

УДК 599.742.21-22:591.431.4

## МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕЗЦОВ БУРОГО (*URSUS ARCTOS*) И БЕЛОГО (*URSUS MARITIMUS*) МЕДВЕДЕЙ (CARNIVORA, URSIDAE)

© 2017 г. Д. О. Гимранов\*, П. А. Косинцев

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

\*e-mail: djulfa250@rambler.ru

Поступила в редакцию 05.03.2016 г.

Изучено строение верхних и нижних резцов бурого (*Ursus arctos*) и белого (*U. maritimus*) медведей, выделены морфотипы зубов. Приведены описания и частота встречаемости каждого морфотипа. Установлено, что бурый медведь обладает большей степенью морфотипического разнообразия верхних и нижних резцов. Этому виду свойственно более сложное строение коронок, в отличие от белого медведя. Наблюдается увеличение показателя усложненности зубов в популяциях *U. arctos* в направлении с запада на восток. По строению резцов материковые бурые медведи несколько отличаются от медведей, населяющих о-в Хоккайдо. Внутри острова выявлены различия между западной, центральной и восточной популяциями. Резцы белого медведя, в целом, больше приспособлены к хищничеству, чем резцы бурого. Основное эволюционное направление развития резцов у представителей рода *Ursus* связано с упрощением жевательной поверхности.

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

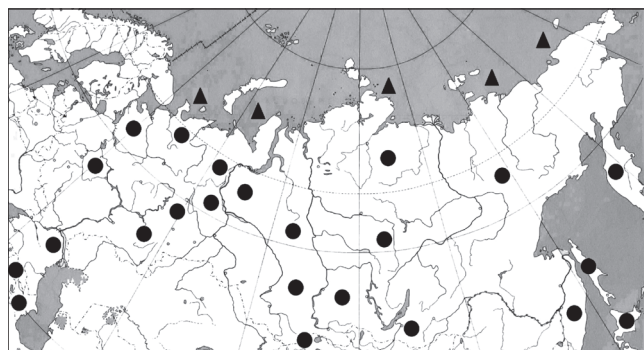
**DOI:** 10.7868/S0044513417050051

Широкий спектр питания медведей рода *Ursus* обуславливает сильную дифференциацию зубов, причем разные отделы и элементы коронки могут иметь различные варианты строения. Для размеров черепа, зубов и отдельных костей бурого медведя (*Ursus arctos* L. 1758) характерна большая географическая изменчивость. Вид имеет голарктический ареал. Для скелета белого медведя (*U. maritimus* Phipps 1774) географическая изменчивость не выражена, вид занимает циркулярный ареал обитания (Барышников, 2007; Абрамов, Хляп, 2012). Будучи близким родственником бурого медведя, белый медведь имеет выраженную морфологическую специфику. Скорость фенотипических преобразований *U. maritimus* достаточно высока, т.к. обособление от линии *U. arctos* произошло сравнительно недавно, около 600 тыс. л. н. (Hailer et al., 2012; Bidon et al., 2014). Наряду с разными особенностями биологии этих двух видов, совершенно разные спектры питания и стратегии добывания пищи делают бурого и белого медведей удобной моделью для изучения закономерностей эволюции зубной системы наземных хищных млекопитающих.

Данные по морфологии современных и ископаемых зубов медведей неоднократно привлекались для решения задач систематики и филогении (Kurtén, 1964, 1966; Rabeder, Tsoukala, 1990;

Rabeder, 1999; Grandal-d'Anglade, Lopez-Gonzalez, 2004; Rabeder et al., 2008; Baryshnikov, 2011; Верещагин, 1947; Оводов, 1970; Чернявский, 1986; Чернявский, Кречмар, 2003; Алексева, 1990; Барышников, 2007; Боекорсов, Барышников, 2013). Несмотря на это, целенаправленных исследований, посвященных выделению и анализу морфотипов зубов, на современных представителях серий бурого и белого медведей не проводилось. В некоторых работах имеются описания отдельных зубов обсуждаемых таксонов (Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001; Барышников, 2007). В других работах имеются изображения морфотипов некоторых зубов этих видов (Erdbrink, 1953; Rabeder, 1983, 1989, 1999; Ray, 1971; Wagner, Šermák, 2012). Внимания заслуживает работа, посвященная изменчивости молочных зубов в семействе Ursidae (Барышников, Аверьянов, 1991). Детальное изучение резцов у представителей рода *Ursus* было приведено в работе Rabeder (1999) на примере большого пещерного медведя (*U. spelaeus* Rosenmuller 1794).

В нашей работе внимание уделено изучению морфотипической изменчивости резцов верхней (I1 и I2) и нижней (i1, i2, i3) челюстей бурого (*U. arctos* L.) и белого (*U. maritimus* Phip.) медведей. Задачи исследования – выделение и описание морфотипов зубов у двух видов медведей, со-



**Рис. 1.** Географическое распределение изученных выборок. ● – Бурый медведь (*U. arctos*), ▲ – белый медведь (*U. maritimus*).

ставление морфотипических схем, вычисление показателя усложненности коронки зуба и описание видодиагностических признаков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы краниологические коллекции Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), музея ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологического музея ТомГУ и 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). На рис. 1 показано географическое распределение изученных выборок медведей.

Локалитеты изученных особей (черепов) бурого медведя объединялись в крупные выборки. Кавказ горный: Азербайджанская республика ( $n = 4$ ), Грузия ( $n = 4$ ), Республика Абхазия ( $n = 9$ ), Республика Северная Осетия-Алания ( $n = 9$ ); Кавказ равнинный: Республика Адыгея ( $n = 40$ ), Краснодарский край ( $n = 16$ ); Центр европейской части России: Костромская обл. ( $n = 5$ ), Московская обл. ( $n = 3$ ), Смоленская обл. ( $n = 5$ ), Тверская обл. ( $n = 1$ ); Север европейской части России: Архангельская обл. ( $n = 4$ ), Вологодская обл. ( $n = 11$ ), Ленинградская обл. ( $n = 38$ ), Мурманская обл. ( $n = 3$ ), Новгородская обл. ( $n = 14$ ), Псковская обл. ( $n = 9$ ), Республика Карелия ( $n = 6$ ); Урал южный: Республика Башкортостан ( $n = 6$ ), Оренбургская обл. ( $n = 1$ ); Урал северный и средний: Коми ( $n = 35$ ); Свердловская обл. ( $n = 15$ ); Пермская обл. ( $n = 3$ ); Западная Сибирь Новосибирская обл. ( $n = 2$ ), Томская обл. ( $n = 21$ ), Тюменская обл. ( $n = 13$ ); Алтай: Республика Алтай ( $n = 19$ ); Забайкалье: Иркутская обл. ( $n = 17$ ); Центральная Сибирь: Красноярский край ( $n = 15$ ); Восточная Сибирь: Республика Саха ( $n = 12$ ); Приморье: Приморский край ( $n = 22$ ); Камчатка: Камчатский край ( $n = 113$ ); острова Дальнего Во-

стока: Сахалинская обл. ( $n = 22$ ); Япония: западная часть о-ва Хоккайдо ( $n = 28$ ), центральная часть о-ва Хоккайдо ( $n = 40$ ), восточная часть о-ва Хоккайдо ( $n = 48$ ), без точного локалитета о-в Хоккайдо ( $n = 24$ ). Общая выборка по виду 637 особей.

