16 (6.7%) зафиксированы разные морфотипы на правом и левом М2. Из 16 случаев 12 приходится на морфотипы формы окклюзиальной поверхности и 4 – на протокон. Таким образом, асимметрия в строении М2

у изученных медведей низкая и у бурого медведя она в 5 раз ниже, чем у белого медведя. У бурого медведя самым асимметричным признаком является метакон, тогда как у белого медведя это форма окклюзиальной поверхности М2. Нужно отметить, что доля асимметричных морфотипов Р4 у бурого и белого медведей достаточно велика (Гимранов, 2018), тогда как доля таких морфотипов в строении М1 очень низка (Гимранов, 2021).

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Географическая и межвидовая изменчивость М2.** Характеристика усложненности отделов М2 приведена в табл. 7. В популяциях *U. arctos*, обитающих на материке, географических закономерностей

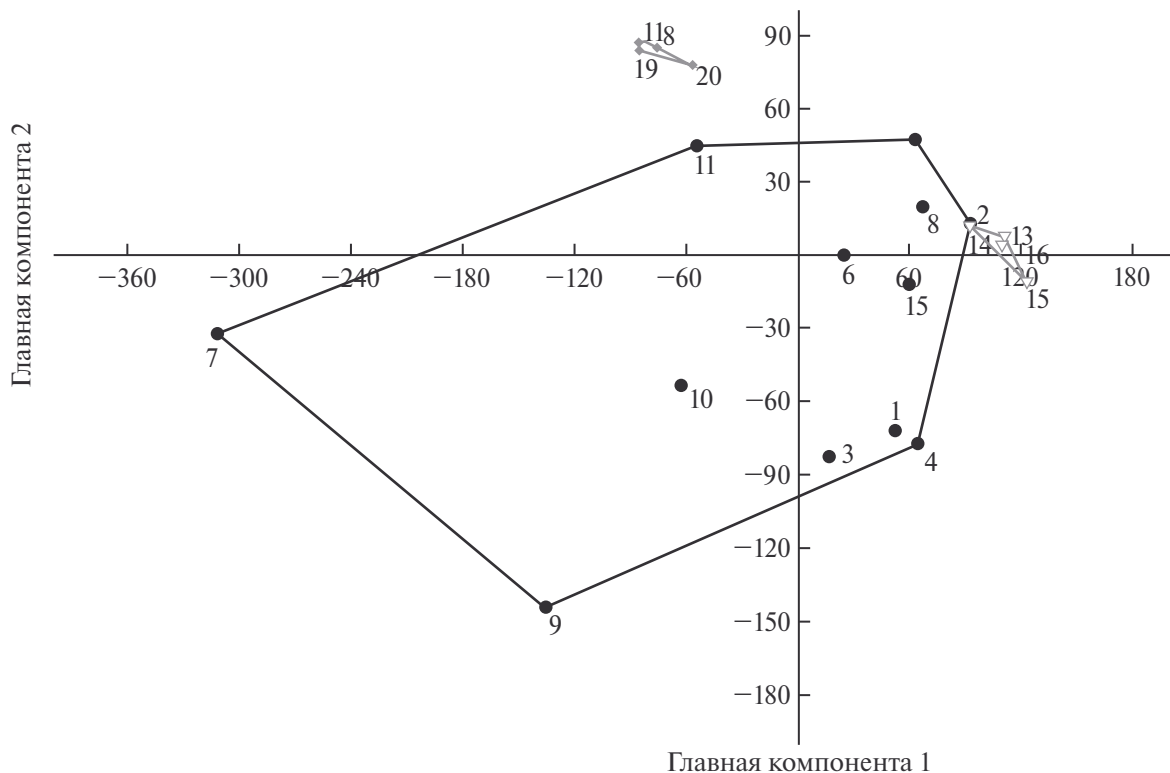
Таблица 7. Показатель усложненности М2 бурого и белого медведей

