

УДК 599.742.41:591.431.42

ВИДОВАЯ ДИАГНОСТИКА КОРСАКА (*VULPES CORSAC*), ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*) И ПЕСЦА (*VULPES LAGOPUS*) ПО ОДОНТОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ ЗУБОВ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ

© 2015 г. Д. О. Гимранов, П. А. Косинцев, В. В. Гасилин

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

e-mail: djulfa250@rambler.ru

Поступила в редакцию 03.12.2014 г.

Изучена морфотипическая изменчивость нижних зубов трех видов рода *Vulpes* (*V. corsac*, *V. vulpes*, *V. lagopus*). Приведены описание и частота встречаемости выделенных морфотипов для каждого вида. Установлено, что по 7 из 11 зубам нижней челюсти возможно проводить достоверную видовую дифференциацию корсака, обыкновенной лисицы и песца. Песца от обыкновенной лисицы и корсака можно отличить по строению коронки резцов, первого и третьего моляров. Корсака от двух обозначенных видов можно отличать по строению передней части четвертого премоляра. Обыкновенную лисицу от этих же видов отличает строение жевательной поверхности второго моляра и наличие энтостилида на m1. Интересной особенностью песца является то, что ему свойственны более специализированные к хищничеству зубы, характеризующиеся увеличением гипоконида m1, сокращением количества бугорков на талониде m1, отсутствием энтоконида на m2, одновершинностью m3.

Ключевые слова: морфотип, зубы, изменчивость, частота, видовое дифференцирование, корсак, обыкновенная лисица, песец

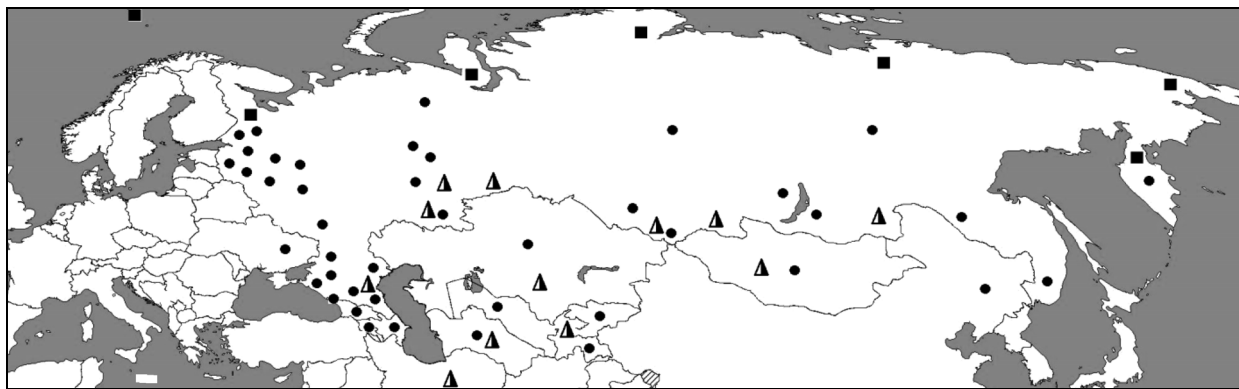
DOI: 10.7868/S0044513415090093

В списках млекопитающих фауны России (Павлинов, Лисовский, 2012) значится 3 вида рода лисиц (*Vulpes* Frisch 1775): корсак (*V. corsac* L. 1768), обыкновенная лисица (*V. vulpes* L. 1758) и песец (*V. lagopus* L. 1758). Все перечисленные виды 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 литературных источниках описано не более 20 признаков, 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 имеют размерные характеристики и являются малоинформативными при работе с ископаемым материалом, когда нередко сохраняются только фрагменты скелета, черепа и отдельные зубы. В палеозоологическом материале именно зубы часто становятся единственным источником ин-

формации о видовой принадлежности и индивидуальных особенностях животного.

