

УДК 599.742.41:591.431.42

ВИДОВАЯ ДИАГНОСТИКА КОРСАКА (*VULPES CORSAC*), ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*) И ПЕСЦА (*VULPES LAGOPUS*, CARNIVORA, CANIDAE) ПО ВЕРХНИМ ЗУБАМ

© 2017 г. Д. О. Гимранов

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

Поступила в редакцию 29.03.2016 г.

Изучена морфотипическая изменчивость верхних зубов трех видов рода *Vulpes* (*V. corsac*, *V. vulpes*, *V. lagopus*). Приведены описания и частота встречаемости выделенных морфотипов зубов для каждого вида. Установлено, что по 8 из 9 зубов верхней челюсти можно проводить достоверную видовую дифференциацию трех видов. Песца от обыкновенной лисицы и корсака можно отличить по строению коронки резцов, выраженности метакона Р4, строению гипокона М1 и особенностям строения протокона М2. Корсака от двух обозначенных видов можно отличать по строению протоконной части второго моляра. Обыкновенную лисицу от этих же видов отличают строение режущей части Р1, форма основания коронки Р3, развитость протоконного отделов М1 и М2. Особенность песца – простые варианты строения верхних моляров, наряду с упрощением нижних зубов. Все эти признаки связаны с увеличением роли хищничества в пищевой стратегии вида.

Ключевые слова: морфотип, зуб, строение, частота, видовая диагностика, корсак, обыкновенная лисица, песец

DOI: 10.7868/S0044513417060046

Все три представителя рода лисиц (*Vulpes* Frisch 1775): *V. corsac* (L. 1768), *V. vulpes* (L. 1758) и *V. lagopus* (L. 1758), о которых пойдет речь в этой публикации, значатся в списках млекопитающих фауны России (Абрамов, Хляп, 2012) и обнаружены в ископаемом состоянии. Как в прошлом, так и в современности, ареал обыкновенной лисицы перекрывается с ареалом песца и корсака (Аристов, Барышников, 2001). В настоящее время не решена проблема достоверного определения видовой принадлежности костных остатков лисиц из палеозоологических коллекций (Benes, 1975; Lanoe, 2012). В нашей предыдущей работе (Гимранов и др., 2015) мы рассмотрели строение нижних зубов трех представителей рода *Vulpes* и отметили дифференцирующие возможности отдельных зубов. В литературных источниках ранее были описаны признаки, по которым можно проводить видовую диагностику лисиц, используя целые кости скелета, черепа и нижние челюсти (Огнев, 1931; Громова, 1950; Новиков, 1956; Громова и др., 1962; Сукачев и др., 1966; Ермолова, 1978; Аристов, Барышников, 2001; Hildebrand, 1954). Большинство признаков имеет размерные характеристики и является малоинформативными при работе с ископаемым материалом, когда нередко сохраняются только фрагменты скелета, черепа и отдельные зубы.

Данные по морфологии зубов представителей рода лисиц неоднократно привлекались исследователями при определении таксономической принадлежности костных остатков, решении задач систематики и филогении. Обзор литературных источников, касающихся этих исследований, опубликован нами ранее (Гимранов и др., 2015). Несмотря на большое внимание, уделяемое исследователями проблеме изменчивости зубной системы у представителей рода *Vulpes*, морфотипической изменчивости зубов современных видов лисиц посвящено только несколько работ Шумы (Szuma, 2002, 2003, 2007, 2008, 2011). Этим автором рассматриваются не все зубы, а в описанных зубах не все признаки, которые обладают полиморфизмом и могут иметь видовое дифференцирующее значение. Также в обсуждаемых работах анализируется строение зубов только двух видов лисиц – *V. vulpes* и *V. lagopus*. Изучая морфотипическую изменчивость нижних зубов лисиц, мы существенно расширили список признаков, для которых характерен полиморфизм (Гимранов и др., 2015).

Целью данного исследования являются поиск и описание одонтологических признаков на верхней челюсти, с помощью которых возможно проводить достоверную дифференциацию трех близ-

Таблица 1. Число изученных зубов корсака, обыкновенной лисицы и песца

Вид	I1	I2	I3	P1	P2	P3	P4	M1	M2	Общее
<i>V. corsac</i>	211	211	210	218	212	208	222	222	219	1933
<i>V. vulpes</i>	773	780	794	837	807	797	832	818	818	7256
<i>V. lagopus</i>	422	421	406	441	433	436	442	436	437	3874
Общее	1406	1412	1410	1496	1452	1441	1496	1476	1474	13063

кородственных видов лисиц: корсака (*V. corsac* L.), обыкновенной лисицы (*V. vulpes* L.) и песца (*V. lagopus* L.). В связи с этим были поставлены следующие задачи: (1) выделение и описание морфотипов верхних зубов изучаемых видов, (2) оценка частоты встречаемости выделенных морфотипов, (3) выявление одонтологических признаков, дифференцирующих виды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы краниологические выборки трех современных видов лисиц (*V. corsac*, *V. vulpes*, *V. lagopus*) из разных регионов России и других стран. Изученный материал происходит из коллекций Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) и Музея Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург). На рис. 1 показано географическое распределение изученных выборок.

Локалитеты и число изученных экземпляров корсака: Исламская Республика Иран ($n = 1$); Киргизская Республика ($n = 1$); Монголия ($n = 19$); Республика Казахстан ($n = 111$); Российская Федерация: Забайкальский край ($n = 16$), Курганская обл. ($n = 1$), Оренбургская обл. ($n = 1$), Республика Алтай ($n = 6$), Республика Калмыкия ($n = 3$), Республика Тыва ($n = 2$), Челябинская область ($n = 29$); Туркменистан ($n = 21$); экземпляры, не имеющие локалитета ($n = 13$). Общая выборка по виду 224 экз.

Локалитеты и число изученных экземпляров обыкновенной лисицы: Азербайджанская республика ($n = 30$); Грузия ($n = 1$); Республика Казахстан ($n = 40$); Киргизская Республика ($n = 4$); КНР ($n = 8$); Монголия ($n = 21$); Республика Абхазия ($n = 1$); Республика Армения ($n = 4$); Республика Узбекистан ($n = 17$); Российская Федерация: Амурская обл. ($n = 27$), Архангельская обл. ($n = 12$), Вологодская обл. ($n = 5$), Воронежская обл. ($n = 1$), Иркутская обл. ($n = 3$), Камчатский край ($n = 50$), Краснодарский край ($n = 11$), Красноярский край ($n = 45$), Ленинградская обл. ($n = 38$), Новгородская обл. ($n = 18$), Новосибирская обл. ($n = 1$), Оренбургская обл. ($n = 74$), Приморский

край ($n = 32$), Псковская обл. ($n = 7$), Республика Адыгея ($n = 3$); Республика Алтай ($n = 2$), Республика Башкортостан ($n = 24$), Республика Бурятия ($n = 1$), Республика Дагестан ($n = 2$), Республика Калмыкия ($n = 6$), Республика Саха ($n = 50$), Республика Северная Осетия-Алания ($n = 3$), Ростовская обл. ($n = 6$), Свердловская обл. ($n = 59$), Смоленская обл. ($n = 13$), Тамбовская обл. ($n = 1$), Тверская обл. ($n = 7$), Тульская обл. ($n = 1$), Тюменская обл. ($n = 30$), Челябинская обл. ($n = 24$); Республика Таджикистан ($n = 9$); Туркменистан ($n = 53$); Украина ($n = 61$); экземпляры, не имеющие локалитета ($n = 40$). Общая выборка по виду 845 экз.