Вид	Географическая область	Часть зуба									Средний балл по зубу
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>h</i>	<i>g</i>	<i>i</i>	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	104.1		103.4	157.1	198.2	63.8	108.6	270.7	173.3	147.4
	равнинный	102.8	127.3	100.0	181.3	200.0	65.3	127.8	265.7	180.6	150.1
	Европейская часть России Центр			113.3	146.7	200.0	86.7	120.0	266.7	190.0	160.5
	Север	125.0		115.5	160.8	201.2	71.8	135.3	276.5	181.2	158.4
	Средний и Северный Урал	113.6	125.0	104.1	150.0	151.1	83.3	120.6	265.5	176.0	143.2
	Западная Сибирь	100.0	151.9	114.8	125.0	120.0	77.8	137.0	248.1	174.1	138.7
	Алтай			120.0			83.3	126.7		183.3	128.3
	Центральная Сибирь	125.0	130.0	116.7	157.9	180.8	64.3	103.6	246.4	189.3	146.0
	Прибайкалье	112.5		105.9			64.7	115.8	226.7	186.8	135.4
	Восточная Сибирь	106.7		106.7		193.3	56.7	106.7	233.3	156.7	137.1
	Приморье		133.3	100.0		213.3		100.0	233.3	166.7	142.7
	Камчатка	127.2	146.9	103.4	148.1	197.4	51.7	102.6	231.8	192.7	144.7
	Среднее по материковым выборкам:	113.0	135.7	108.7	153.4	185.5	69.9	128.5	253.1	179.2	147.5
	Остров Хоккайдо запад	173.2	117.1	114.7	175.0	197.6	72.0	102.4	273.2	185.4	156.7
	центр	134.0	117.9	118.6	173.2	198.0	65.7	109.6	263.5	182.7	151.5
	восток	142.6	114.5	106.4	182.9	196.2	76.4	100.0	300.0	175.0	154.9
	без определенного локалитета	156.0	111.5	100.0	183.3	200.0	76.0	103.8	272.0	182.0	153.9
	Среднее по островной выборке	151.4	115.3	109.9	178.6	197.9	72.5	104.0	277.2	181.3	154.2
	Среднее по виду	132.2	125.5	109.3	166.0	191.7	71.2	116.3	265.2	180.2	150.8
	<i>U. maritimus</i>	Ямал	100.0	100.0	110.9	70.5	193.5	50.0	100.0	102.2	153.3
Таймыр		100.0	100.0	115.5	71.1	195.8	51.4	100.0	105.6	147.9	109.7
Сибирь (северо-восток)		100.0	100.0	110.2	61.8	194.4	50.0	100.0	108.9	153.3	108.7
Северный Ледовитый океан— без определенного локалитета		100.0	100.0	128.1	89.1	200.0	50.0	100.0	128.1	145.3	115.6
Среднее по виду		100.0	100.0	116.2	73.1	195.9	50.4	100.0	111.2	149.9	110.7

Расположение и названия частей зуба см. на рис. 1.

в усложнении главных и дополнительных бугров не обнаружено. Отметим лишь, что на материке в направлении с запада на восток уменьшается показатель усложненности лингвального цингулюма. Это значит, что лингвальный цингулюм М2 имеет тенденцию к уменьшению у бурых медведей, обитающих в Сибири и на Дальнем Востоке. В популяциях *U. arctos*, обитающих на о-ве Хоккайдо, нами зафиксировано 3 тенденции: с запада

на восток уменьшается усложненность окклюзионной формы (площадь давящей поверхности) М2; уменьшается усложненность буккальной (суммарно протокон, метаконуль и постметаконуль) части М2; в целом, показатель усложненности (151.5) и количество наиболее усложненных элементов зуба (5 из 9) дистанцируют медведей, населяющих центр острова, от остальных. Несмотря на это, по суммарному показателю усложненности (154.2)



**Рис. 2.** Распределение выборок медведей в пространстве первых двух ГК. Черный круг – бурый медведь с материка, серый треугольник – бурый медведь с Хоккайдо, серый ромб – белый медведь. Бурый медведь: 1 – Кавказ горный, 2 – Кавказ равнинный, 3 – Центр европейской части России, 4 – Север европейской части России, 5 – Урал северный и средний, 6 – Западная Сибирь, 7 – Алтай, 8 – Центральная Сибирь, 9 – Прибайкалье, 10 – Восточная Сибирь, 11 – Приморье, 12 – Камчатка, 13 – о-в Хоккайдо (запад), 14 – о-в Хоккайдо (центр), 15 – о-в Хоккайдо (восток), 16 – о-в Хоккайдо (без точного локалитета). Белый медведь: 17 – Ямал, 18 – Таймыр, 19 – Сибирь (северовосток), 20 – Северный Ледовитый океан (без точного локалитета).

и по количеству элементов зуба, обладающих наибольшим усложнением (7 из 9), медведи с Хоккайдо имеют более усложненные зубы, в отличие от медведей материковых популяций. Все элементы зуба и зуб в целом значительно усложнены у бурого медведя, в отличие от белого медведя. У белого медведя географических закономерностей не наблюдается.