Данные по морфологии зубов представителей рода лисиц не раз привлекались исследователями при определении таксономической принадлежности костных остатков, решении задач систематики и филогении (Нанова, 2008, 2010, 2011; Павлинов, Нанова, 2008; Павлинов и др., 2008; Сукачев и др., 1966; Baryshnikov, 2006, 2012; Benes, 1975; Daitch, Guralnick, 2007; Gingerich, Winkler, 1979; Linhart, 1968; Nentvichová, Anděra, 2008; Pavlinov, 1975; Pengilly, 1984; Pulliainen et al., 1972; Rabeder, 1976; Rantanen, Pulliainen, 1970; Szuma, 1997, 1999, 2000, 2003, 2007, 2008, 2011; Tedford et al., 2009). Несмотря на внимание, уделяемое выше приведенными авторами проблеме изменчивости зубной системы у представителей рода *Vulpes*, морфотипической изменчивости зубов современных видов лисиц посвящено только несколько работ Шума (Szuma, 2002, 2003, 2007, 2011). При характеристике морфотипической изменчивости зубов этим автором рассматриваются не все зубы, а в описанных зубах не все признаки, которые обладают полиморфизмом и могут иметь дифференцирующее видовое значение.

Целью нашего исследования являются поиск и описание одонтологических признаков, с помо-



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

Рис. 1. Географическое распределение изученных локалитетов.

стью которых возможно проводить достоверную дифференциацию трех близкородственных 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 зубов нижней челюсти изучаемых видов, (2) оценка частоты встречаемости выделенных морфотипов зубов, (3) выявление дифференцирующих виды одонтологических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы выборки нижних челюстей трех современных видов лисиц (*V. corsac*, *V. vulpes*, *V. lagopus*) из разных регионов России и сопредельных территорий. 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 локалитетов.

Локалитеты и количество изученных экземпляров корсака: Исламская Республика Иран ($n = 1$); Киргизская Республика ($n = 1$); Монголия ($n = 19$); Республика Казахстан ($n = 111$); Россия: 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 обл. ($n = 29$); Туркменистан ($n = 21$); экземпляры, не имеющие локалитета ($n = 13$). Общая выборка по виду 224 экз.

Локалитеты и количество 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 ($n = 17$); Россия: Амурская обл. ($n = 27$), Архангельская обл. ($n = 12$), Воло-

годская 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. ($n = 24$); Таджикистан ($n = 9$); Туркменистан ($n = 53$); Украина ($n = 61$); экземпляры, не имеющие локалитета ($n = 40$). Общая выборка по виду 845 экз.

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

Количество изученных зубов каждого вида приведено в табл. 1, общее количество изученных нижних челюстей 1459 экз., зубов – 13859. Характеристика выделенных морфотипов приведена в табл. 2.

При описании структуры жевательной поверхности зубов и проведении морфотипического анализа авторы опирались на отечественные и зарубежные работы (Hershkovitz, 1971; Wolsan, 1989; Rabeder, 1999; Baryshnikov, 1990, 2003; Szuma, 2011; Gimranov, Kosintsev, 2012). Разделение выборки по полу не производилось, т.к. ранее было показано, что связь морфотипов зубов песца и лисицы с полом животного статистически не значима

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

Вид	i1	i2	i3	p1	p2	p3	p4	m1	m2	m3	Общее
<i>V. corsac</i>	210	211	211	197	201	199	219	213	215	161	2037
<i>V. vulpes</i>	742	763	775	769	772	772	839	844	824	777	7877
<i>V. lagopus</i>	381	397	406	349	360	373	432	430	427	390	3945
Общее	1333	1371	1392	1315	1333	1344	1490	1487	1466	1338	13859