Локалитеты и число изученных экземпляров песца: Королевство Дания, о-в Гренландия ($n = 24$); Королевство Норвегия ($n = 1$); Российская Федерация: Архангельская обл. ($n = 55$), Камчатский край ($n = 50$), Красноярский край ($n = 50$), Республика Саха ($n = 50$), Чукотский автономный округ ($n = 50$), Тюменская обл., Ямало-Ненецкий автономный округ ($n = 110$). Общая выборка по виду 390 экз.

Число изученных зубов каждого вида приведено в табл. 1. Общее число изученных зубов 13063 экз. Характеристика выделенных морфотипов зубов приведена в табл. 2.

При описании структуры жевательной поверхности зубов и проведении морфотипического анализа автор опирался на отечественные и зарубежные работы (Hershkovitz, 1971; Wolsan, 1989; Rabeder, 1999; Szuma, 2011; Гимранов и др., 2015). Разделение выборок по полу не производилось, т.к. ранее было показано, что связь морфотипов зубов песца и лисицы с полом животного статистически не значима (Елькина, 2007; Szuma, 2002). Выборки формировались из особей лисиц с нестертыми зубами. Экземпляры, имеющие разные морфотипы одного и того же зуба на правой и левой стороне челюсти, составляют 1–3% в выборках каждого вида. Особи, имеющие разные морфотипы одного зуба, из анализа исключались. Статистическая оценка различий в долях морфотипов между тремя видами лисиц определялась с помощью критерия χ^2 .

Таблица 2. Характеристика выделенных морфотипов зубов корсака, обыкновенной лисицы и песца

Зуб	Часть зуба	Обозначение морфотипа	Характеристика морфотипа
I1	Коронка	A1	Присутствуют дистальный и мезиальный бугорки на режущем крае коронки
		A2	Присутствуют дистальный и мезиальный бугорки на режущем крае коронки, а также цингулярный бугорок
I2	Коронка	A1	Присутствуют дистальный и мезиальный бугорки на режущем крае коронки
		A2	Присутствуют дистальный и мезиальный бугорки на режущем крае коронки, а также цингулярный бугорок
		A3	Присутствуют дистальный и мезиальный бугорки на режущем крае коронки и несколько цингулярных бугорков
I3	Коронка	A1	Простой морфотип с одной вершиной
		A2	Имеется мезиальный цингулярный бугорок
		A3	Имеются мезиальный цингулярный бугорок и дистальный бугорок на режущем крае коронки
		A4	Имеются мезиальный цингулярный бугорок и мезиальный бугорок на режущем крае коронки
		A5	Имеются мезиальный цингулярный бугорок, мезиальный и дистальный бугорки на режущем крае коронки
		B1	Имеются мезиальный и дистальный цингулярные бугорки
		B2	Имеются мезиальный и дистальный цингулярные бугорки, а также дистальный бугорок на режущем крае коронки
		B3	Имеются мезиальный и дистальный цингулярные бугорки, а также мезиальный бугорок на режущем крае коронки
P1	Дистальный гребень паракона	A1	Дистальный гребень паракона гладкий
		A2	Имеется дистальный бугорок в основании коронки
P2	Дистальный гребень паракона	A1	Имеется слабый дистальный бугорок в основании коронки
		A2	Имеется массивный дистальный бугорок в основании коронки
		A3	Имеются бугорок в средней части дистального гребня паракона и слабый дистальный бугорок в основании коронки
		A4	Имеются бугорок в средней части дистального гребня паракона и массивный дистальный бугорок в основании коронки
	Форма основания коронки	B1	Форма лингвальной стороны основания коронки ровная
		B2	Форма лингвальной стороны основания коронки вогнутая
P3	Дистальный гребень паракона	A1	Дистальный гребень паракона гладкий
		A2	Имеется массивный дистальный бугорок в основании коронки
		A3	Имеются бугорок в нижней части дистального гребня паракона и слабый дистальный бугорок в основании коронки
		A4	Имеются бугорок в нижней части дистального гребня паракона и массивный дистальный бугорок в основании коронки
	Форма основания коронки	B1	Форма лингвальной и лабиальной сторон основания коронки ровная
		B2	Форма лабиальной стороны основания коронки ровная, форма лингвальной стороны вогнутая
		B3	Форма лингвальной и лабиальной сторон основания коронки вогнутая
		B4	Форма лабиальной стороны основания коронки ровная, форма лингвальной стороны выпуклая