Сделанные нами выводы на основе данных, приведенных в табл. 7, отражены графически на рис. 2. Анализируя матрицу показателей усложненности М2 методом главных компонент (табл. 8), мы наблюдаем хорошо дистанцированную от материковых бурых медведей группу белых медведей и менее дистанцированную, однако расположенную отдельно, группу бурых медведей с Хоккайдо. Удаление выборок бурого медведя с Алтая и Прибайкалья от остальных, на наш взгляд, связано с малочисленностью выборки и отсутствием значений показателя усложненности по ряду признаков зуба. В целом, полученные данные согласуются

с молекулярно-генетическими (Korsten et al., 2009; Lindqvist et al., 2010; Hirata et al., 2013; Bidon et al., 2014) и краниометрическими (Барышников, 2010; Барышников, Пузаченко, 2009) данными.

Как уже отмечалось, нами изучена морфотипическая изменчивость резцов, четвертых премоляров и М1 у бурых медведей (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018, 2021) с материка и о-ва Хоккайдо. У медведей с западной, центральной и восточной частями Хоккайдо различаются показатели усложненности нижних резцов, премоляров и М1. Однако видимых или статистически значимых различий в строении зубов *U. arctos* из разных частей Хоккайдо нами не установлено. В целом, среди всех изученных верхних зубов бурых медведей (I1–2, i1–3, P4, p4, M1 и M2) наблюдается общая закономерность наибольшей усложненности зубов у медведей, обитающих на Хоккайдо.

Таким образом, полученные нами результаты в некоторой степени противоречат молекулярным данным. Данные, полученные Хиратой

Таблица 8. Собственные значения главных компонент и их объясненная дисперсия

Номер главной компоненты (ГК)	Собственное значение	Общая дисперсия, %
ГК 1	11754.5	<b>54.5</b>
ГК 2	4011.4	<b>18.6</b>
ГК 3	2464.2	11.4
ГК 4	1779.0	8.2
ГК 5	1313.0	6.1
ГК 6	111.9	0.5
ГК 7	61.7	0.3
ГК 8	43.2	0.2
ГК 9	38.2	0.2

с соавторами (Hirata et al., 2013), соответствуют упорядоченному распределению животных из трех различных гаплогрупп мДНК на юге, северо-востоке и в центре Хоккайдо. Наши результаты показывают, что Хоккайдо заселён бурыми медведями, которые по морфологии резцов, четвертых премоляров и верхних моляров сильно дистанцируются от остальных изученных нами медведей Евразии и не разделяются на группы внутри острова. Эти данные не соответствуют картине упорядоченного распределения животных из трех различных гаплогрупп мДНК на юге, северо-востоке и в центре Хоккайдо. Вероятно, обнаруженная Хиратой с соавторами (Hirata et al., 2013) картина распределения материнских линии бурых медведей Хоккайдо сформировалась в результате восстановления популяции из трех групп близкородственных самок после прохождения бурого медведя на Хоккайдо через бутылочное горлышко. Ранее были получены результаты молекулярного анализа бурых медведей с Хоккайдо, не противоречащие этому утверждению (de Jong et al., 2023).

Ранее нам удалось установить некоторую географическую закономерность в изменчивости строения коронок резцов у *U. arctos* (Гимранов, Косинцев, 2017). Выраженных географических закономерностей в изменчивости строения коронок Р4 и М1 у бурых и белых медведей не установлено (Гимранов, 2018, 2021). Однако нам вновь удалось зафиксировать некоторую закономерность в географической изменчивости зубов бурого медведя на примере М2. Это не удивительно, т.к. зуб является самым большим и самым развитым среди всех щечных зубов. Интересен факт того, что резцы медведей обладают определенной изменчивостью, которая может наблюдаться только у достаточно развитых щечных зубов. Это обстоятельство еще раз подчеркивает важность изучения резцов, которым исследователи часто уделяют мало внимания.

Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения М2. Дифференцирующими признаками являются выраженные и усложненные дополнительными элементами паракон, метакон, протокон и пост-метаконкуль, а также развитые лингвальный цингулом и талон.