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

Название зуба	Часть зуба	Обозначение морфотипа	Характеристика морфотипа
i1	Режущая поверхность	A1	Имеется дистоконид
		A2	Присутствуют дистоконид и мезиоконид
	Лингвальная поверхность	a1	Медиальная вырезка (<i>incisura media</i> по: Rabeder, 1999) не выражена
		a2	Имеется развитая медиальная вырезка
i2	Режущая поверхность	A1	Имеется дистоконид
		A2	Присутствуют дистоконид и мезиоконид
	Лингвальная поверхность	a1	Медиальная вырезка (<i>incisura media</i>) не выражена
		a2	Имеется развитая медиальная вырезка
i3	Режущая поверхность	A1	Имеется дистоконид небольшого размера
		A2	Имеется массивный дистоконид
		A3	Имеется дистоконид небольшого размера и мезиоконид
		A4	Имеется массивный дистоконид и мезиоконид
p1	Дистальный гребень протокониды	A1	Дистальный гребень протокониды гладкий
		A2	Имеется гипоконулид
p2	Дистальный гребень протокониды	A1	Дистальный гребень протокониды гладкий
		A2	Имеется гипоконулид
		B	Имеется гипоконид и гипоконулид
p3	Дистальный гребень протокониды	A1	Дистальный гребень протокониды гладкий
		A2	Имеется гипоконулид
		B1	Имеется не большой гипоконид
		B2	Имеется не большой гипоконид и гипоконулид
		B3	Имеется развитый гипоконид и гипоконулид
p4	Дистальный гребень протокониды	A1	Имеется не большой гипоконид
		A2	Имеется развитый гипоконид
		B	Имеется два небольших бугорка
	Мезиальный гребень протокониды	C1	Мезиальный гребень протокониды гладкий
		C2	Имеется парастилид
	Лингвальная часть основания коронки	D1	Поверхность лингвальной стороны основания коронки гладкая
		D2	Поверхность лингвальной стороны основания коронки имеет выпуклую форму
		D3	Поверхность лингвальной стороны основания коронки имеет выпуклую форму, на выпуклости присутствует бугорок

Таблица 2. Продолжение

Название зуба	Часть зуба	Обозначение морфотипа	Характеристика морфотипа
m1	Давящая поверхность талонида	A	Имеется гипоконид
		B1	Имеется гипоконид и энтоконид небольшого размера
		B2	Имеется гипоконид, энтоконид небольшого размера и энтоконулид
		B3	Имеется гипоконид, энтоконид небольшого размера и гипоконулид
		B4	Имеется гипоконид, энтоконид небольшого размера, энтоконулид и гипоконулид
		C1	Имеется гипоконид и массивный энтоконид
		C2	Имеется гипоконид, массивный энтоконид и протостилид
		C3	Имеется гипоконид, массивный энтоконид и энтоконулид
		C4	Имеется гипоконид, массивный энтоконид и гипоконулид
		C5	Имеется гипоконид, массивный энтоконид, гипоконулид и протостилид
		C6	Имеется гипоконид, массивный энтоконид, энтоконулид и гипоконулид
		C7	Имеется гипоконид, массивный энтоконид, энтоконулид, гипоконулид и протостилид
		D1	Имеется гипоконид, массивный энтоконид, энтоконулид, гипоконулид и постэнтоконулид
		D2	Имеется гипоконид, массивный энтоконид, энтоконулид, гипоконулид, постэнтоконулид и постметаконулид
E	Имеется гипоконид, массивный энтоконид и массивный, образующий гребень гипоконулид		
m2	Давящая поверхность зуба	A1	Имеется протоконид, метаконид и гипоконид
		A2	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид и энтоконид
		A3	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид, энтоконид и энтоконулид
		A4	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид, энтоконид, энтоконулид и гипоконулид
		B1	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид и параконид
		B2	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид, параконид и энтоконид
		B3	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид, параконид, энтоконид и энтоконулид
		B4	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид, параконид, энтоконид, энтоконулид и гипоконулид
		C	Имеется протоконид, метаконид, гипоконид, параконид, энтоконид, энтоконулид и мезиальный метастилид (mesiale metastilid по: Rabeder, 1999)