Таблица 2. Продолжение

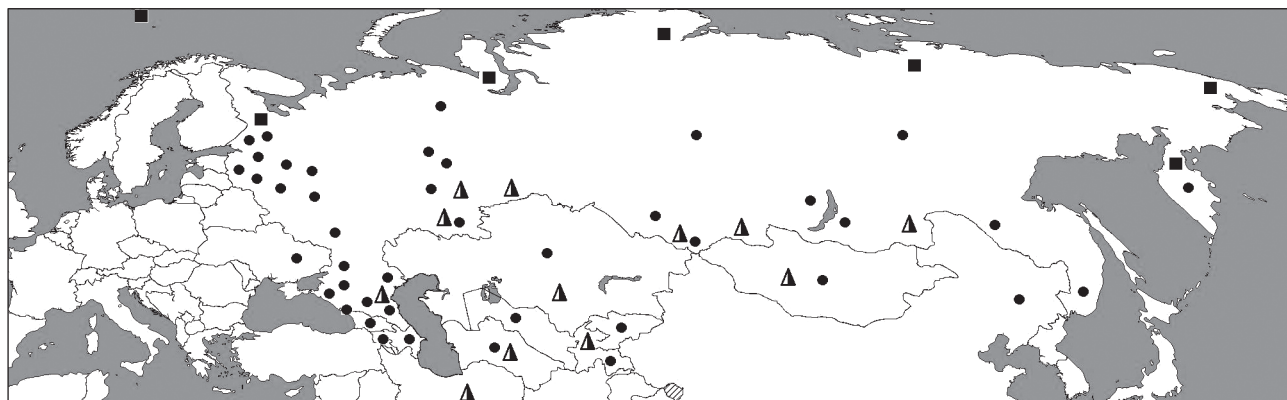
Зуб	Часть зуба	Обозначение морфотипа	Характеристика морфотипа
P4	Форма основания коронки	A1	Форма лабиальной стороны основания коронки вогнутая, имеется выемка между протоконом и передней частью основания коронки
		A2	Форма лабиальной стороны основания коронки вогнутая, выемка между протоконом и передней частью основания коронки отсутствует
		A3	Форма лабиальной стороны основания коронки ровная, имеется выемка между протоконом и передней частью основания коронки
		A4	Форма лабиальной стороны основания коронки ровная, выемка между протоконом и передней частью основания коронки отсутствует
	Парастиль	B1	Парастиль отсутствует
		B2	Парастиль имеется
	Метакон	C1	Метакон не выражен
		C2	Метакон хорошо выражен, массивный
M1	Внутренняя часть тригона	A1	Имеется протокон
		A2	Имеется слабо выраженный метаконкуль
		A3	Имеется массивный метаконкуль
		B1	Имеется слабо выраженный протоконкуль
		B2	Имеются слабо выраженные протоконкуль и метаконкуль
		B3	Имеются массивный метаконкуль и слабо выраженный протоконкуль
		C1	Имеется массивный протоконкуль
		C2	Имеются массивный протоконкуль и слабо выраженный метаконкуль
	C3	Имеются массивные протоконкуль и метаконкуль	
	Гипокон	D1	Имеется одновершинный гипокон простого строения
		D2	Имеется одновершинный гипокон, разделенный поперечной бороздой
		D3	Имеется двувершинный гипокон, разделенный поперечной бороздой
	Строение талона	E1	На талоне отсутствуют гипокон и другие бугорки
		E2	Имеется небольшой гипокон
		E3	Имеется достаточно крупный, массивный гипокон
		E4	Имеются небольшой гипокон и энтостиль
		E5	Имеются гипокон с постэнтостилем и энтостиль
	Форма основания коронки	F1	Форма лабиального края основания коронки вогнутая, имеется выемка между метаконем и гипоконем
		F2	Форма лабиального края основания коронки ровная, имеется выемка между метаконем и гипоконем
		F3	Форма лабиального края основания коронки ровная, выемка между метаконем и гипоконем отсутствует

Таблица 2. Окончание

Зуб	Часть зуба	Обозначение морфотипа	Характеристика морфотипа
M2	Давящая поверхность зуба	A1	Имеется протокон, занимающий половину внутренней части тригона, талон практически отсутствует
		A2	Имеются протокон, который занимает половину внутренней части тригона, и метаконуль, талон практически отсутствует
		A3	Имеется массивный протокон, занимающий почти всю внутреннюю часть тригона
		B1	Имеются небольшой протокон, занимающий менее половины внутренней части тригона, и гипокон
		B2	Имеются протокон, занимающий половину внутренней части тригона, и гипокон
		B3	Имеются протокон со слабым металофом и гипокон
		B4	Имеются протокон с развитым металофом, достигающим до основания метакона, и гипокон
		B5	Имеются протокон, который занимает половину внутренней части тригона, и метаконуль. Имеется гипокон
		C1	Имеются протокон с протоконулем и гипокон
		C2	Имеются протокон с протоконулем и со слабо выраженным металофом. Имеется гипокон
		C3	Имеются протокон с протоконулем и с метаконулем. Имеется гипокон
	Форма основания коронки	D1	Форма лабиального края основания коронки вогнутая, имеется выемка между метаконном и гипоконном
		D2	Форма лабиального края основания коронки ровная, имеется выемка между метаконном и гипоконном
		D3	Форма лабиального края основания коронки вогнутая, выемка между метаконном и гипоконном отсутствует
		D4	Форма лабиального края основания коронки ровная, выемка между метаконном и гипоконном отсутствует

Описание морфотипов резцов (I1–I3) основывалось на изучении лингвальной поверхности коронки зуба и числе бугорков на режущей поверхности (рис. 2). У премоляров (P1–P3) анализиро-

вали число бугорков на дистальном гребне протоконнида. Описывая морфотипы P4, внимание обращали на выраженность метакона и парастилия, а также на форму основания коронки зу-



▲ Корсак (*V. corsac* L.) ● Обыкновенная лисица (*V. vulpes* L.) ■ Песец (*V. lagopus* L.)

Рис. 1. Географическое распределение изученных выборок.