**Адаптационные изменения в строении М2.** Белый медведь относительно недавно отделился от бурого медведя (Hailer et al., 2012; Bidon et al., 2014; Lan et al., 2022), но за короткое время приобрел большое количество уникальных адаптаций, в том числе в зубной системе (Барышников, 2007). О быстрой адаптации зубов *U. maritimus* при переходе к мясоедству свидетельствуют колющий, хищнический вид Р4 (Гимранов, 2018), упрощение (потеря стилей) М1 (Гимранов, 2021) и упрощение М2 (часто отсутствуют стили и конули, слабые цингуломы, не развитый протокон и талон). В случае М2 мы наблюдаем редукцию зуба – переход от развитой формы (характерной для бурого медведя) к упрощенной. Причина таких изменений, на наш взгляд, кроется в ослаблении жевательной нагрузки на зуб. Ранее мы уже частично касались особенностей адаптации верхних зубов у белого медведя при переходе к облигатному хищничеству (Гимранов, 2021). Попробуем подвести некий итог изучения изменчивости верхних зубов *U. maritimus*. Несмотря на чисто хищническую стратегию питания, зубы у этих медведей изменяются по своеобразному сценарию. Резцы (I1–2) и клык становятся более приспособленными к хищничеству, премоляр (Р4) приобретает колющий вид, моляры (М1–2) утрачивают дополнительные элементы, связанные с пережевыванием пищи, становятся более простыми. При этом только М1 проявляет низкое морфологическое разнообразие и не вписывается в общую картину увеличения резательных функций (свойственных мясоедам), напротив, зуб усиливает давящую функцию за счет отдельных элементов.

**Эволюционные изменения M2 в роде *Ursus*.** Коротко эволюционная история рода *Ursus* описана нами ранее (Гимранов, 2021), поэтому остановимся только на характеристике M2 в предковых и сестринских формах. Обобщенная схема эволюционной изменчивости M2 в роде *Ursus* представлена на рис. 3.

У M2 *U. minimus* Devèze et Bouillet 1827 наблюдаются значительное превосходство по размерам паракона над метаконом, главные бугры без дополнительных элементов, метастиль отсутствует. Также M2 самого примитивного представителя рода *Ursus* демонстрирует простой одновершинный иногда расчлененный протокон, простой одновершинный метаконуль, пост-метаконуль отсутствует, почти отсутствует буккальный цингулюм, талон короткий и слабый при достаточно развитом лингвальном цингулюме (Барышников, 2007). Подобные черты в строении M1 характерны и для представителей рода *Protarctos* Kretzoi, 1945, который в последнее время сближают с *U. minimus*, а представителей последнего помещают в другой род *Euarctos* Gray 1864 (Wang et al., 2017). Вышеописанные состояния признаков можно считать базальными, архайчными для рода *Ursus*.

*U. thibetanus* G. Cuvier 1823 демонстрирует слабо возвышающиеся главные бугры M2, паракон

и метакон одиночные, протокон гребневидный, расчлененный, метаконуль развит от слабо заметного до хорошо выраженного, имеется лингвальный цингулюм и развитый талон (Барышников, 2007). Наши неопубликованные данные подтверждают вышеописанные состояния признаков, лишь уточним, что у гималайского медведя в целом гипокон развит хорошо, а лингвальный цингулюм – достаточно плохо.

M2 *U. americanus* Pallas 1780 имеет гребневидные протокон и метаконуль, относительно развитый лингвальный цингулюм, развитый талон и, в отличие от M2 *U. thibetanus*, несет больше дополнительных бугорков (Барышников, 2007). Наши неопубликованные данные подтверждают вышеописанные состояния признаков. Отметим лишь, что у барибала в целом гипокон развит хорошо, а протокон иногда расчленен и может иметь вершину. Иногда присутствуют дополнительные бугорки – метастиль и постгипокон.

У *U. etruscus* G. Cuvier 1823 на M2 имеются достаточно развитые паракон и метакон, дополнительные бугорки на буккальной части отсутствуют. Достаточно часто наблюдаются хорошо развитый лингвальный цингулюм и расчлененный протокон (по: Jiangzuo (Jiangzuo et al., 2019) задняя часть