Таблица 2. Окончание

Название зуба	Часть зуба	Обозначение морфотипа	Характеристика морфотипа
m3	Давящая поверхность зуба	A1	Имеется протоконид, паракристинд и постпаракристинд
		A2	Имеется протоконид, паракристинд, постпаракристинд и эпикристинд
		B1	Имеется протоконид и небольшого размера метаконид
		B2	Имеется протоконид и массивный метаконид
		B3	Имеются одинаковых размеров протоконид и метаконид
		C1	Имеется протоконид, небольшого размера метаконид и гипоконид
		C2	Имеются одинаковых размеров протоконид и метаконид, а также гипоконид

Таблица 3. Частоты и количество морфотипов i1

Вид		Морфотипы			
		A1	A2	a1	a2
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	210	0	193	17
	%	100.0	0.0	91.9	8.1
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	741	1	683	55
	%	99.9	0.1	92.6	7.45
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	377	0	62	319
	%	100.0	0.0	16.3	83.7

Таблица 4. Частоты и количество морфотипов i2

Вид		Морфотипы			
		A1	A2	a1	a2
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	211	0	162	49
	%	100.0	0.0	76.8	23.2
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	750	13	675	88
	%	98.3	1.7	88.5	11.5
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	389	8	146	250
	%	98.0	2.0	36.9	63.1

(Елькина, 2007; Szuma, 2002). Выборки формировались из особей лисиц с нестертыми зубными признаками. Экземпляры, имеющие разные морфотипы одного и того же зуба на правой и левой челюстях, составляют 1–3% в выборках каждого вида. Особи, имеющие разные морфотипы одного зуба, из анализа исключались. Статистическая оценка различий в долях морфотипов между тре-

мя видами лисиц определялась с помощью критерия χ^2 .

При описании морфотипов резцов (i1–i3) изучали лингвальную поверхность коронки зуба (выраженность медиальной вырезки) и количество бугорков на режущей поверхности. У премоляров (p1–p3) анализировали количество бугорков на дистальном гребне протокониды. При описании морфотипов p4 внимание обращали на количество дополнительных бугорков и форму лингвальной части основания коронки зуба. У m1 все морфотипы выделены на основе изменчивости жевательной поверхности талонида, которая выражается в изменении количества бугорков и их массивности. При изучении последних моляров (m2–m3) морфотипы выделялись на основе количества бугорков и их массивности на жевательной поверхности зуба.

РЕЗУЛЬТАТЫ

i1. Морфотип A2 встретился только у обыкновенной лисицы в единичном случае (0.1%) (табл. 3). По частоте встречаемости морфотипов a1 и a2 песец заметно отличается от корсака и обыкновенной лисицы. Статистическая оценка частоты встречаемости выделенных морфотипов приведена в табл. 13.

i2. Морфотип A2 встретился у обыкновенной лисицы и песца в небольшом количестве – 1.7 и 2.0% (табл. 4). По частоте встречаемости морфотипов a1 и a2 песец отличается от корсака и обыкновенной лисицы. Статистическая оценка частоты встречаемости выделенных морфотипов приведена в табл. 13.

i3. Морфотип A3 встречается в небольшом количестве у корсака и обыкновенной лисицы (1.4 и

2.4%). Морфотип А4 встречен только у песца в 4.4% (табл. 5). Песец отличается от корсака и обыкновенной лисицы по частоте встречаемости выделенных морфотипов, статистическая оценка приведена в табл. 13.

р1. Морфотип А2 встречается с одинаково высокими значениями у корсака и песца (табл. 6). У обыкновенной лисицы возрастает частота встречаемости морфотипа А1, частота встречаемости морфотипа А2 уменьшается.