Локалитеты и число изученных особей (черепов) белого медведя: группа “Ямал” включает в себя экземпляры из Архангельской обл. ( $n = 8$ ) и Ямало-Ненецкого автономного округа ( $n = 22$ ); группа “Таймыр” состоит из экземпляров, собранных с севера Красноярского края ( $n = 65$ ), группа “Сибирь (северо-восток)” включает в себя экземпляры с севера Республика Саха ( $n = 28$ ) и из Чукотского автономного округа ( $n = 22$ ), группа “Северный Ледовитый океан” состоит из экземпляров не имеющих точных локалитетов ( $n = 27$ ). Общая выборка по виду 172 особи.

Число изученных зубов каждого вида приведено в табл. 1, общее число изученных зубов 2624. Характеристика выделенных морфотипов приведена в табл. 2. При описании морфотипов резцов изучали лингвальную поверхность коронки зуба, выраженность цингулюмов и число бугорков на режущей поверхности (рис. 2). При описании структуры коронки резцов и проведении морфотипического анализа авторы опирались на отечественные и зарубежные работы (Гимранов и др., 2015; Rabeder, 1999; Szuma, 2011; Gimranov, Kosintsev, 2015). Простыми морфотипами у верхних резцов являются морфотипы А1, А2 и В. Для нижних резцов простым морфотипом является А1. Все остальные морфотипы, описанные в этой работе, являются усложненными. Показатель усложненности рассчитывался на основе частоты встречаемости простых и сложных морфотипов (Rabeder, 1999). Были проанализированы нижние резцы у особей бурого медведя с известным полом на предмет оценки степени проявления полового диморфизма в частотах морфотипов. Статистически значимые различия между самцами и самками отсутствуют (табл. 3), поэтому выборки анализируются без разделения по полу. В работе использованы зубы с не поврежденными коронками и, на которых, не стерты признаки. Экземпляры, имеющие разные морфотипы одного и того же зуба на правой и левой челюсти, составляют менее 1% в выборках каждого вида и из анализа исключены. Число верхних резцов мало, поэтому материал по ним сгруппирован в географически более широкие выборки (табл. 4). Выборки о-ва Хоккайдо сгруппированы в соответствие 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  $\chi^2$ . Для характеристики различий между выборками

медведей применен метод главных компонент, рассчитанный на основе матрицы показателей усложненности зубов. Расчет значений  $\chi^2$  и анализ данных с помощью метода главных компонент проведен с использованием пакета PAST (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

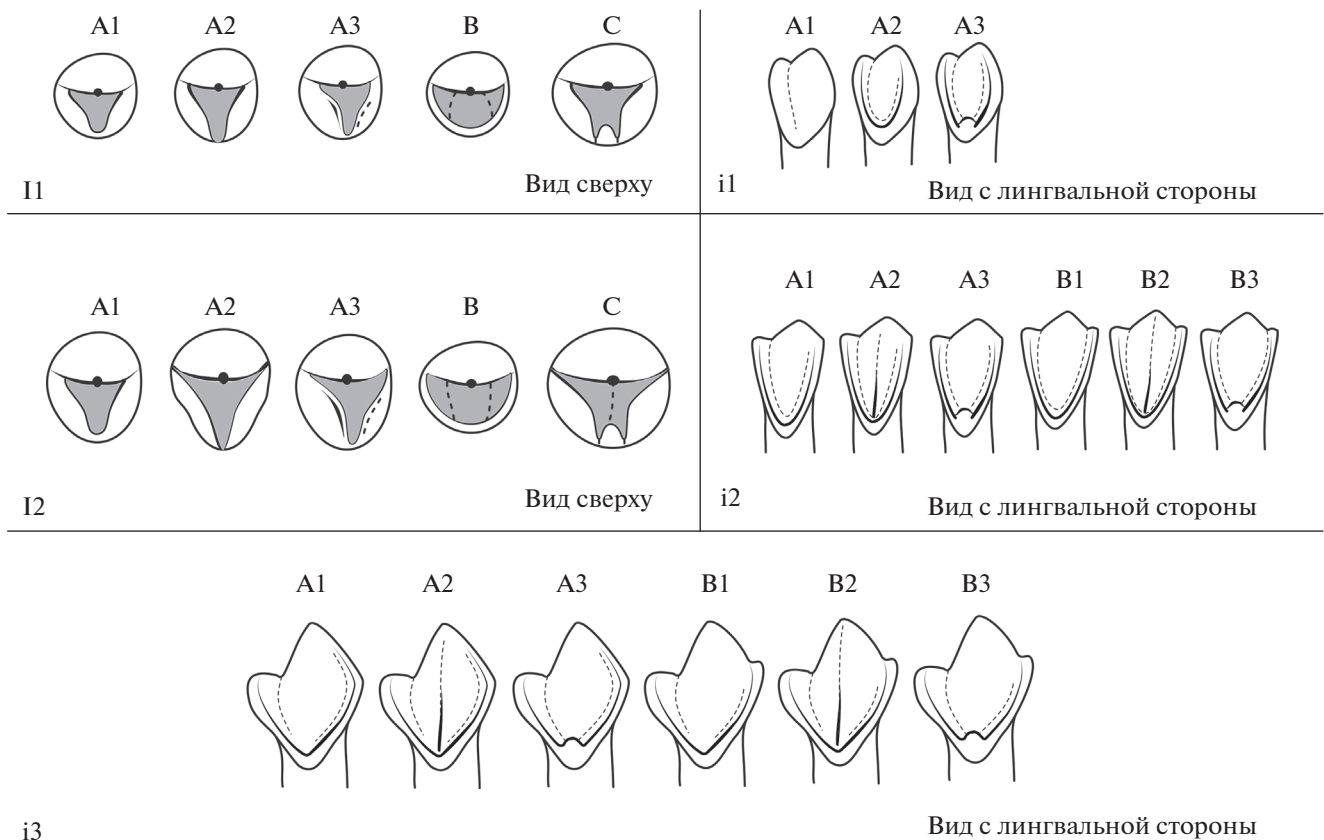
**И1.** Все выделенные морфотипы И1 присутствуют только у медведей Кавказа (табл. 4). Доминирующим морфотипом у *U. arctos* является А3. По частоте доминирующих морфотипов выборка бурого медведя с Дальнего Востока заметно отличается от остальных материковых и островных групп. Она наиболее близка к медведям центральной части о-ва Хоккайдо. Частоты доминирующих морфотипов медведей о-ва Хоккайдо в целом сходны с таковыми материковых зверей. Своеобразие островных животных проявляется в отсутствии морфотипов А1 и А2. На острове выделяется популяция с высокой частотой встречаемости морфотипа А3 (81%), обитающая в центральной части (табл. 4). Между выборками бурых медведей с материка и о-ва Хоккайдо статистически значимых различий в частотах морфотипов И1 не наблюдается. У *U. maritimus* до-

**Таблица 1.** Число изученных зубов бурого и белого медведей

Вид	Название зубов					Общее
	И1	И2	и1	и2	и3	
<i>U. arctos</i>	181	241	482	543	539	<b>1986</b>
<i>U. maritimus</i>	87	86	154	149	162	<b>638</b>

минирующими морфотипами являются А1 и А2 (54 и 31%), соотношение этих морфотипов несколько отличает выборку из Северо-востока Сибири от остальных (34.3 и 40.0%). Между двумя видами медведей выявлены значимые различия (табл. 8).