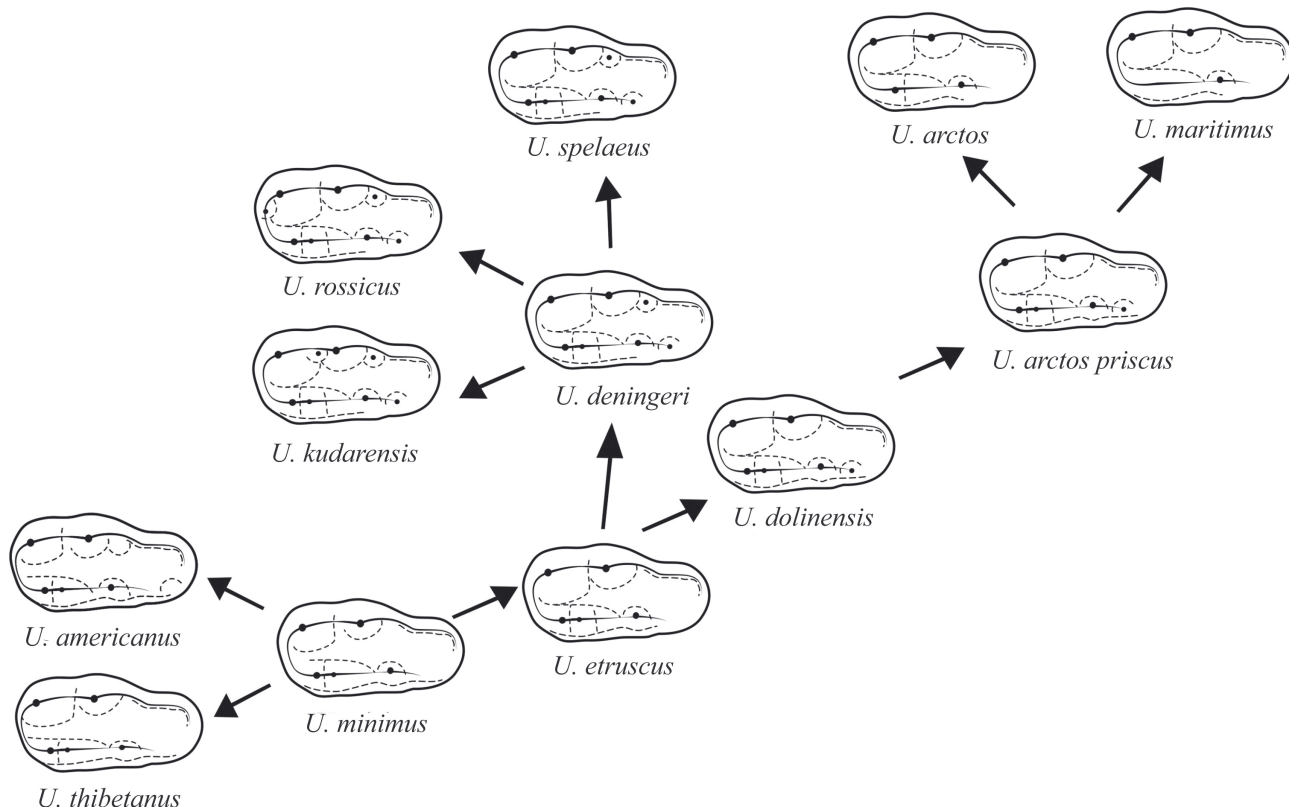


Рис. 3. Эволюционные преобразования M2 в роде *Ursus*.



расчлененного протокона называется мезокон). Почти во всех описанных в литературе находках *U. etruscus* (Mazza, Rustioni, 1992; Барышников, 2007; Wagner, 2006; Koufos et al., 2018; Medin et al., 2017; Jiangzuo et al., 2017; Medin et al., 2019) на М2 присутствует хорошо развитый метаконкуль, намного реже присутствует постметаконкуль. М2 *U. dolinensis* Garcia et Arsuaga 2001 по многим вышеперечисленным признакам схож с *U. etruscus*. Судя по опубликованным данным (Garcia, Arsuaga, 2001), у *U. dolinensis*, в отличие от *U. etruscus*, хорошо развит постметаконкуль. В целом, строение М2 *U. etruscus* и *U. dolinensis* очень сходно со строением М2 *U. arctos*.

М2 *U. deningeri* von Reichenau 1904 имеет развитые и без дополнительных элементов паракон и метакон, выраженный метастиль, расчлененный протокон, хорошо выраженный метаконкуль и часто достаточно развитый постметаконкуль. Лингвальный цингулюм развит в разной степени от плохо выраженного до сильного, чаще цингулюм развит в средней степени (Барышников, 2007; Rabeder, 1999; Rabeder et al., 2009; Wagner, Cermak, 2012). Такое же строение М2 демонстрирует кавказский пещерный медведь *U. kudarensis* Baryshnikov 1985 (Барышников, 2020), отличающийся от медведя Денингера только наличием в половине случаев преметакона (Ме: морфотип А2).