р2. Морфотип А2 преобладает и встречается с близкими значениями у всех трех видов (табл. 7). Морфотипы А1 и В являются редкими. У корсака морфотип А1 встречен в одном случае, морфотип В не встречен. У песца значение морфотипа В максимально среди изученных видов (12.5%).

р3. Морфотипы А1, В1 и В3 являются редкими для изучаемых видов лисиц (табл. 8). Морфотип А1 встречается только у обыкновенной лисицы, морфотип В1 не встречен у корсака. По частоте встречаемости морфотипов А2 и В3 обыкновенная лисица заметно отличается от двух других видов.

р4. Частота встречаемости морфотипов в группе АВ мало отличается у всех трех видов (табл. 9). Почти полностью доминирует морфотип А2, морфотип В не найден у песца. В группе морфотипов С близкие значения частот имеют обыкновенная лисица и песец, корсак заметно отличается от этих видов. В группе морфотипов D значения частот встречаемости морфотипов у трех видов схожи. Морфотип D2 не встречен у песца, морфотип D3 отмечен только для обыкновенной лисицы. Статистическая оценка частоты встречаемости морфотипов приведена в табл. 13.

м1. Частоты встречаемости морфотипов зубов в целом сходны у лисицы и корсака (табл. 10). Наибольшую частоту встречаемости у корсака имеют морфотипы С1, С3 и С6, у лисицы – С3, С4, С6. Песец значительно отличается от двух видов лисиц, имея наибольшую частоту встречаемости морфотипов В1 и В2. Кроме морфотипа С3 (0.5%), в группе С у песца морфотипов не отмечено. Статистическая оценка частоты встречаемости морфотипов приведена в табл. 13.

м2. У всех трех видов по частоте встречаемости доминируют морфотипы группы А (табл. 11). Показатели частоты встречаемости морфотипов А4, С и группы В у изучаемых видов низки. Все выделенные морфотипы встречены у обыкновенной лисицы, для корсака не отмечены морфотипы А4, В1, В4 и С, у песца не встречены морфотипы А4, В3, В4, С. Статистическая оценка частоты встречаемости морфотипов приведена в табл. 13.

м3. Корсак и обыкновенная лисица имеют похожие значения частоты встречаемости выделенных морфотипов зубов, с преобладанием у обоих видов морфотипа В1 (табл. 12). У песца преобладают морфотипы группы А и не найден морфотип

Таблица 5. Частоты и количество морфотипов i3

Вид		Морфотипы			
		А1	А2	А3	А4
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	198	10	3	0
	%	93.8	4.7	1.4	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	699	57	19	0
	%	90.2	7.4	2.4	0.0
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	15	373	0	18
	%	3.7	91.9	0.0	4.4

Таблица 6. Частоты и количество морфотипов p1

Вид		Морфотипы	
		А1	А2
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	5	192
	%	2.5	97.5
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	121	648
	%	15.7	84.3
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	10	339
	%	2.9	97.1

Таблица 7. Частоты и количество морфотипов p2

Вид		Морфотипы		
		А1	А2	В
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	1	200	0
	%	0.5	99.5	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	53	706	13
	%	6.9	91.5	1.7
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	18	297	45
	%	5.0	82.5	12.5

Таблица 8. Частоты и количество морфотипов p3

Вид		Морфотипы				
		А1	А2	В1	В2	В3
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	0	172	0	26	1
	%	0.0	86.4	0.0	13.1	0.5
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	6	367	3	332	64
	%	0.8	47.5	0.4	43.0	8.3
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	0	234	3	126	10
	%	0.0	62.7	0.8	33.8	2.7

Таблица 9. Частоты и количество морфотипов р4

Вид		Морфотипы							
		A1	A2	B	C1	C2	D1	D2	D3
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	1	214	4	123	89	216	4	0
	%	0.5	97.7	1.8	58.0	42.0	98.2	1.8	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	6	812	11	806	26	817	21	1
	%	0.7	98.0	1.3	96.9	3.1	97.4	2.5	0.1
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	1	426	0	415	17	431	0	0
	%	0.2	99.8	0.0	96.1	3.9	100.0	0.0	0.0