**И2.** Доминирующим морфотипом у бурых медведей является С, самым редким морфотипом – А3 (табл. 4). По распределению частот морфотипов выборка из Сибири несколько отличается от остальных материковых выборок. Частоты распределения морфотипов у медведей о-ва Хоккайдо отличается от таковых в материковых выборках. Своеобразие островных животных проявляется в субдоминировании морфотипа А3 и отсутствии



**Рис. 2.** Морфотипы зубов бурого и белого медведей.

Таблица 2. Характеристика выделенных морфотипов зубов бурого и белого медведей

Обозначение зуба	Обозначение морфотипа	Фактор	Характеристика морфотипа
II	A1	1	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы (distales & mesial cingulum by Rabeder (1999)), лингвальный бассейн (lingualtal by Rabeder (1999)) не доходит до лингвального края основания коронки, цингулюмы смыкаются
	A2	1	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы, которые не смыкаются
	A3	1.5	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы, которые смыкаются. Мезиальный цингулюм значительно массивнее дистального
	B	1	Мезиальный и дистальный цингулюмы не дифференцированы, имеется общий слабый цингулюм, окаймляющий коронку по лингвальной стороне
	C	2	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы, в зоне их контакта имеется отдельный бугорок
I2	A1	1	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы, лингвальный бассейн не доходит до лингвального края основания коронки, цингулюмы смыкаются
	A2	1	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы, которые не смыкаются
	A3	1.5	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы, которые смыкаются. Мезиальный цингулюм значительно массивнее дистального
	B	1	Мезиальный и дистальный цингулюмы не дифференцированы, имеется общий слабый цингулюм, окаймляющий коронку по лингвальной стороне
	C	2	Имеются мезиальный и дистальный цингулюмы, в зоне их контакта имеется отдельный бугорок
i1	A1	1	Имеется дистоконид
	A2	1.5	Присутствует дистоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы (distale & mesiale cingulumkante by Rabeder (1999)) соединяются в единый комплекс
	A3	2	Присутствуют дистоконид, дистальный и мезиальный цингулюмы, разделенные метаконидом
i2	A1	1	Присутствует дистоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс
	A2	1.5	Присутствует дистоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс. Присутствует центральный лингвальный гребень
	A3	2	Присутствуют дистоконид, дистальный и мезиальный цингулюмы разделены метаконидом
	B1	2	Присутствуют дистоконид и мезиоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс
	B2	2.5	Присутствуют дистоконид и мезиоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс. Присутствует центральный лингвальный гребень
	B3	3	Присутствуют дистоконид и мезиоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы разделены метаконидом

Таблица 2. Окончание

Обозначение зуба	Обозначение морфотипа	Фактор	Характеристика морфотипа
i3	A1	1	Присутствует массивный дистоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс
	A2	1.5	Присутствует массивный дистоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс. Присутствует центральный лингвальный гребень
	A3	2	Присутствует массивный дистоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы разделены метаконидом
	B1	2	Присутствуют массивный дистоконид и небольшой мезиоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс
	B2	2.5	Присутствуют массивный дистоконид и небольшой мезиоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы образуют единый комплекс. Присутствует центральный лингвальный гребень
	B3	3	Присутствуют массивный дистоконид и небольшой мезиоконид. Дистальный и мезиальный цингулюмы разделены метаконидом

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

Таблица 3. Частоты морфотипов нижних резцов (%) у самцов и самок бурых медведей и статистический уровень их различий, с использованием критерия  $\chi^2$

Зуб	Морфотип, показатель	Самцы (n = 50)	Самки	df	$\chi^2$	Значение p
i1	A1	45	51	2	1.66	0.44
	A2	38	38			
	A3	17	11			
	Число экземпляров	58	45			
i2	A1	34	31	2	0.76	0.69
	A2	36	42			
	A3	30	27			
	Число экземпляров	67	49			
i3	A1	45	41	2	3.73	0.16
	A2	31	43			
	A3	24	16			
	Число экземпляров	67	49			

морфотипа В. Внутри острова выделяется популяция с высокой частотой встречаемости морфотипа А3 (37%), обитающая в восточной части (табл. 4). У белого медведя встречен только один морфотип обсуждаемого зуба. Между выборками бурых медведей с материка и с о-ва Хоккайдо наблюдаются статистически значимые различия. Достоверно различаются частоты для бурого и белого медведей (табл. 8).

**i1.** В европейской части России у *U. arctos* доминирующими морфотипами являются А1 и А2, с преобладанием морфотипа А1 (табл. 5). В Сиби-

ри, на Алтае и в Приморье соотношение доминантов меняется, преобладающим становится морфотип А2. На Камчатке абсолютно доминирует морфотип А3. На о-ве Хоккайдо частоты морфотипов близки в разных популяциях. Здесь практически равные частоты имеют доминирующие морфотипы А1 и А2 (46 и 41%). По строению i1 материковые бурые медведи не достоверно отличаются от островных особей (табл. 8). Во всех выборках *U. maritimus* отмечена высокая степень доминирования морфотипа А2. Между этим видом и бурым медведем получены значимые статистические различия (табл. 8).

Таблица 4. Частоты и число морфотипов верхних резцов (I1 и I2)

Вид	Географическая область	I1					N	I2					N	
		A1	A2	A3	B	C		A1	A2	A3	B	C		
<i>U. arctos</i>	Кавказ	n	1	1	9	1	8	20	5	7	1	2	11	26
	%	5.0	5.0	45.0	5.0	40.0	19.2		26.9	3.8	7.7	42.3		
	европейский Север	n	0	0	14	1	6	21	2	7	1	0	13	23
	%	0.0	0.0	66.7	4.8	28.6	8.7		30.4	4.3	0.0	56.5		
	Сибирь	n	5	0	3	5	3	16	1	7	0	5	6	19
	%	31.3	0.0	18.8	31.3	18.8	5.3		36.8	0.0	26.3	31.6		
	Дальний Восток	n	1	0	29	3	1	34	5	9	0	6	30	50
	%	2.9	0.0	85.3	8.8	2.9	10.0		18.0	0.0	12.0	60.0		
	Общее:	n	7	1	55	10	18	91	13	30	2	13	60	118
	%	7.7	1.1	60.4	11.0	19.8	11.0		25.4	1.7	11.0	50.8		
	о-в Хоккайдо (запад)	n	0	0	13	3	10	26	0	1	4	0	24	29
%	0.0	0.0	50.0	11.5	38.5	0.0	3.4		13.8	0.0	82.8			
о-в Хоккайдо (центр)	n	0	0	17	0	4	21	0	0	5	0	18	23	
%	0.0	0.0	81.0	0.0	19.0	0.0		0.0	21.7	0.0	78.3			
о-в Хоккайдо (восток)	n	0	0	14	2	8	24	1	8	17	0	20	46	
%	0.0	0.0	58.3	8.3	33.3	2.2		17.4	37.0	0.0	43.5			
о-в Хоккайдо*	n	0	0	16	0	3	19	0	1	12	0	12	25	
%	0.0	0.0	84.2	0.0	15.8	0.0		4.0	48.0	0.0	48.0			
Общее:	n	0	0	60	5	25	90	1	10	38	0	74	123	
%	0.0	0.0	66.7	5.6	27.8	0.8		8.1	30.9	0.0	60.2			
Общее по виду:	n	7	1	115	15	43	181	14	40	40	13	134	241	
%	3.9	0.6	63.5	8.3	23.8	5.8		16.6	16.6	5.4	55.6			
<i>U. maritimus</i>	Ямал	n	13	5	0	2	0	20	0	20	0	0	0	20
	%	65.0	25.0	0.0	10.0	0.0	0.0		100.0	0.0	0.0	0.0		
	Таймыр	n	22	7	0	1	0	30	0	31	0	0	0	31
	%	73.3	23.3	0.0	3.3	0.0	0.0		100.0	0.0	0.0	0.0		
	Сибирь (северо-восток)	n	12	14	6	3	0	35	0	34	0	0	0	34
%	34.3	40.0	17.1	8.6	0.0	0.0	100.0		0.0	0.0	0.0			
Северный Ледовитый океан*	n	0	1	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	
%	0.0	50.0	0.0	50.0	0.0	0.0		50.0	0.0	0.0	0.0			
Общее:	n	47	27	6	7	0	87	0	86	0	0	0	86	
%	54.0	31.0	6.9	8.0	0.0	0.0		100.0	0.0	0.0	0.0			