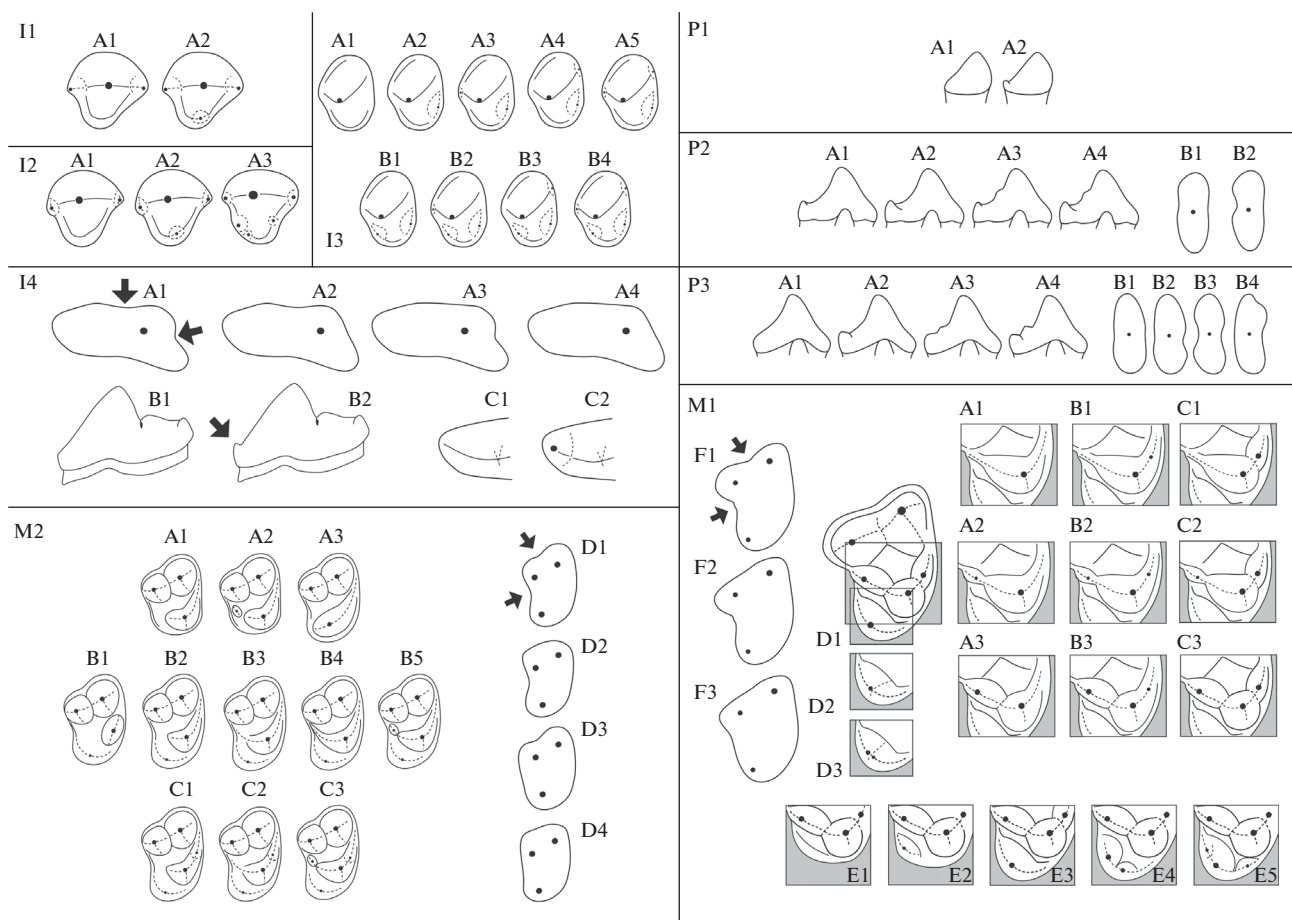


Рис. 2. Морфотипы верхних зубов, встреченные у корсака, обыкновенной лисицы и песца.

ба. У M1 морфотипы выделены на основе изменчивости внутренней части тригона, которая выражается в изменении числа бугорков и их массивности. Также у M1 анализировали строение гипокона и талонной области, особое внимание уделяли форме основания коронки зуба (рис. 2). При изучении последнего моляра (M2) морфотипы выделяли на основе развитости протокона и талонной части зуба, развитость последней характеризовалась наличием или отсутствием гипо-

кона. Обозначения элементов зубов приведены на рис. 3, названия элементов даны в соответствие с работой Гершковича (Hershkovitz, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Статистическая оценка достоверности различий между видами по частоте встречаемости выделенных морфотипов приведена в табл. 10.

I1. У корсака и обыкновенной лисицы доминирует морфотип A1 (99.1 и 98.6%) (табл. 3). По частоте встречаемости морфотипов первого резца песец заметно отличается от корсака и обыкновенной лисицы. Доминирующим морфотипом у песца является A2 (95.0%).

I2. У песца отсутствует морфотип A1, доминирующим является морфотип A3 (92.6%) (табл. 3). Морфотип A1 доминирует у корсака и обыкновенной лисицы (81.0 и 95.9%), морфотип A3 у этих видов является редким (0.9 и 1.4%). У *V. vulpes* морфотип A2 является редким (2.7%), у *V. corsac* он имеет частоту встречаемости 18.0%.

I3. Соотношение частот морфотипов достаточно близкое у корсака и обыкновенной лисицы

Таблица 3. Частоты и число морфотипов I1 и I2

Вид		I1		I2		
		A1	A2	A1	A2	A3
<i>V. corsac</i>	n	209	2	171	38	2
	%	99.1	0.9	81.0	18.0	0.9
<i>V. vulpes</i>	n	762	11	748	21	11
	%	98.6	1.4	95.9	2.7	1.4
<i>V. lagopus</i>	n	21	401	0	31	390
	%	5.0	95.0	0.0	7.4	92.6

Таблица 4. Частоты и число морфотипов I3

Вид		A1	A2	A3	A4	A5	B1	B2	B3	B4
<i>V. corsac</i>	<i>n</i>	1	191	1	9	0	8	0	0	0
	%	0.5	91.0	0.5	4.3	0.0	3.8	0.0	0.0	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	46	716	12	18	1	1	0	0	0
	%	5.8	90.2	1.5	2.3	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	0	19	6	8	0	69	64	89	151
	%	0.0	4.7	1.5	2.0	0.0	17.0	15.8	21.9	37.2

Таблица 5. Частоты и число морфотипов P1 и P2

Вид	P1		P2						
	A1	A2	A1	A2	A3	A4	B1	B2	
<i>V. corsac</i>	<i>n</i>	10	172	3	185	1	2	6	206
	%	5.5	94.5	1.6	96.9	0.5	1.0	2.8	97.2
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	294	431	148	556	17	25	37	770
	%	40.6	59.4	19.8	74.5	2.3	3.4	4.6	95.4
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	27	328	20	285	3	53	44	389
	%	7.6	92.4	5.5	78.9	0.8	14.7	10.2	89.8

(табл. 4), доминирующим морфотипом у этих видов является A2 (91.0 и 90.2%). Все остальные морфотипы у *V. corsac* и *V. vulpes* являются редкими. У корсака отсутствуют морфотипы A5, B2–B4. У обыкновенной лисицы отсутствуют морфотипы B2–B4. Песец обладает большим разнообразием морфотипов, отсутствуют только A1 и A5. Доминирующей группой морфотипов у песца является группа B, где максимальную частоту встречаемости имеет морфотип B4 (37.2%). Редкими морфотипами у *V. lagopus* являются A2–A4 (4.7,

1.5, 2.0%). Песец отличается от корсака и обыкновенной лисицы по частоте встречаемости выделенных морфотипов зубов (табл. 10).

P1. Достаточно близкие значения частоты встречаемости морфотипов получены у корсака и песца (табл. 5), доминирующим морфотипом у этих видов является A2 (94.5 и 92.4%). Морфотип A2 является также доминирующим и у обыкновенной лисицы, но частота его встречаемости существенно ниже, чем у двух других видов (59.4%).

P2. У всех трех видов в группе A доминирует морфотип A2 (табл. 5). У *V. corsac* этот морфотип является высоко доминирующим (96.9%), у *V. vulpes* субдоминантным морфотипом является A1 (19.8%), у *V. lagopus* – A4 (14.7%). Все остальные морфотипы группы A у трех изучаемых видов являются редкими. Изучаемые виды лисиц имеют близкие значения частоты встречаемости морфотипов группы B, доминирующим морфотипом является B2. Морфотип B2 у корсака и обыкновенной лисицы встречается с частотой 97.2 и 95.4%, у песца с частотой 89.8%.