Таблица 10. Частоты и количество морфотипов m1

Вид		Морфотипы														
		A	B1	B2	B3	B4	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	D1	D2	E
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	1	10	1	0	0	89	0	57	13	0	42	0	0	0	0
	%	0.5	4.7	0.5	0.0	0.0	41.8	0.0	26.8	6.1	0.0	19.7	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	0	5	8	1	4	57	1	111	79	2	554	11	2	3	6
	%	0.0	0.6	1.0	0.1	0.5	6.8	0.1	13.2	9.4	0.2	65.6	1.3	0.2	0.4	0.7
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	3	226	175	9	12	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0
	%	0.7	52.6	40.7	2.1	2.8	0.7	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Таблица 11. Частоты и количество морфотипов m2

Вид		Морфотипы								
		A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	C
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	42	127	37	0	0	8	1	0	0
	%	19.5	59.1	17.2	0.0	0.0	3.7	0.5	0.0	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	39	373	380	4	1	3	17	6	1
	%	4.7	45.3	46.1	0.5	0.1	0.4	2.1	0.7	0.1
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	175	226	11	0	1	14	0	0	0
	%	41.0	52.9	2.6	0.0	0.2	3.3	0.0	0.0	0.0

B3. Для корсака не отмечен морфотип C2. Статистическая оценка частоты встречаемости морфотипов приведена в табл. 13.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматривая изменчивость **i1** и **i2** у трех видов лисиц, можно заключить, что песец значительно отличается от обыкновенной лисицы и корсака частотой встречаемости морфотипов группы а. Видовым признаком у песца будет являться выраженность медиальной вырезки на лингвальной части обсуждаемых зубов (*incisura media* по: Rabeber, 1999). Всем трем видам свойственно простое строение режущего участка **i1** и **i2**, в редких случаях встречаются зубы с наличием мезиоконида.

При характеристике фауны из верхнепалеолитической стоянки Сунгирь В.И. Громов (Сукачев и др., 1966) отмечает характерную для песца “пятку” на нижних и верхних резцах, по которой вполне надежно можно диагностировать этот вид.

Характеризуя изменчивость **i3**, отметим, что значения частот выделенных морфотипов у корсака и обыкновенной лисицы близки и отличаются от таковых частот песца преобладанием морфотипа A1. У *V. lagopus* преобладает морфотип A2, видодиагностическим признаком является массивность дистоконида.

Рассматривая изменчивость **p1**, можно отметить схожую морфотипическую изменчивость данного зуба у всех трех видов. Близкие значения

Таблица 12. Частоты и количество морфотипов м3

Вид		Морфотипы						
		A1	A2	B1	B2	B3	C1	C2
<i>V. corsak</i>	<i>n</i>	10	36	95	17	2	1	0
	%	6.2	22.4	59.0	10.6	1.2	0.6	0.0
<i>V. vulpes</i>	<i>n</i>	12	129	334	201	67	7	27
	%	1.5	16.4	42.4	25.5	8.5	0.9	3.4
<i>V. lagopus</i>	<i>n</i>	117	156	103	10	0	2	2
	%	30.0	40.0	26.4	2.6	0.0	0.5	0.5

частот морфотипов выявлены у корсака и песца, с преобладанием морфотипа A2. У *V. vulpes* при преобладании морфотипа A2 увеличивается частота встречаемости простого морфотипа A1. Значимых статистических различий между видами по частоте встречаемости морфотипов данного зуба не обнаружено.