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

**i2.** В европейской части России и Западной Сибири у бурого медведя доминирует морфотип A2 (табл. 6). Из морфотипов группы В встречается только морфотип В2 с частотой 3.5%. На Урале и в азиатской части России появляется морфотип В1 (4.5%). На Алтае доминирует морфотип А1 (41.2%). На Камчатке морфотипическое разнооб-

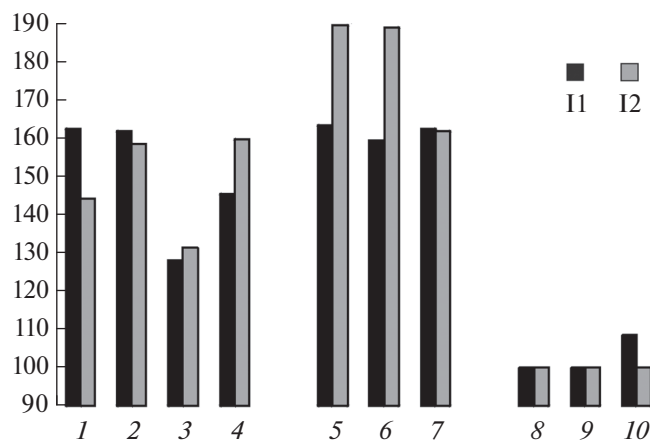
разие i2 достигает своего максимума. Здесь и в Приморье доминирует морфотип А3 (соответственно, 74.8 и 68.4%). Повсеместно на о-ве Хоккайдо доминирующим морфотипом является А2. Медведи из западной части острова отличаются наличием морфотипа В1 и отсутствием морфотипа В3. В популяциях двух других районов острова

Таблица 5. Частоты и число морфотипов *i1*

Вид	Географическая область		Морфотипы			
			A1	A2	A3	N
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	<i>n</i> %	13 65.0	5 25.0	2 10.0	<b>20</b>
	Кавказ равнинный	<i>n</i> %	28 58.3	17 35.4	3 6.3	<b>48</b>
	Центральная европейская часть	<i>n</i>	6	4	0	<b>10</b>
	Север европейской части	<i>n</i> %	45 60.8	25 33.8	4 5.4	<b>74</b>
	Южный Урал	<i>n</i>	2	3	1	<b>6</b>
	Средний и Северный Урал	<i>n</i> %	23 52.3	18 40.9	3 6.8	<b>44</b>
	Западная Сибирь	<i>n</i> %	10 32.3	19 61.3	2 6.5	<b>31</b>
	Алтай	<i>n</i> %	6 37.5	8 50.0	2 12.5	<b>16</b>
	Центральная Сибирь	<i>n</i>	3	11	0	<b>14</b>
	Забайкалье	<i>n</i>	5	3	2	<b>10</b>
	Восточная Сибирь	<i>n</i>	7	3	0	<b>10</b>
	Камчатка	<i>n</i> %	12 12.9	32 34.4	49 52.7	<b>93</b>
	Приморье	<i>n</i> %	6 37.5	8 50.0	2 12.5	<b>16</b>
	острова Дальнего Востока	<i>n</i>	7	1	3	<b>11</b>
	Общее:	<i>n</i> %	<b>173</b> <b>42.9</b>	<b>157</b> <b>39.0</b>	<b>73</b> <b>18.1</b>	<b>403</b>
	о-в Хоккайдо (запад)	<i>n</i> %	15 53.6	11 39.3	2 7.1	<b>28</b>
	о-в Хоккайдо (центр)	<i>n</i> %	15 45.5	14 42.4	4 12.1	<b>33</b>
	о-в Хоккайдо (восток)	<i>n</i> %	15 38.5	19 48.7	5 12.8	<b>39</b>
	о-в Хоккайдо*	<i>n</i> %	11 55.0	5 25.0	4 20.0	<b>20</b>
	Общее:	<i>n</i> %	<b>56</b> <b>46.7</b>	<b>49</b> <b>40.8</b>	<b>15</b> <b>12.5</b>	<b>120</b>
Общее по виду:	<i>n</i> %	<b>229</b> <b>43.8</b>	<b>206</b> <b>39.4</b>	<b>88</b> <b>16.8</b>	<b>523</b>	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	<i>n</i> %	4 13.8	20 69.0	5 17.2	<b>29</b>
	Таймыр	<i>n</i> %	11 19.6	40 71.4	5 8.9	<b>56</b>
	Сибирь (северо-восток)	<i>n</i> %	8 17.8	33 73.3	4 8.9	<b>45</b>
	Северный Ледовитый океан*	<i>n</i> %	3 12.5	20 83.3	1 4.2	<b>24</b>
	Общее:	<i>n</i> %	<b>26</b> <b>16.9</b>	<b>113</b> <b>73.4</b>	<b>15</b> <b>9.7</b>	<b>154</b>

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

## ОБСУЖДЕНИЕ



**Рис. 3.** Уровень усложненности верхних резцов в выборках бурого медведя и белого медведя. Бурый медведь: 1 – Кавказ, 2 – Север европейской части России, 3 – Сибирь, 4 – Дальний Восток, 5 – о-в Хоккайдо (запад), 6 – о-в Хоккайдо (центр), 7 – о-в Хоккайдо (восток). Белый медведь: 8 – Ямал, 9 – Таймыр, 10 – Сибирь (северо-восток).

имеется морфотип В3 и нет морфотипа В1. Морфотипы группы В во всех выборках бурого медведя являются малочисленными. Между выборками бурых медведей с материка и с о-ва Хоккайдо наблюдаются статистически значимые различия (табл. 8). Во всех выборках белого медведя отмечена высокая частота морфотипа В2 (71.1–92.9%), отсутствуют морфотипы А3 и В3. Между двумя видами медведей получены значимые статистические различия (табл. 8).

**и3.** Морфотипы группы В в материковых популяциях *U. arctos* не обнаружены (табл. 7). На Кавказе и Западной Сибири доминирует морфотип А2. На севере европейской части России, Алтае и Забайкалье доминирующим морфотипом является А1. Примерно равное соотношение частот морфотипов А1 и А2 (42.6 и 46.8%) наблюдается на Урале. В дальневосточных популяциях бурого медведя доминирует морфотип А3. В западной части о-ва Хоккайдо доминирует морфотип А1, а в центральной и восточной – морфотип А2. Редкие морфотипы группы В отсутствуют у медведей из центральной части о-ва Хоккайдо. Между выборками бурых медведей с материка и о-ва Хоккайдо наблюдаются статистически значимые различия (табл. 8). Во всех выборках *U. maritimus* встречены только морфотипы А1, А2 и В1, среди которых доминирует морфотип А1 (68–85.1%). Наименьшее морфотипическое разнообразие установлено для таймырской популяции. Между двумя видами медведей получены значимые статистические различия (табл. 8).

Характеризуя морфотипическую изменчивость **И1** бурого медведя, стоит отметить преобладание более сложных морфотипов в европейской части России и меньшую долю усложненных морфотипов в популяциях этих животных, обитающих в Сибири и на Дальнем Востоке (табл. 9, рис. 3). У медведей с о-ва Хоккайдо наблюдается достаточно большое число резцов со сложным вариантом строения, как и у медведей в европейской части материка. Показатель усложненности незначительно изменяется в разных группах этого острова. Практически не изменяется обсуждаемый показатель в выборках белого медведя, значения его являются низкими в связи с преобладанием простых морфотипов у этого вида. Самым высоким морфотипическим разнообразием обладает бурый медведь, населяющий материк (присутствуют все морфотипы). В островных выборках этого вида отсутствуют простые морфотипы, у белого же медведя нам не удалось найти самого сложного морфотипа С. *U. arctos* от *U. maritimus* можно надежно отличать по форме строения лингвальной части первого верхнего резца. Бурый медведь отличается от белого медведя наличием массивного мезиального цингулюма и бугорка в зоне контакта цингулюмов.