P3. Распределение частот морфотипов группы A у трех видов лисиц достаточно однородно (табл. 6). Доминирующими морфотипами явля-

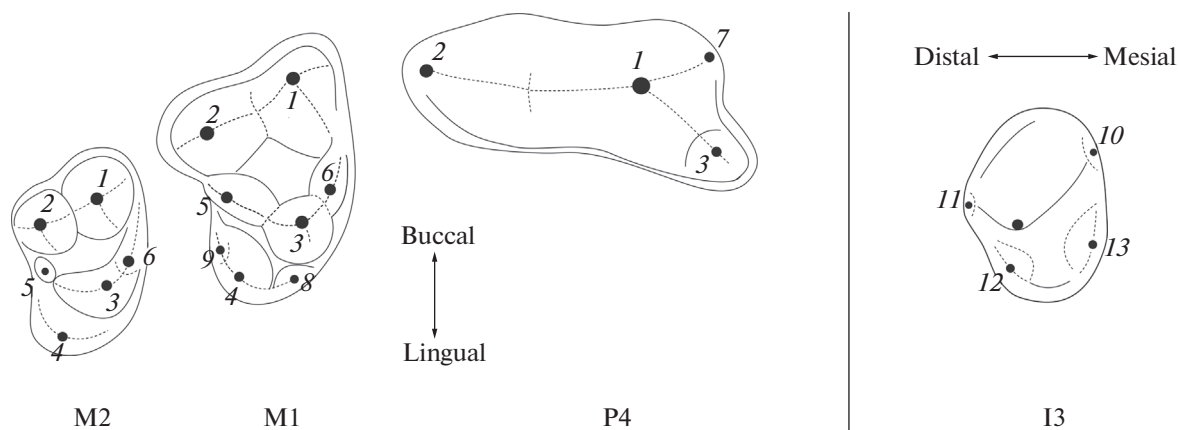


Рис. 3. Расположение и обозначения элементов зубов лисиц: 1 – паракон, 2 – метакон, 3 – протокон, 4 – гипокон, 5 – метаконуль, 6 – протоконуль, 7 – парастиль, 8 – энтостиль, 9 – постэнтостиль, 10 – мезиальный бугорок на режущем крае коронки, 11 – дистальный бугорок на режущем крае, 12 – дистальный цингулярный бугорок, 13 – мезиальный цингулярный бугорок.

Таблица 6. Частоты и число морфотипов Р3

Вид		A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4
<i>V. corsac</i>	<i>n</i>	4	96	74	19	137	53	11	7
	%	2.1	49.7	38.3	9.8	65.9	25.5	5.3	3.4
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	54	387	221	94	154	565	74	4
	%	7.1	51.2	29.2	12.4	19.3	70.9	9.3	0.5
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	4	189	155	35	384	47	2	3
	%	1.0	49.3	40.5	9.1	88.1	10.8	0.5	0.7

Таблица 7. Частоты и число морфотипов Р4

Вид		A1	A2	A3	A4	B1	B2	C1	C2
<i>V. corsac</i>	<i>n</i>	97	6	93	23	221	1	88	129
	%	44.3	2.7	42.5	10.5	99.5	0.5	40.6	59.4
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	543	27	209	34	818	14	183	626
	%	66.8	3.3	25.7	4.2	98.3	1.7	22.6	77.4
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	212	0	225	2	421	21	311	116
	%	48.3	0.0	51.3	0.5	95.2	4.8	72.8	27.2

ются морфотипы А2 и А3. По частоте встречаемости морфотипов группы В корсак и песец имеют близкие значения, доминирующим морфотипом у этих видов является В1 (65.9 и 88.1%). Субдоминантным морфотипом у этих же видов является морфотип В2 (25.5 и 10.8%), другие морфотипы у *V. corsac* и *V. lagopus* являются редкими. У *V. vulpes* редкими морфотипами также являются морфотипы В3 и В4, однако, доминирует морфотип В2 (70.9%), частота встречаемости морфотипа В1 составляет 19.3%.

Р4. По частоте встречаемости морфотипов группы А корсак и песец имеют близкие значения (табл. 7), практически в равной степени у этих видов доминируют морфотипы А1 и А3 (А1 = 44.3, А3 = 42.5%; А1 = 48.3, А3 = 51.3%). У обыкновенной лисицы доминирует морфотип А1 (66.8%), у песца отсутствует морфотип А2. Распределение частот морфотипов группы В у трех видов лисиц выглядит достаточно однообразно, доминирует морфотип В1. У корсака и обыкновенной лисицы, среди морфотипов группы С, преобладает морфотип С2 (59.4 и 77.4%), у песца преобладающим морфотипом является морфотип С1 (72.8%).

М1. Корсак и песец имеют близкие значения по частоте встречаемости морфотипов группы А–С (табл. 8), практически в равной степени у этих видов доминируют морфотипы А2 и В2 (А2 = 44.5, В2 = 52.3%; А2 = 39.2, В2 = 52.0%). У обыкновенной лисицы также доминантным морфотипом является В2 (47.0%), достаточно часто встречается В3 (26.0%), морфотип А2 у обыкновенной лисицы является редким (12.3%). У этого вида от-

Таблица 8. Частоты и число морфотипов М1

Морфотип	<i>V. corsac</i>		<i>V. vulpes</i>		<i>V. lagopus</i>	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
A1	0	0.0	0	0.0	21	4.9
A2	97	44.5	100	12.3	169	39.2
A3	0	0.0	44	5.4	5	1.2
B1	0	0.0	1	0.1	4	0.9
B2	114	52.3	381	47.0	224	52.0
B3	5	2.3	211	26.0	7	1.6
C1	0	0.0	1	0.1	0	0.0
C2	2	0.9	7	0.9	0	0.0
C3	0	0.0	66	8.1	1	0.2
D1	125	57.1	435	53.5	395	92.1
D2	87	39.7	367	45.1	28	6.5
D3	7	3.2	11	1.4	6	1.4
E1	0	0.0	0	0.0	1	0.2
E2	57	26.0	129	16.7	89	20.7
E3	160	73.1	644	83.2	340	79.1
E4	2	0.9	0	0.0	0	0.0
E5	0	0.0	1	0.1	0	0.0
F1	222	100.0	767	93.8	430	98.6
F2	0	0.0	49	6.0	6	1.4
F3	0	0.0	2	0.2	0	0.0

сутствует морфотип А1. У песца морфотипы С1 и С2 не обнаружены. Для корсака характерно самое низкое разнообразие морфотипов, присутствуют только морфотипы А2, В2, В3 и С2. *V. corsac* и *V. vulpes* схожи между собой по наличию и частоте встречаемости морфотипов группы D, где доминируют морфотипы D1 и D2 (D1 = 57.1, D2 = 39.7%; D1 = 53.5, D2 = 45.1%). У *V. lagopus* также доминирует морфотип D1 (92.1%), но морфотипы D1 и D2 являются редкими. Распределение частот морфотипов в группах E и F у трех видов лисиц выглядит достаточно однородно.