Более усложнен М2 дополнительными бугорками у малого пещерного медведя *U. rossicus* Vorisziak 1930. У этого вида на М2 присутствуют парастиль (Ра: морфотип А3), метастиль, метаконкуль, постметаконкуль (иногда достаточно развитый: морфотип С) и редко преметакон. Также М2 *U. rossicus* имеет расчлененный протокон и среднюю степень развитости лингвального цингулюма (Борисяк, 1932; наши неопубликованные данные).

Для больших пещерных медведей (*U. spelaeus sensu lato*) в целом характерно более простое строение М2, в отличие от *U. kudarensis* и *U. rossicus*. У больших пещерных медведей на М2 присутствуют паракон, метакон, метастиль, метаконкуль и постметаконкуль. Протокон расчленен, лингвальный цингулюм развит в средней степени (Baryshnikov, 1998; Rabeder, 1999; Барышников, 2007; наши неопубликованные данные). По описанным в этой работе признакам строение М2 больших пещерных медведей достаточно сходно с таковым у *U. deningeri*.

Строение М2 плейстоценового *U. arctos* (Rabeder et al., 2009; Baryshnikov, 2010; Marciszak et al., 2019; наши наблюдения), которого иногда выделяют в отдельный подвид *U. a. priscus*, сходно с таковым у *U. dolinensis*. На М2 имеются паракон и метакон без дополнительных элементов, расчлененный протокон, метаконкуль, постметаконкуль и развитый в средней степени (иногда хорошо развитый)

лингвальный цингулюм. Обобщенный вариант строения М2 современного *U. arctos* исходя из данных, полученных в этом исследовании, можно охарактеризовать следующим образом. На М2 имеются паракон и метакон без дополнительных элементов, расчлененный или нерасчлененный протокон с вершиной, метаконкуль и развитый в разной степени (2–3 балла) лингвальный цингулюм. Таким образом, плейстоценовый *U. arctos* отличается от современного наличием постметаконюля, который у первого если и развит, то зачастую очень плохо. Современный *U. maritimus* отличается от современного *U. arctos* слабо развитым талоном, полным отсутствием постметаконюля, очень слабым лингвальным цингулюмом и гребневидным, нерасчлененным протоконом.

Таким образом, основными элементами М2, которые варьируют в эволюционном масштабе у представителей рода *Ursus*, являются парастиль, метастиль, расчлененность (наличие мезокона) протокона, постметаконкуль и лингвальный цингулюм. Отсутствие или слабое развитие стилей, так же как и постметаконюля, является архаичным состоянием. Также архаичным состоянием является хорошо развитый лингвальный цингулюм и расчлененный протокон с несколькими вершинами. Наличие хорошо развитых стилей и постметаконюля является прогрессивным состоянием признаков, так же как и редуцированный цингулюм и одновершинный, нерасчлененный протокон. Базальные, примитивные состояния демонстрирует М2 *U. minimus* и *U. thibetanus* (рис. 3). Несколько прогрессивнее выглядит *U. americanus*. Все пещерные медведи (*U. kudarensis*, *U. rossicus* и *U. spelaeus*, в т.ч. *U. deningeri*) выглядят достаточно прогрессивно, обладая рядом прогрессивных признаков. Также достаточно прогрессивным выглядит строение М2 современных *U. arctos* и *U. maritimus*. Наибольшее количество прогрессивных черт наблюдается у *U. maritimus*. Это может объясняться резким переходом от всеядного или даже травоядного типа питания (бурый медведь) к облигатному хищничеству. У пещерных же медведей это объясняется глубокой специализацией зубов к исключительно растительной пище. В эволюционном отношении изменчивость М2 у представителей рода *Ursus* выглядит достаточно высокой, по сравнению с М1 (Гимранов, 2018), и несколько схожа с высокой изменчивостью премоляров.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для второго верхнего моляра М2 бурого и белого медведей выделено и описано 9 признаков, обладающих изменчивостью: дополнительные бугорки на параконе и метаконе, наличие метастилья, расчленение протокона (наличие мезокона),

наличие и развитость метаконуля и постметаконуля, развитость буккального и лингвального цингулюмов, развитость талона, сопряженная с формой окклюзиальной поверхности зуба.

Обнаружена единственная географическая закономерность в изменчивости выделенных признаков M2: у материковых *U. arctos* это уменьшение лингвального цингулюма с запада на восток. У популяций *U. arctos* с Хоккайдо отмечается уменьшение талона M2 с запада на восток. Для бурых медведей с Хоккайдо характерны высокие значения показателя усложненности в отличие от материковых популяций. Усложненными в основном являются элементы лингвального отдела зуба. В целом, M2 у бурого и белого медведей является достаточно изменчивым зубом, по сравнению с M1. Высокая изменчивость M2 сопоставима с таковой в премолярах.

Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения M2. Признаками, характерными для *U. arctos*, являются: дополнительный бугорок на постериальном гребне паракона, преметакон, бугорок в задней части протокона (мезокон), выраженный постметаконуль, развитый лингвальный цингулюм и развитый талон. Признаками, характерными для *U. maritimus*, являются гребнеобразный (без вершин и членения) протокон, безвершинный метаконуль, неразвитый (слабый) лингвальный цингулюм и наличие изгиба окклюзиальной формы в области талона. *U. maritimus* является почти полностью облигатным хищником. Изменение M2 связано с переходом на миофагию. Зуб редуцируется – утрачивает, в первую очередь, второстепенные элементы и сокращает давящую поверхность за счет талона.

В эволюционном отношении M2 у представителей рода *Ursus* обладает заметной изменчивостью. Основными элементами зуба, которые варьируют в эволюционном масштабе, являются парастиль, метастиль, расчлененность (наличие мезокона) протокона, постметаконуль и лингвальный цингулюм. Архаичные состояния признаков демонстрирует M2 *U. minimus* и *U. thibetanus*. Несколько прогрессивнее выглядит *U. americanus* внутри подрода *Euarctos*. Все пещерные медведи (*U. deningeri*, *U. kudarensis*, *U. rossicus* и *U. spelaeus*) обладают рядом прогрессивных признаков. Также достаточно прогрессивным выглядит строение M2 современных *U. arctos* и *U. maritimus*. Наибольшее количество прогрессивных черт наблюдается у *U. maritimus*. В эволюционном отношении изменчивость M2 у представителей рода *Ursus* выглядит достаточно высокой и отражает основные филогенетические направления.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Н.А. Формозову за ценные советы и замечания, сделанные при обсуждении рукописи на стадии рецензирования. 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 T. 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 T. Murakami (Shiretoko Museum) и директору Shiretoko Museum Mr. M. Yamanaka.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-24-00147 (“Пещерные медведи: таксономия, биология и взаимоотношение с человеком”), <https://rscf.ru/project/24-24-00147/>.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией Института экологии растений и животных УрО РАН по биоэтике (выписка из Протокола № 13 заседания Комиссии от 1 ноября 2022 г.).