Рассматривая морфотипическую изменчивость **И2** *U. arctos*, можно заключить, что она не имеет направленного характера (табл. 9, рис. 3). Как в западных (север европейской России), так и в восточных группах бурого медведя (Дальний Восток) преобладают зубы со сложными морфотипами. В то же время существуют выборки с низкими показателями усложненности в тех же частях ареала (Кавказ, Сибирь). У медведей с о-ва Хоккайдо обсуждаемые показатели выше, чем у материковых популяций, и между разными группами медведей острова имеются незначительные различия. Показатель усложнения коронки зуба одинаков в выборках *U. maritimus*, т.к. все изученные особи этого вида имеют самый простой морфотип А1. Самым высоким морфотипическим разнообразием обладает бурый медведь, населяющий материк, в островных популяциях отсутствует морфотип В. *U. arctos* от *U. maritimus* можно отличать по форме строения лингвальной части второго верхнего резца, по замкнутости цингулюмов и наличию бугорка в зоне их контакта.

У обоих видов медведей **и1** является самым малоизменчивым зубом из всех резцов (рис. 2). Обнаружена некоторая закономерность в изменчивости усложненности этого зуба *U. arctos* (табл. 9, рис. 4). С запада на восток усложненность постепенно увеличивается, достигая своего максимума в выборке с Камчатки. Подобную тенденцию, увеличение усложненности в направлении с запада на восток, мы наблюдаем и среди медведей



Таблица 6. Частоты и число морфотипов i2

Вид	Географическая область		Морфотипы						N
			A1	A2	A3	B1	B2	B3	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	n %	5 21.7	14 60.9	3 13.0	0 0.0	1 4.3	0 0.0	23
	Кавказ равнинный	n %	8 15.4	36 69.2	6 11.5	0 0.0	2 3.8	0 0.0	52
	Центральная европейская часть	n	5	4	2	0	0	0	11
	Север европейской части	n %	33 39.3	42 50.0	7 8.3	0 0.0	2 2.4	0 0.0	84
	Южный Урал	n	3	3	1	0	0	0	7
	Средний и Северный Урал	n %	11 21.6	30 58.8	8 15.7	1 2.0	1 2.0	0 0.0	51
	Западная Сибирь	n %	6 16.7	22 61.1	6 16.7	2 5.6	0 0.0	0 0.0	36
	Алтай	n %	7 41.2	6 35.3	3 17.6	1 5.9	0 0.0	0 0.0	17
	Центральная Сибирь	n	7	4	2	0	1	0	14
	Забайкалье	n	6	7	0	0	0	0	13
	Восточная Сибирь	n	6	5	1	0	0	0	12
	Камчатка	n %	1 0.9	18 16.8	80 74.8	1 0.9	3 2.8	4 3.7	107
	Приморье	n %	2 10.5	4 21.1	13 68.4	0 0.0	0 0.0	0 0.0	19
	острова Дальнего Востока	n	0	3	7	0	0	0	10
	Общее:	n %	100 21.9	198 43.4	139 30.5	5 1.1	10 2.2	4 0.9	456
	о-в Хоккайдо (запад)	n %	1 3.6	14 50.0	6 21.4	4 14.3	3 10.7	0 0.0	28
	о-в Хоккайдо (центр)	n %	1 2.6	17 43.6	13 33.3	0 0.0	6 15.4	2 5.1	39
	о-в Хоккайдо (восток)	n %	0 0.0	21 46.7	15 33.3	0 0.0	1 2.2	8 17.8	45
	о-в Хоккайдо*	n %	1 4.2	12 50.0	2 8.3	2 8.3	2 8.3	5 20.8	24
Общее:	n %	3 2.2	64 47.1	36 26.5	6 4.4	12 8.8	15 11.0	136	
Общее по виду:	n %	103 17.4	262 44.3	175 29.6	11 1.9	22 3.7	19 3.2	592	
<i>U. maritimus</i>	Ямал	n %	0 0.0	1 3.6	0 0.0	1 3.6	26 92.9	0 0.0	28
	Таймыр	n %	0 0.0	10 18.5	0 0.0	1 1.9	43 79.6	0 0.0	54
	Сибирь (северо-восток)	n %	3 6.7	7 15.6	0 0.0	3 6.7	32 71.1	0 0.0	45
	Северный Ледовитый океан*	n %	1 4.5	5 22.7	0 0.0	0 0.0	16 72.7	0 0.0	22
	Общее:	n %	4 2.7	23 15.4	0 0.0	5 3.4	117 78.5	0 0.0	149

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

Таблица 7. Частоты и число морфотипов i3

Вид	Географическая область		Морфотипы						N
			A1	A2	A3	B1	B2	B3	
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	<i>n</i>	5	16	3	0	0	0	24
		%	20.8	66.7	12.5	0.0	0.0	0.0	
	Кавказ равнинный	<i>n</i>	18	27	2	0	0	0	47
		%	38.3	57.4	4.3	0.0	0.0	0.0	
	Центральная европейская часть	<i>n</i>	5	4	0	0	0	0	9
	Север европейской части	<i>n</i>	48	28	3	0	0	0	79
		%	60.8	35.4	3.8	0.0	0.0	0.0	
	Южный Урал	<i>n</i>	1	4	2	0	0	0	7
	Средний и Северный Урал	<i>n</i>	20	22	5	0	0	0	47
		%	42.6	46.8	10.6	0.0	0.0	0.0	
	Западная Сибирь	<i>n</i>	13	21	1	0	0	0	35
		%	37.1	60.0	2.9	0.0	0.0	0.0	
	Алтай	<i>n</i>	8	5	3	0	0	0	16
		%	50.0	31.3	18.8	0.0	0.0	0.0	
	Центральная Сибирь	<i>n</i>	9	3	2	0	0	0	14
	Забайкалье	<i>n</i>	10	6	0	0	0	0	16
		%	62.5	37.5	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Восточная Сибирь	<i>n</i>	8	3	1	0	0	0	12
	Камчатка	<i>n</i>	17	27	62	0	0	0	106
		%	16.0	25.5	58.5	0.0	0.0	0.0	
Приморье	<i>n</i>	3	9	10	0	0	0	22	
	%	13.6	40.9	45.5	0.0	0.0	0.0		
острова Дальнего Востока	<i>n</i>	2	5	7	0	0	0	14	
Общее:	<i>n</i>	167	180	101	0	0	0	448	
	%	37.3	40.2	22.5	0.0	0.0	0.0		
о-в Хоккайдо (запад)	<i>n</i>	16	9	1	1	0	0	27	
	%	59.3	33.3	3.7	3.7	0.0	0.0		
о-в Хоккайдо (центр)	<i>n</i>	14	25	1	0	0	0	40	
	%	35.0	63.0	2.5	0.0	0.0	0.0		
о-в Хоккайдо (восток)	<i>n</i>	9	30	7	1	0	1	48	
	%	18.8	62.5	14.6	2.1	0.0	2.1		
о-в Хоккайдо*	<i>n</i>	4	16	1	1	1	1	24	
	%	16.7	66.7	4.2	4.2	4.2	4.2		
Общее:	<i>n</i>	43	80	10	3	1	2	139	
	%	30.9	57.6	7.2	2.2	0.7	1.4		
Общее по виду:	<i>n</i>	210	260	111	3	1	2	587	
	%	35.8	44.3	18.9	0.5	0.2	0.3		
<i>U. maritimus</i>	Ямал	<i>n</i>	21	8	0	1	0	0	30
		%	70.0	26.7	0.0	3.3	0.0	0.0	
	Таймыр	<i>n</i>	48	12	0	0	0	0	60
		%	80.0	20.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	<i>n</i>	40	5	0	2	0	0	47
	%	85.1	10.6	0.0	4.3	0.0	0.0		
Северный Ледовитый океан*	<i>n</i>	17	8	0	0	0	0	25	
	%	68.0	32.0	0.0	0.0	0.0	0.0		
Общее:	<i>n</i>	126	33	0	3	0	0	162	
	%	77.8	20.4	0.0	1.9	0.0	0.0		