М2. Наблюдается разное соотношение частот морфотипов в группе А–С у каждого вида исследуемых лисиц (табл. 9). У корсака доминирует морфотип В3 (59.8%), субдоминантами являются морфотипы В2 и В4 (15.4 и 12.6%). Для обыкновенной лисицы характерно преобладание морфотипов В3 и В4 (35.1 и 33.8%), субдоминантным морфотипом является морфотип В5 (14.1%). У песца доминирует морфотип В2 (46.8%), вторым по доминантности является морфотип В3 (28.0%). Все морфотипы группы А–С присутствуют у *V. lagopus*, морфотипы А3 и В1 не обнаружены

Таблица 9. Частоты и число морфотипов M2

Вид		A1	A2	A3	B1	B2	B3	B4	B5	C1	C2	C3	D1	D2	D3	D4
<i>V. corsac</i>	<i>n</i>	0	0	0	0	33	128	27	2	12	8	4	159	59	0	0
	%	0.0	0.0	0.0	0.0	15.4	59.8	12.6	0.9	5.6	3.7	1.9	72.9	27.1	0.0	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	5	9	0	0	32	285	274	114	6	48	38	750	47	7	2
	%	0.6	1.1	0.0	0.0	3.9	35.1	33.8	14.1	0.7	5.9	4.7	93.1	5.8	0.9	0.2
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	8	2	8	45	204	122	31	11	4	0	1	398	39	0	0
	%	1.8	0.5	1.8	10.3	46.8	28.0	7.1	2.5	0.9	0.0	0.2	91.1	8.9	0.0	0.0

у *V. vulpes*. Самое низкое морфотипическое разнообразие проявляет *V. corsac*, у этого вида не встречаются морфотипы A1–A3 и B1. В группе D не наблюдается существенных различий между частотами морфотипов разных видов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматривая строение **I1** и **I2** у трех видов лисиц, можно заключить, что песец значительно отличается от обыкновенной лисицы и корсака частотой встречаемости морфотипов. Видовым дифференцирующим признаком для песца является наличие цингулярного бугорка на лингвальной стороне коронки **I1** и наличие нескольких цингулярных бугорков на той же части **I2**. При описании костных остатков животных из верхнепалеолитической стоянки Сунгирь Громов (Сукачев и др., 1966) отмечает характерную для песца “пятку” на нижних и верхних резцах, по которой надежно диагностируется этот вид.

Строение **I3** более разнообразно, чем у предыдущих зубов, выделено 9 морфотипов. Для *V. corsac* и *V. vulpes* свойственно простое строение третьего резца (морфотип A2). Для *V. lagopus* характерно преобладание сложных вариантов строения зуба. Как и по первым резцам, по **I3** песец хорошо дифференцируется от остальных лисиц. Достоверную видовую диагностику песца можно проводить в случае наличия на зубе мезиального или дистального бугорков режущего края коронки в совокупности с наличием мезиального и дистального цингулярных бугорков (морфотипы B2–B4).

На основе изучения строения коронки обсуждаемого зуба Шума (Szuma, 2002, 2007, 2011) выделяет 3 морфотипа, различающихся степенью развития “пятки”. В связи с тем, что приведенные этим исследователем морфотипы характеризуют строение отдельной части коронки зуба, сравнивать наши результаты с опубликованными ранее данными затруднительно. Отметим только, что в предыдущих работах были получены значимые статистические различия между частотами морфотипов **I3** для обыкновенной лисицы и песца (Szuma, 2011).

Характеризуя морфотипическую изменчивость **P1**, можно отметить, что у *V. vulpes* достаточно часто встречается простой морфотип A1, тогда как у других лисиц он является редким. По отсутствию бугорка в основании дистального гребня протокониды (морфотип A1) можно достоверно отличать обыкновенную лисицу от корсака и песца.

Рассматривая морфотипическую изменчивость **P2**, можно заключить, что обнаруживается сходство в распределении частот морфотипов у всех трех видов лисиц. Варианты строения второго премоляра у обыкновенной лисицы и песца были описаны ранее (Szuma, 2002, 2011). Соотнесение ранее выделенных морфотипов зубов (Szuma, 2002, 2011) с морфотипами используемых в этой работе представлено в табл. 11. Опираясь на подобное соответствие морфотипов, можно заключить, что полученные нами данные по распределению частот морфотипов зубов у песца совпадают с ранее опубликованными материалами (Szuma, 2011). Также как и Шума (Szuma, 2011), мы не получили достоверных различий в частотах морфотипов между *V. vulpes* и *V. lagopus*.

Строение **P3** сходно со строением **P2**, но имеется ряд отличий, которые служат основой для выделения других морфотипов. Близкие значения частот морфотипов группы A имеют все три вида лисиц. По значениям частот морфотипов группы B нами получены достоверные различия между обыкновенной лисицей и другими видами. Признаком, отличающим *V. vulpes* от *V. corsac* и *V. lagopus*, является ровная форма лабиального края основания коронки ассоциированная, с выемкой на лингвальной стороне этой же части зуба (морфотип B2).

Изучая морфотипическую изменчивость **P3** у *V. vulpes* и *V. lagopus*, Шума (Szuma, 2002, 2011) отмечает 4 формы строения этого зуба (морфотипы C1–C4). Сравнивая частоту встречаемости простых (A1 и A2 в нашем случае и C1 по: Szuma, 2011) и усложненных морфотипов зубов (A3 и A4 в нашем случае и C2–C4 по: Szuma, 2011) у песца, можно заключить, что частоты усложненных морфотипов имеют близкие значения. Полученные нами данные по частоте встречаемости морфотипов зуба **P3** несколько отличаются от ранее

Таблица 10. Статистически значимые различия между частотами морфотипов зубов трех видов лисиц, оцененных критерием χ^2

Зуб/ Морфотипы	Вид	Значения χ^2 ($p < 0.0001$)	df
I1/A1-A2	<i>V. corsac</i>	177.4	1
	<i>V. lagopus</i>		
	<i>V. vulpes</i>	175.5	1
	<i>V. lagopus</i>		
I2/A1-A3	<i>V. corsac</i>	175.4	2
	<i>V. lagopus</i>		
	<i>V. vulpes</i>	186.6	2
	<i>V. lagopus</i>		
I3/A1-B4	<i>V. corsac</i>	163.0	7
	<i>V. lagopus</i>		
	<i>V. vulpes</i>	174.6	8
	<i>V. lagopus</i>		
P1/A1-A2	<i>V. corsac</i>	36.0	3
	<i>V. vulpes</i>		
	<i>V. lagopus</i>	30.5	3
	<i>V. vulpes</i>		
P3/B1-B4	<i>V. corsac</i>	50.1	3
	<i>V. vulpes</i>		
	<i>V. lagopus</i>	96.2	3
	<i>V. vulpes</i>		
P4/C1-C2	<i>V. corsac</i>	21.1	1
	<i>V. lagopus</i>		
	<i>V. vulpes</i>	50.5	1
	<i>V. lagopus</i>		
M1/ A1-C3	<i>V. corsac</i>	52.1	6
	<i>V. vulpes</i>		
	<i>V. lagopus</i>	52.6	7
	<i>V. vulpes</i>		
M1/ D1-D3	<i>V. corsac</i>	32.8	2
	<i>V. lagopus</i>		
	<i>V. vulpes</i>	39.1	2
	<i>V. lagopus</i>		
M2/A1-C3	<i>V. corsac</i>	52.5	10
	<i>V. lagopus</i>		
	<i>V. vulpes</i>	85.7	10
	<i>V. lagopus</i>		
	<i>V. corsac</i>	41.8	8
	<i>V. vulpes</i>		