Характеризуя изменчивость p2, можно заключить, что она имеет сходный вид у всех трех видов, с преобладанием морфотипа A2. Изучая морфотипическую изменчивость этого зуба у *V. vulpes* и *V. lagopus*, Шума (Szuma, 2007, 2011) выделяет 5 морфотипов, различающихся наличием и степенью выраженности гипоконида. Сравнивая частоту встречаемости простых (A1 и A2 в нашем случае и C1 по: Szuma, 2007) и усложненных морфотипов (B в нашем случае и C2–C5 по: Szuma, 2007) у песца, мы видим, что полученные нами данные в целом совпадают с литературным источником (Szuma, 2011). По частоте встречаемости выделенных нами морфотипов p2 не обнаружено значимых статистических различий между тремя видами.

Рассматривая изменчивость p3, отметим, что у корсака присутствует большое количество простых морфотипов (A1 и A2). У песца доля усложненных морфотипов (B1–B3) возрастает, а у обыкновенной лисицы зубы, усложненные гипоконидом и гипоконулидом, составляют половину выборки. По частоте встречаемости выделенных нами морфотипов p3 между тремя видами значимых статистических различий не обнаружено.

Рассматривая морфотипы p4, можно констатировать близкую изменчивость дистального гребня протокониды (морфотипы A1–B) и лингвальной стороны основания коронки зуба (морфотипы D1–D3) у всех трех видов лисиц. *V. lagopus* отличается от двух других видов меньшим разнообразием морфотипов в группах AB и D. *V. corsak* в отличие от *V. vulpes* и *V. lagopus* имеет большую частоту встречаемости усложненного парастилидом морфотипа C2. Различия в частоте встречаемости морфотипов группы C имеют значимые статисти-

Таблица 13. Статистически значимые различия между частотами морфотипов зубов трех видов лисиц. Оценка критерием χ^2

Зуб/Морфотипы	Вид	Значения $\chi^2(p < 0.0001)$	df
i1/a1-a2	<i>V. corsak</i> <i>V. lagopus</i>	115.1	1
	<i>V. vulpes</i> <i>V. lagopus</i>	117.1	1
i2/a1-a2	<i>V. corsak</i> <i>V. lagopus</i>	32.5	1
	<i>V. vulpes</i> <i>V. lagopus</i>	56.9	1
i3/A1-A4	<i>V. corsak</i> <i>V. lagopus</i>	167.8	3
	<i>V. vulpes</i> <i>V. lagopus</i>	158.5	3
p4/C1-C2	<i>V. corsak</i> <i>V. lagopus</i>	41.1	1
	<i>V. corsak</i> <i>V. vulpes</i>	43.3	1
m1/A-E	<i>V. corsak</i> <i>V. lagopus</i>	178.8	8
	<i>V. vulpes</i> <i>V. lagopus</i>	188.6	9
m2/A1-C	<i>V. corsak</i> <i>V. vulpes</i>	29.6	5
	<i>V. lagopus</i> <i>V. vulpes</i>	72.6	5
m3/A1-C2	<i>V. corsak</i> <i>V. lagopus</i>	40.6	6
	<i>V. vulpes</i> <i>V. lagopus</i>	66.8	6

Таблица 14. Соотнесение морфотипов m1 из работ Шума (Szuma, 2007) с морфотипами, выделенными авторами

По: Szuma, 2007									
Group K			Group L			Group R		Group S	
K1	K2	K3	L1	L2	L3	R1	R2	S1	S2
По схеме авторов									
A. B1. B3. C1. C2. C4. C5. E	B2. B4. C3. C6. C7. D1	D2	A. B1. B2. B3. B4. C1. C3. C4. C6. D1. D2. E	C2. C5. C7		A. B1. B2. C1. C2. C3	B3. B4. C4. C5. C6. C7. D1. D2. E	A. B1. B2. B3. B4. C1. C2. C3. C4. C5. C6. C7. E	D1. D2

ческие различия. Видодиагностическим признаком для корсака является наличие парастилида.