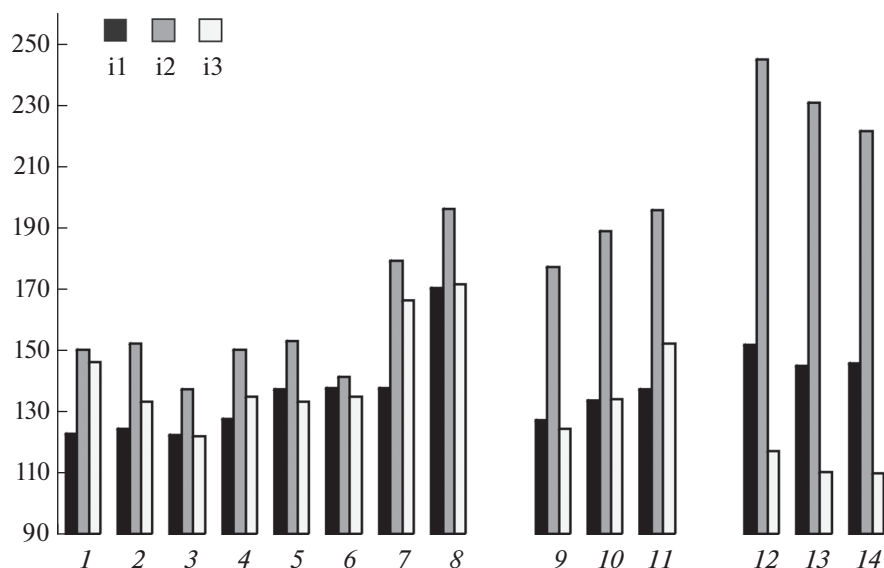
\* локалитет не указан, N и n – число экземпляров.

**Таблица 8.** Статистический уровень различий между частотами морфотипов резцов медведей, оценка критерием  $\chi^2$

Зуб	Вид	$\chi^2$	<i>p</i>	df	<i>N</i>
<b>I1</b>	<i>U. arctos</i> (материк)	11.02	0.0264	4	91
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				90
	<i>U. arctos</i>	188.0	<b>0.0001</b>	4	181
	<i>U. maritimus</i>				87
<b>I2</b>	<i>U. arctos</i> (материк)	67.1	<b>0.0001</b>	4	118
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				123
	<i>U. arctos</i>	186.2	<b>0.0001</b>	4	241
	<i>U. maritimus</i>				86
<b>i1</b>	<i>U. arctos</i> (материк)	2.1	0.3482	2	403
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				120
	<i>U. arctos</i>	56.0	<b>0.0001</b>	2	523
	<i>U. maritimus</i>				154
<b>i2</b>	<i>U. arctos</i> (материк)	41.0	<b>0.0001</b>	5	448
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				139
	<i>U. arctos</i>	102.8	<b>0.0001</b>	5	587
	<i>U. maritimus</i>				162
<b>i3</b>	<i>U. arctos</i> (материк)	49.7	<b>0.0001</b>	5	475
	<i>U. arctos</i> (о-в Хоккайдо)				136
	<i>U. arctos</i>	462.1	<b>0.0001</b>	5	611
	<i>U. maritimus</i>				149

**Таблица 9.** Показатель усложненности зубов бурого и белого медведей

Вид	Географическая область	<b>I1</b>	<b>I2</b>	<b>i1</b>	<b>i2</b>	<b>i3</b>
<i>U. arctos</i>	Кавказ горный	162.5	144.2	122.5	150.0	145.8
	Кавказ равнинный			124.0	151.9	133.0
	Север европейской части	161.9	158.7	122.3	136.9	121.5
	Средний и Северный Урал			127.3	150.0	134.7
	Западная Сибирь	128.1	131.6	137.1	152.8	132.9
	Алтай			137.5	141.2	134.4
	Камчатка	145.6	160.0	169.9	195.8	171.2
	Приморье			137.5	178.9	165.9
	о-в Хоккайдо (запад)	163.5	189.7	126.8	176.8	124.1
	о-в Хоккайдо (центр)	159.5	189.1	133.3	188.5	133.8
	о-в Хоккайдо (восток)	162.5	162.0	137.2	195.6	152.1
<i>U. maritimus</i>	Ямал	100.0	100.0	151.7	244.6	116.7
	Таймыр	100.0	100.0	144.6	230.6	110.0
	Сибирь (северо-восток)	108.6	100.0	145.6	221.1	109.6



**Рис. 4.** Уровень усложненности нижних резцов 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 – Приморье, 8 – Камчатка, 9 – о-в Хоккайдо (запад), 10 – о-в Хоккайдо (центр), 11 – о-в Хоккайдо (восток). Белый медведь: 12 – Ямал, 13 – Таймыр, 14 – Сибирь (северо-восток).

о-ва Хоккайдо. *U. maritimus*, имея высокие значения обсуждаемого показателя, в целом, практически не проявляет его изменения в широтном градиенте. У белого медведя i1 более усложнен. Несмотря на то, что мы получили значимые статистические различия между двумя видами по частоте встречаемости выделенных морфотипов (табл. 8), четких дифференцирующих признаков для этого зуба не выявлено.

Рассматривая морфотипическую изменчивость i2 бурого медведя, можно отметить, что выборки с севера европейской части России и Алтая имеют самые низкие показатели усложненности зуба (табл. 9, рис. 4). Самые усложненные зубы преобладают в популяциях Дальнего Востока. Достаточно высокие показатели усложненности отмечены у медведей о-ва Хоккайдо, где наблюдается тенденция к увеличению усложненности коронки с запада на восток. У белого медведя этот зуб очень часто имеет сложное строение, и наблюдается тенденция к снижению показателя усложненности в направлении с запада на восток. В целом, у белого медведя морфотипическое разнообразие ниже, чем у бурого (табл. 6). *U. arctos* от *U. maritimus* можно достоверно отличать по наличию метаконида на лингвальной части второго нижнего резца и наличию мезиоконида на режущей части.

Характеризуя морфотипическую изменчивость i3 бурого медведя, можно отметить, что наибольшее значение показателя усложненности характерно для выборки с Камчатки (табл. 9, рис. 4). Для третьего резца медведей о-ва Хоккай-

до, аналогично первому и второму резцам, также выявлено увеличение усложненности в направлении с запада на восток. Обсуждаемый зуб имеет достаточно простое строение у белого медведя. У этого вида разнообразие морфотипов ниже, чем у бурого медведя (табл. 7). Как и по другим резцам, нами получены значимые статистические различия в частотах морфотипов i3 у двух видов (табл. 8). Бурого медведя от белого медведя можно отличить по наличию центрального лингвального гребня и метаконида.