опубликованных данных (Szuma, 2011). Как и Шума (2011), мы не получили достоверных различий по частотам морфотипов между *V. vulpes* и *V. lagopus*.

Рассматривая морфотипы **P4**, можно констатировать близкую изменчивость формы основания коронки (морфотипы A1–A4) и парастилия (морфотипы B1–B2) у трех видов лисиц. Для всех видов характерно наличие выемки между протоконом и передней частью основания коронки, а также отсутствие парастилия. По частоте встречаемости морфотипов группы С нами получены значимые статистические различия между *V. lagopus* и другими видами. Песца можно отличить от обыкновенной лисицы и корсака по массивному метакону изучаемого зуба (морфотип C2).

Шума (2007, 2011), изучая изменчивость P4, выделяет 4 группы морфотипов. Морфотипы трех групп, описанных Шумой, можно соотнести с морфотипами, представленными в этой работе (табл. 11). Основываясь на подобном соответствии, можно заключить, что частоты морфотипов *V. vulpes* и *V. lagopus* приведенные в нашей работе, имеют сходное распределение с частотами морфотипов, опубликованными ранее (Szuma, 2007, 2011). Исключением является существенное расхождение наших данных по группе морфотипов А у песца с данными, полученными ранее для этого же вида (Szuma, 2011). Нужно отметить, что Шума (2011) получила статистически значимые различия между частотами морфотипов обыкновенной лисицы и песца в группах Е и F. Нами же зафиксированы достоверные различия между этими видами только в строении метакона.

Характеризуя изменчивость **M1**, отметим, что для этого зуба выделено самое большое число морфотипов. Наибольшее морфотипическое разнообразие свойственно обыкновенной лисице, наименьшее – корсаку. Для *V. vulpes* характерны большая доля сложных зубов (морфотипы B3, C3) и наименьшая доля простых (E1, E2). Для *V. lagopus* характерны преобладание простых морфотипов зуба (D1) и отсутствие самых сложных вариантов строения M1 (морфотипы E4 и E5). Несмотря на то, что для *V. corsac* отмечено самое низкое разнообразие морфотипов, у этого вида во всех группах присутствуют сложные варианты строения (B3, C2, D3 и E4). По частоте встречаемости выделенных морфотипов M1 можно достоверно отличать обыкновенную лисицу от двух других видов и песца от остальных видов. В случае дифференциации *V. vulpes* видовыми диагностическими признаками является наличие массивного метаконуля на M1 в сочетании с протоконом (морфотипы B3 и C3). В случае дифференциации *V. lagopus* от других лисиц видовым признаком выступает гладкий одновершинный гипокон (морфотип D1).

Таблица 11. Соотнесение морфотипов зубов из работ Szuma (2002, 2007) с морфотипами, выделенными автором

По: Szuma													
Group C (P2/p2-P3/p3, p4)					Group D			Group E			Group F		
C1	C2	C3	C4	C5	D1	D2	D3	E1	E2	E3	F1	F2	F3
По схеме авторов													
P2					P4								
A1, A2	A3, A4				A2, A4	A1, A3	B1	B2	A3, A4	A1, A2			
P3													
A1, A2	A3		A4										

Морфотипы строения М1 у обыкновенной лисицы и песца описаны в работах Шума (2002, 2007, 2011). Так как при описании морфотипов использованы разные признаки, корректно сравнивать данные полученные нами и опубликованные ранее (Szuma, 2007, 2011) затруднительно. В других литературных источниках приводятся схемы строения М1 (Benes, 1975, Lanoe, 2012) и описание признаков, по которым можно отличать песца от обыкновенной лисицы и корсака. В частности говорится о том, что у песца слабый, редуцированный гипокон, на рисунке в работе Бенес (1975) он отсутствует. В публикации Ланое (2012) гипокон называется не гипокон, а метаконуль. В целом, у песца М1 выглядит более редуцированным, чем у обыкновенной лисицы. Несмотря на это, наши исследования, ориентированные на более детальное исследование морфологических особенностей, не подтверждают ранее полученных результатов.

Рассматривая морфотипы М2 у трех видов лисиц, можно констатировать, что все лисицы имеют характерные для каждого вида особенности. Корсака от обыкновенной лисицы и песца можно отличить по присутствию протокона со слабо развитым металофом (морфотип В3). Обыкновенную лисицу отличает от других видов наличие протокона с развитым металофом или метаконулем (морфотипы В4 и В5). Песца можно достоверно дифференцировать от других видов по морфотипам В1 и В2, видовые диагностические признаки при этом — наличие редуцированного протокона.

Для *V. vulpes* характерны высокая частота встречаемости сложных (В3–С3) морфотипов зуба М2 (94,4%) и низкая частота встречаемости простых морфотипов (А1–В2). У *V. lagopus* преобладают простые морфотипы (А1–В2), их доля в выборке составляет 61,2%. *V. corsac* занимает по этим показателям промежуточное положение, находясь ближе к обыкновенной лисице и имея большую долю сложных (В3–С3) зубов (84,6%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенной работы установлено, что по 8 из 9 зубов верхней челюсти, можно проводить достоверную видовую дифференциацию корсака, обыкновенной лисицы и песца (табл. 12). Песца от обыкновенной лисицы и корсака можно отличить по строению коронки резцов, выраженности метакона Р4, строению гипокона М1 и особенностям строения протокона М2. Корсака от двух обозначенных видов можно отличать по строению протоконной части второго моляра. Обыкновенную лисицу от этих же видов отличает строение режущей части Р1, форма основания коронки Р3, развитость протоконного отделов М1 и М2.