«Допустимо использование сотрудниками ИЭРиЖ УрО РАН в своих исследованиях и в основанных на них публикациях коллекционных (музейных) материалов без процедуры отдельного обсуждения и рассмотрения конкретных заявок на исследования с использованием таких материалов, при условии, что такие материалы поступили (депонированы) в фонды коллекций (музеев) ранее даты создания в ИЭРиЖ УрО РАН Комиссии по биоэтике (т.е. ранее 14.05.2020).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Как автор данной работы, я заявляю, что у меня нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф., 2007. Медвежи (Carnivora, Ursidae). (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. I. Вып. 5). СПб.: Наука. 541 с.
- Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю., 2009. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, Carnivora) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 313. № 2. С. 25–48.
- Барышников Г.Ф., 2010. Изменчивость морфометрических признаков бурого медведя (*Ursus arctos*) Евразии во времени и пространстве // Материалы IV Международной мамонтовой конференции. Якутск, 2010. С. 115–121.
- Барышников Г.Ф., 2020. Крупные млекопитающие куларской плейстоценовой фауны Кавказа. СПб.: Наука. 400 с.
- Борисяк А.А., 1932. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Северного Кавказа // Труды Палеозоологического института. Т. 1. С. 137–201.
- Гимранов Д.О., 2018. Морфотипическая характеристика четвертых премоляров бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 2. С. 205–223.
- 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.
- Гимранов Д.О., 2021. Морфотипическая характеристика первого верхнего моляра (M1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 809–822.
- Baryshnikov G., 1998. Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus // Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere. Saunders J.J., Styles B.W., Baryshnikov G.F., eds. Illinois State Museum Scientific Papers. Springfield. P. 69–118.
- Baryshnikov G.F., 2010. Late Pleistocene brown bear (*Ursus arctos*) from the Caucasus // Russ. J. Theriol. V. 9. № 1. P. 9–17.
- 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 // Mol. Biol. Evol. V. 31. P. 1353–1363.
- de Jong M.J., Niamir A., Wolf M., Kitchener A.C., Lecomte N., et al., 2023. Range-wide whole-genome resequencing of the brown bear reveals drivers of intraspecies divergence // Comm. Biol. V. 6. P. 153.
- Garcia N., Arsuaaga 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.
- Hirata D., Mano T., Abramov A.V., Baryshnikov G.F., Kossintsev P.A., et al., 2013. Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences // Mol. Biol. Evol. V. 30. P. 1644–1652.
- Jiangzuo Q., Liu J., Wang Y., Jin C., Liu S., et al., 2017. New materials of *Ursus etruscus* from Jinyuan cave of Luotuo Hill, Dalian and a brief review of *Ursus cf. etruscus* in China // Quat. Sci. V. 37. № 4. P. 828–837.
- Jiangzuo Q., Liu J., Chen J., 2019. Morphological homology, evolution, and proposed nomenclature for bear dentition // Acta Palaeontologica Polonica. V. 64. № 4. P. 693–710.
- Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J., Pähm B., Vulla E., et al., 2009. Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: A general demographic model for mammals? // Mol. Ecol. 18: 1963–1979.
- Koufos G.D., Konidaris G.E., Harvati K., 2018. Revisiting *Ursus etruscus* (Carnivora, Mammalia) from the Early Pleistocene of Greece with description of new material // Quat. Int. V. 497. P. 222–239.
- Lindqvist C., Schuster S.C., Sun Y., Talbot S.L., Qi J., et al., 2010. Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear // Proceedings of the National Academy of Sciences. 107(11). P. 5053–5057.
- Mazza P., Rustioni M., 1992. Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* Cuvier // Palaeontogr. Ital. V. 79. P. 101–146.
- Marciszak A., Schouwenburg C., Lipecki G., Talamo S., Shpansky A., et al., 2019. Steppe brown bear *Ursus arctos* “*priscus*” from the Late Pleistocene of Europe // Quat. Int. V. 534. P. 158–170.
- Medin T., Martínez-Navarro B., Rivals F., Madurell-Malapeira J., Ros-Montoya S., et al., 2017. Late Villafranchian *Ursus etruscus* and other large carnivores from the Orce sites (Guadix-Baza basin, Andalusia, southern Spain): Taxonomy, biochronology, paleobiology, and ecogeographical context // Quat. Int. V. 431 B. P. 20–41.
- Medin T., Martínez-Navarro B., Madurell-Malapeira J., Figueirido B., Kopalani G., et al., 2019. The bears from Dmanisi and the first dispersal of early Homo out of Africa // Scien. Rep. V. 9. № 17752. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54138-6>

- Rabeder G., 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. V. 11. P. 1–102.
- Rabeder G., Pacher M., Withalm G., 2009. Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. V. 17. P. 1–135.
- Wagner J., 2006. A list of craniodental material of Pliocene ursids (genus *Ursus*) in the collection of Naturhistorisches Museum Basel. Επιστημονική Επετηρίδα του Τμήματος Γεωλογίας (ΑΠΘ). 98. 127–140.
- Wagner J., Cermak S., 2012. Revision of the early Middle Pleistocene bears (Ursidae, Mammalia) of Central Europe, with special respect to possible co-occurrence of spelaeoid and arctoid lineages // Bull. Geosci. V. 87. P. 461–496.
- Wang X., Rybczynski N., Harington C., White S., Tedford R., 2017. A basal ursine bear (*Protarctos abstrusus*) from the Pliocene High Arctic reveals Eurasian affinities and a diet rich in fermentable sugars // Scien. Rep. V. 7. № 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17657-8>

## MORPHOTYPIC CHARACTERISTICS OF THE SECOND UPPER MOLAR (M2) 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](mailto:djulfa250@rambler.ru)

The structure of the second upper molar (M2) of brown (*Ursus arctos*) and white (*U. maritimus*) bears was studied, with 9 polymorphic characters identified, and their descriptions given. A west to east geographic pattern was discovered in the variability of the lingual cingulum M2 in continental *U. arctos*. In island populations of *U. arctos*, there is likewise a decrease in talon M2 observed from west to east. In general, M2 in brown and polar bears is a rather variable tooth. The brown bear can be reliably differentiated from the polar bear based on the structure of M2 based on 6 characters. Changes in the structure of M2 in *U. maritimus* is associated with the transition to myophagy. The tooth is reduced, first of all losing its secondary elements and reducing the pressing surface due to the talon. *Ursus maritimus* has the largest number of progressive features among ancient and modern members of the genus *Ursus*. In evolutionary terms, the variability of M2 in members of the genus appears to be quite high, reflecting the main phylogenetic directions.

*Keywords:* bear, teeth, molar, variability, morphotypes, species differentiation, evolution