В связи с тем, что выборки верхних резцов бурого медведя являются, на наш взгляд, не самыми большими, мы провели сравнение имеющихся выборок нижних резцов двух видов медведей с использованием метода анализа главных компонент (рис. 5). Мы наблюдаем существенное дистанцирование бурых медведей Камчатки от всех остальных групп. Подобным образом обособленно располагаются все выборки белого медведя. Отдельную позицию занимают бурые медведи о-ва Хоккайдо, они наиболее близки к группе материковых медведей. Внутри группы выборок с материка можно наблюдать близость медведей горных районов (Кавказ и Урал).

Получены данные о выделении внутри *U. arctos* таких групп, как материковые медведи и медведи о-ва Хоккайдо, а также сильное дистанцирование камчатской популяции. Они согласуются с молекулярно-генетическими (Korsten et al., 2009; Hirata et al., 2013) и краниометрическими (Барышников, 2007, 2010; Барышников, Пузаченко, 2009) данными. У западной, центральной и восточной

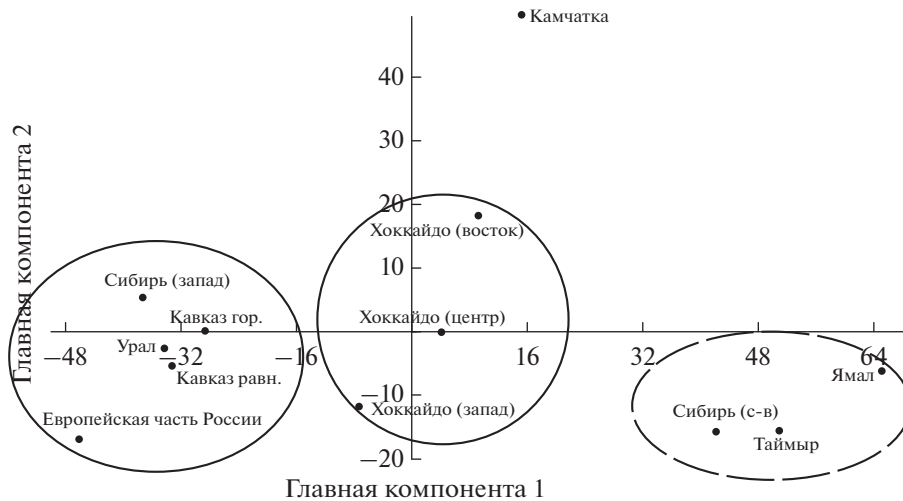


Рис. 5. Распределение выборок двух видов медведей в пространстве первых двух ГК. — Бурый медведь, - - - белый медведь.

групп медведей о-ва Хоккайдо различаются показателями сложности нижних резцов. Это может свидетельствовать о локальных экологических адаптациях, обособленности и разном времени формирования этих групп. Считается, что остров заселялся медведями неоднократно, в разное время и группами из разных областей северной Евразии, что повлекло за собой сохранение генетического своеобразия внутри отдельных популяций острова (Hirata et al., 2013; Саломашкина и др., 2014). Нами получены представления об обособлении с образованием отдельной группы *U. maritimus* (рис. 5) и слабое морфотипическое разнообразие изученных зубов. Эти данные хорошо согласуются с данными об общности и малоизменчивости белых медведей северной части Евразии, полученными на основе молекулярно-генетических исследований (Lindqvist et al., 2010; Bidon et al., 2014).

Отметим особенности строения резцов у других представителей рода *Ursus*. Предком пещерных и бурых медведей считается *U. etruscus* G. Cuvier 1823 (Rabeder et al., 2009). Этот вид представлен в Европе и Азии с конца позднего плейстоцена (Барышников, 2007). Строение резцов *U. etruscus* нам практически неизвестно. И только в работе Тейяр де Шардена, 1940 приведен рисунок с изображениями черепа и нижней челюсти с резцами, принадлежащими *U. cf. etruscus*. Мы видим, что верхние резцы близки по своему строению к зубам изучаемых видов медведей. Имеются цингулюмы без добавочных элементов, оба зуба демонстрируют морфотипы, близкие к А1 или А2. Нижние резцы похожи на резцы бурого и белого медведя, i1 напоминает морфотип А1, i2 выглядит усложненным мезиоконидом и напоминает морфотип В2.

С конца раннего плейстоцена территорию Европы и частично Азии населяет *U. deningeri* von Reichenau 1904 (Барышников, 2007). Строение резцов этого вида представлено в нескольких работах (Tchernov, Tsoukala, 1997; Rabeder, 1999, 2009). Верхние резцы медведя Денингера более усложнены, чем у современных видов линии арктиос (бурый и белый медведь). Цингулюмы массивные, иногда с выраженными вершинами, имеются добавочные бугорки в цингулярном бассейне (Rabeder, 1999, 2009). Первый и второй нижние резцы *U. deningeri* менее усложнены, их можно соотносить с морфотипом А1 линии арктиос, с той лишь особенностью, что несколько увеличен дистоконид на обоих резцах.

С начала среднего плейстоцена в Европе появляется *U. savini* Andrews 1922 (Барышников, 2007). В позднем плейстоцене широко распространяется в европейской части Евразии другой вид пещерного медведя — *U. spelaeus* Rosenmuller 1794 (Барышников, 2007). У группы пещерных медведей все резцы являются сильно усложненными, появляется множество дополнительных элементов, как на верхних, так и на нижних зубах (Rabeder, 1999, 2009). Кроме i1, который у *U. spelaeus* сходен по строению с морфотипом А2, другие зубы в линии пещерных медведей не обнаруживают сходства с выделенными морфотипами.

Начиная со среднего плейстоцена, в Европе обитает *U. arctos* и проникает в это время в Азию и Африку, в позднем плейстоцене — в Америку (Барышников, 2007). Несмотря на появление многочисленных работ, где фигурируют данные о плейстоценовых остатках бурого медведя, изображения его резцов практически отсутствуют. В коллекциях нашего института имеются верхние резцы бурого медведя из пещеры Жилище Сокола на

Среднем Урале (Бачура, 2008) и нижние резцы из пещеры Северная на Северном Урале (Косинцев, Бачура, 2015). Зубы и кости медведей из этих местонахождений датируются поздним плейстоценом. Можно отметить, что в целом у плейстоценового *U. arctos* преобладают более усложненные морфотипы нижних резцов, в отличие от современного. Подобная ситуация отмечена и для верхних резцов, где присутствуют элементы не обнаруженные в современных выборках.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружена тенденция в изменении соотношения простых и сложных морфотипов нижних резцов (показатель усложненности) в выборках материкового бурого медведя в направлении с запада на восток. В популяциях медведей о-ва Хоккайдо мы наблюдаем подобную ситуацию, что согласуется с показателями генетических различий между группами этих животных внутри острова. Для бурых медведей, обитающих на острове, в целом характерны более сложные зубы. У белого медведя общих закономерностей в изменчивости резцов не выявлено. *U. maritimus* обладает меньшей морфотипической изменчивостью изученных зубов, в отличие от бурого медведя. Эти различия не связаны с различиями в объемах выборок, так как и в отдельных, относительно малочисленных выборках бурого медведя, разнообразии морфотипов в целом выше, чем у белого. *U. arctos* свойственны более сложные резцы, чем *U. maritimus*. Исключением является зуб i2, который у белого медведя имеет более сложное строение. По строению I1, I2, i2 и i3 можно проводить достоверную дифференциацию бурого и белого медведей.