Отметим, что по строению всех изученных зубов *V. lagopus* заметно дистанцирован от *V. vulpes* и *V. corsac*, которые в большей степени сходны между собой. Подобные выводы получены ранее на основе изучения строения нижних зубов этих видов (Гимранов и др., 2015). Несмотря на то, что корсак является самым мелким видом из трех (как по размерам черепа, так и по размерам зубов), ему, как и обыкновенной лисице, свойственны сложные зубы. Для песца же характерны простые варианты строения щечных зубов, у этого вида упрощаются верхние и нижние моляры, заметна редукция отделов М1, М2, m1–m3. Все эти признаки связаны с увеличением роли хищничества в пищевой стратегии вида. *V. lagopus*, по сравнению с *V. vulpes* и *V. corsac*, проявляет более ярко выраженную тенденцию к гиперкарнивоории. Наряду с этим, у арктического вида имеются такие специализированные особенности, как усложненность резцов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен коллективу лаборатории териологии Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (в частности, С.В. Крускопу, В.С. Лебедеву и О.Г. Нановой), коллективу лаборатории териологии Зоологического института РАН (в частности, Г.Ф. Барышникову и М.В. Саблину), а

Таблица 12. Названия и изображения основных дифференцирующих виды морфотипов зубов
















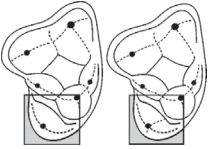

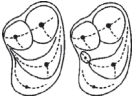

Зуб	Морфотип	Изображение морфотипа	Виды
I1	A1		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
	A2		<i>V. lagopus</i>
I2	A1		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
	A3		<i>V. lagopus</i>
I3	A2		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
	B		<i>V. lagopus</i>
P1	A1		<i>V. vulpes</i>
	A2		<i>V. corsak</i> , <i>V. lagopus</i>
P3	B1		<i>V. corsak</i> , <i>V. lagopus</i>
	B2		<i>V. vulpes</i>
P4	C1		<i>V. lagopus</i>
	C2		<i>V. vulpes</i>

Таблица 12. Окончание

Зуб	Морфотип	Изображение морфотипа	Виды
M1	A2		<i>V. corsak</i> , <i>V. lagopus</i>
	B3		<i>V. vulpes</i>
M1	D1		<i>V. lagopus</i>
	D2		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
M2	B2, B4		<i>V. corsak</i>
	B4, B5		<i>V. vulpes</i>
	B1, B2		<i>V. lagopus</i>

также сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН (Н.С. Коротину, Н.Г. Ерохину, Т.П. Кауровой) за помощь в работе с коллекционным материалом. Автор выражает благодарность П.А. Косинцеву за инициацию и поддержку исследований в данном направлении.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (16-34-00364 мол_a).

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.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб: Изд-во Зоологического института. 560 с.
- Гимранов Д.О., Косинцев П.А., Гасилин В.В., 2015. Видовая диагностика корсака (*Vulpes corsak*), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) и песца (*Vulpes lagopus*) по одонтологическим признакам зубов нижней челюсти // Зоологический журнал. Т. 94. № 11. С. 1338–1350.

- Громова В.И., 1950. Определитель млекопитающих СССР по костям скелета (по крупным трубчатым). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 240 с.
- Громова В.И., Дуброва И.А., Яновская Н.М., 1962. Отряд Carnivora. Хищные // Основы палеонтологии. Млекопитающие. М.: Гос. науч.-тех. изд-во лит. по геологии и охране недр. 423 с.
- Елькина М.А., 2007. Морфотипический анализ хищнических зубов (P⁴ и M₁) песца (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) из позднелепалеолитических стоянок Авдеево и Сунгирь (Европейская Россия) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Москва. С. 73–80.
- Ермолова Н.М., 1978. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск: Наука. 223 с.
- Новиков Г.А., 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 294 с.
- Огнев С.И., 1931. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Средней Азии). М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 776 с.
- Сукачев В.Н., Громов В.И., Бадер О.Н., 1966. Верхнелепалеолитическая стоянка Сунгирь // Труды Геологического института. Вып. 162. С. 1–140.
- Benes J., 1975. The Wurmian foxes of Bohemian and Moravian karst // Sbornik Narodniho muzea v Praze (Acta Musei Nationalis Pragae). V. 31. P. 149–209.
- Hershkovitz P., 1971. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth // Dahlberg A.A. Dental morphology and evolution. Chicago: University of Chicago press. P. 95–150.
- Hildebrand M., 1954. Comparative morphology of the body skeleton in recent Canidae // University California Publications Zoology. V. 52. P. 399–470.
- Lanoe F.B., 2012. Identification of *Vulpes corsac* (L., 1768) within upper pleistocene assemblages: osteometric data and morphologic key of the dentition // Bulletin de la Société Préhistorique Française. V. 109. P. 331–334.
- Rabeder G., 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses // Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften V. 11. P. 1–102.
- Szuma E., 2002. Variation and correlation patterns in the dentition of the red fox from Poland // Annales Zoologici Fennici. V. 37. P. 113–127.
- Szuma E., 2003. Microevolutionary trends in the dentition of the red fox (*Vulpes vulpes*) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 41. P. 47–56.
- Szuma E., 2007. Geography of dental polymorphism in red fox *Vulpes vulpes* and its evolutionary implications // Biological Journal of the Linnean Society. V. 90. P. 61–84.
- Szuma E., 2008. Geographic variation of tooth and skull size in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus* // Annales Zoologici Fennici. V. 45. P. 185–199.
- 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.
- Wolsan M., 1989. Dental polymorphism in the genus *Martes* (Carnivora: Mustelidae) and its evolutionary significance // Acta Theriologica. V. 34. P. 545–593.

SPECIES DIAGNOSTICS OF THE CORSAC (*VULPES CORSAC*), FOX (*VULPES VULPES*) AND ARCTIC FOX (*VULPES LAGOPUS*, CARNIVORA, CANIDAE) USING THE UPPER TEETH

D. O. Gimranov

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620008, Russia
e-mail: djulfa250@rambler.ru

Morphotypical variability of the upper teeth of three *Vulpes* species (*V. corsac*, *V. vulpes*, *V. lagopus*) is studied. Morphotype frequency and a description of the identified tooth morphotypes are given for each species. Eight of nine teeth of the maxilla were found useful for reliable species diagnostics. The arctic fox can be differentiated from the fox and corsac by the structure of the incisor crown, a massive P4 metacone, the structure of the M1 hypocone and structural peculiarities of the M2 protocone. The corsac can be distinguished from the two other species by the protocone structure of the second molar, while the fox is differentiated by the structure of the cutting edge of P1, the shape of the crown base of P3, well-developed M1 and M2 protocone sections. The arctic fox is rather unique in comparison with the other species as it demonstrates a simple structure of the upper molars and a tendency to simplified mandibular teeth. All these features are related to an increased role of carnivory as a feeding strategy typical of the species.

Keywords: morphotype, structure, frequency, species differentiation, corsac, fox, arctic fox