Эволюционные изменения резцов рода *Ursus* представляют собой упрощение строения коронки. Эта тенденция упрощения наблюдается в магистральной линии (*U. etruscus* – *U. arctos*). Отдельной линией является группа пещерных медведей (*U. deningeri*, *U. savini*, *U. spelaeus*), значительная специализация которых выражена в усложнении резцов и других зубов. Исходя из этого, продвинутыми морфотипами в линии арктос могут являться морфотипы A1 и A2 верхних резцов и A1 нижних резцов. Исходными (“примитивными”) морфотипами резцов для рода *Ursus* могут быть морфотип С (верхние резцы) и морфотипы группы В (нижние резцы). В целом, для бурого медведя характерны продвинутые морфотипы. *U. maritimus* обладает еще большим набором продвинутых морфотипов резцов, что, несомненно, связано с большей специализацией к хищничеству.

### 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. Yamana. 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 Л.Л. Войте за оказанную помощь в обработке данных при использовании метода главных компонент.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (16-34-00364 мол\_а; 15-34-50533 мол\_нр; 14-04-92104).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.В., Хляп Л.А., 2012. Отряд Carnivora. — Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 313–382.
- Алексеева Л.И., 1990. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие) // Труды Геологического института. Вып. 455. С. 1–109.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб: Изд-во Зоологического института. 560 с.
- Барышников Г.Ф., 2007. Медвежьи (Carnivora, Ursidae). (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. I. Вып. 5). СПб: Наука. 541 с.
- Барышников Г.Ф., 2010. Изменчивость морфометрических признаков бурого медведя (*Ursus arctos*) Евразии во времени и пространстве // Материалы IV Международной мамонтовой конференции.

- Якутск: Институт прикладной экологии Севера АН РС(Я). С. 115–121.
- Барышников Г.Ф., Аверьянов А.О., 1992. Молочные зубы хищных млекопитающих (отряд Carnivora). Ч. II. Семейство Ursidae // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 238. С. 68–99.
- Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю., 2009. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, Carnivora) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил // Труды Зоологического института РАН. Т. 313. № 2. С. 25–48.
- 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.
- Боевсков Г.Г., Барышников Г.Ф., 2013. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб: Наука. 199 с.
- Верецагин Н.К., 1947. Новая раса бурого медведя из бинагадинского асфальта *Ursus arctos binagadensis* subsp. nov. // Доклады Академии наук СССР. Т. 55. № 4. С. 351–353.
- Гимранов Д.О., Косинцев П.А., Гасилин В.В., 2015. Видовая диагностика корсака (*Vulpes corsac*), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) и песца (*Vulpes lagopus*) по одонтологическим признакам зубов нижней челюсти // Зоологический журнал. Т. 94. № 11. С. 1338–1350.
- Косинцев, П.А., Бачура О.П., 2015. Массовые захоронения позднелайстоценовых бурых медведей (*Ursus arctos* L., 1758) на Северном Урале // Доклады Академии наук. Т. 462. № 2. С. 249–251.
- Новиков Г.А., 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 294 с.
- Оводов Н.Д., 1970. Остатки бурых медведей (*Ursus arctos* L.) в пещерах Сибири и Дальнего Востока // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Биол. Т. 75. № 4. С. 116–126.
- Саломашкина В.В., Холодова М.В., Тютеньков О.Ю., Москвитина Н.С., Ерохин Н.Г., 2014. Новые данные о филогенезе и генетическом разнообразии бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 Северо-восточной Евразии (анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК) // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 30–39.
- Чернявский Ф.Б., 1986. О систематике и истории бурых медведей (*Ursus arctos* L.) в Берингийском секторе Субарктики // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток. С. 182–193.
- Чернявский Ф.Б., Кречмар М.А., 2003. Таксономия и история бурого медведя (*U. arctos*) Берингии // Зоологический журнал. Т. 82. № 4. С. 534–541.
- Baryshnikov G.F., 2011. Late Pleistocene brown bear (*Ursus arctos*) from the Caucasus // Russian Journal of Theriology. 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 // Molecular Biology and Evolution. V. 31. P. 1353–1363.
- Erdbrink D.P., 1953. A review of fossil and Recent bears of the Old World. Deventer: Drukkerij Jan de Lange. 320 p.
- Gimranov D.O., Kosintsev P.A., 2015. Differentiation of three *Martes* species (*M. martes*, *M. zibellina*, *M. foina*) by tooth morphotypes // Comptes Rendus Palevol. V. 14. P. 647–656.
- Grandal d'Anglade A., Lopez-Gonzalez F., 2004. A study of the evolution of the Pleistocene Cave Bear by a morphometric analysis of the lower carnassials // Oryctos. № 5. P. 78–89.
- 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., 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.
- Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J., Pähni 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? // Molecular Ecology. V. 18. P. 1963–1979.
- Kurten B., 1964. The evolution of the polar bear *Ursus maritimus* Phipps // Acta zoologica Fennica. V. 108. P. 1–30.
- Kurten B., 1966. Pleistocene bears of North America. 1. Genus *Tremarctos*, spectacled bears // Acta zoologica Fennica. V. 115. P. 1–120.
- Lindqvist C., Schuster S.C., Sun Y., Talbot S.L., Qi J., Ratan A., et al., 2010. Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 107. P. 5053–5057.
- Rabeder G., 1983. Neues von Höhlenbären. Zur Morphogenetik der Backenzähne // Die Höhle. V. 34. № 2. P. 67–85.
- Rabeder G., 1989. Modus und Geschwindigkeit der Höhlenbären-Evolution // Schriftenreihe des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien. V. 127. P. 105–126.
- Rabeder G., 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses // Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften. V. 11. P. 1–102.
- Rabeder G., Tsoukala E., 1990. Morphodynamic analysis of some cave bear teeth from petralona cave chalkidiki north Greece // Beitrage zur Palaeontologie von Oesterreich. V. 16. P. 109–110.
- Rabeder G., Debeljak I., Hofreiter M., Withalm G., 2008. Morphological responses of cave bears (*Ursus spelaeus*

- group) to high-alpine habitats // *Die Höhle*. V. 59. P. 59–72.
- 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.
- Ray C.E., 1971. Polar bear and mammoth on the Pribilof Islands // *Arctic*. V. 24. № 10. P. 9–18.
- Szuma E., 2011. Ecological and evolutionary determinants of dental polymorphism in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus* // *Annales Zoologici Fennici*. V. 48. P. 191–213.
- Tchernov E., Tsoukala E., 1997. Middle Pleistocene (Early Toringian) Carnivore Remains from Northern Israel // *Quaternary Research*. V. 48. № 1. P. 122–136.
- Teilhard de Chardin P., 1940. The fossils from Locality 18 near Peking // *Palaeontologia sinica. New Ser C*. V. 9. P. 1–94.
- Wagner J., Čermák 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 // *Bulletin of Geosciences*. V. 87. № 3. P. 461–496.

## MORPHOTYPIC VARIABILITY OF THE INCISORS OF THE BROWN (*URSUS ARCTOS*) AND POLAR (*URSUS MARITIMUS*) BEARS (CARNIVORA, URSIDAE)

D. O. Gimranov\*, P. A. Kosintsev

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia*

\*e-mail: djulfa250@rambler.ru

The structure of both upper and lower incisors is studied in the brown (*Ursus arctos*) and polar (*Ursus maritimus*) bears, and incisor morphotypes are delimited. A description and the frequency of occurrence of each morphotype are given. The brown bear is revealed to show a greater degree of morphotypic variability of the incisors, both upper and lower. This species is characterized by a more complex structure of the corona compared to the polar bear. A west-east trend in increasing tooth complexity is observed in *U. arctos* populations. Based on incisor structure, mainland brown bears somewhat differ from those from Hokkaido. Within that island, differences are noted between the western, central and eastern populations. The incisors of the polar bear are generally better adapted to carnivory than those of the brown bear. The main evolutionary trend in the development of incisors in *Ursus* representatives is grinding surface simplification.

*Keywords:* variability, tooth, morphotype, incisor, brown bear, polar bear, complexity, species differentiation