Шума (Szuma, 2007, 2011), изучая изменчивость p2 и p3 у *V. vulpes* и *V. lagopus*, обнаруживает значимые статистические различия между частотами встречаемости морфотипов этих зубов. Шума (Szuma, 2007) для p4 выделяет 4 морфотипа, различающихся строением лингвальной части зуба. Значимых статистических различий в частотах морфотипов p4 у обыкновенной лисицы и песца этим исследователем (Szuma, 2007, 2011) обнаружено не было. Т.к. выделено разное число морфотипов и при описании этих морфотипов использовано разное число признаков, корректно сравнивать полученные нами данные с опубликованными ранее (Szuma, 2007; 2011) затруднительно.

Характеризуя изменчивость **m1**, отметим, что для этого зуба выделено самое большое число морфотипов. Наибольшим морфотипическим разнообразием обладает *V. vulpes*, наименьшим — *V. lagopus*. Песец значительно отличается от двух других видов преобладанием морфотипов группы АВ. Частоты встречаемости морфотипов имеют значимые статистические различия (табл. 13). Видодиагностическим признаком для песца будет являться наличие небольшого, заметно меньших размеров, чем гипоконид, энтоконид. Для корсака характерна высокая частота встречаемости простого морфотипа С1, у обыкновенной лисицы преобладает усложненный морфотип С6. На различное строение жевательной поверхности талонида m1 у лисиц уже обращали внимание некоторые исследователи (Аристов, Барышников, 2001; Benes, 1975; Szuma, 2007, 2011; Lanoe, 2012). Шума (Szuma, 2007, 2011), изучая изменчивость m1 у *V. vulpes* и *V. lagopus*, выделяет 5 групп морфотипов, по всем группам получены значимые статистические различия между *V. vulpes* и *V. lagopus*. Несмотря на то, что при описании зуба мы использовали те же признаки, которые использует в работе Шума (Szuma, 2007), различное их сочетание не позволяет напрямую сравнивать полученные нами данные с опубликованными ранее

(Szuma, 2007; 2011). В табл. 14 мы сравнили морфотипы m1, выделенные нами, с морфотипами, описанными ранее (Szuma, 2007). Сопоставив морфотипы и пересчитав их частоту встречаемости, мы пришли к выводу, что они имеют близкие значения. Наличие дополнительного бугорка между метаконидом и энтоконидом некоторые исследователи (Benes, 1975) считают дифференцирующим признаком между корсаком, обыкновенной лисицей и песцом. На значимость этого же признака при дифференциации корсака от обыкновенной лисицы и песца указывает в своей работе Ланое (Lanoe, 2012), называя данный бугорок протоконулидом. В монографии Аристова и Барышникова (2001) приводятся сведения, что этот бугорок, они его называют преэнтоконидом, отсутствует или едва заметен у *V. corsak* и обычно хорошо развит у *V. vulpes*. Мы называем этот бугорок энтоконулидом (по: Hershkovitz, 1971; Wang et al., 1999). Если рассматривать данный признак в отдельности, то полученные нами результаты (энтоконулид встречается у корсака с частотой 47%, у обыкновенной лисицы — 82.2%, у песца — 44%) отчасти схожи с опубликованными ранее (Аристов, Барышников, 2001; Benes, 1975; Lanoe, 2012).

Рассматривая морфотипы **m2** у трех видов лисиц, можно констатировать абсолютное преобладание морфотипов группы А над морфотипами группы ВС. Обыкновенная лисица отличается наибольшим разнообразием морфотипов всех групп, а также большим количеством усложненных морфотипов, с преобладанием А2 и А3. Различия в частоте встречаемости морфотипов имеют значимые статистические различия (табл. 13). Видовыми признаками для *V. vulpes* является наличие энтоконулида, гипоконулида и мезиального метастилида (mesiale metastilid по: Rabeder, 1999). *V. corsak* по количеству усложненных морфотипов занимает промежуточное положение между *V. vulpes* и *V. lagopus*. У песца в основном преобладают простые морфотипы.

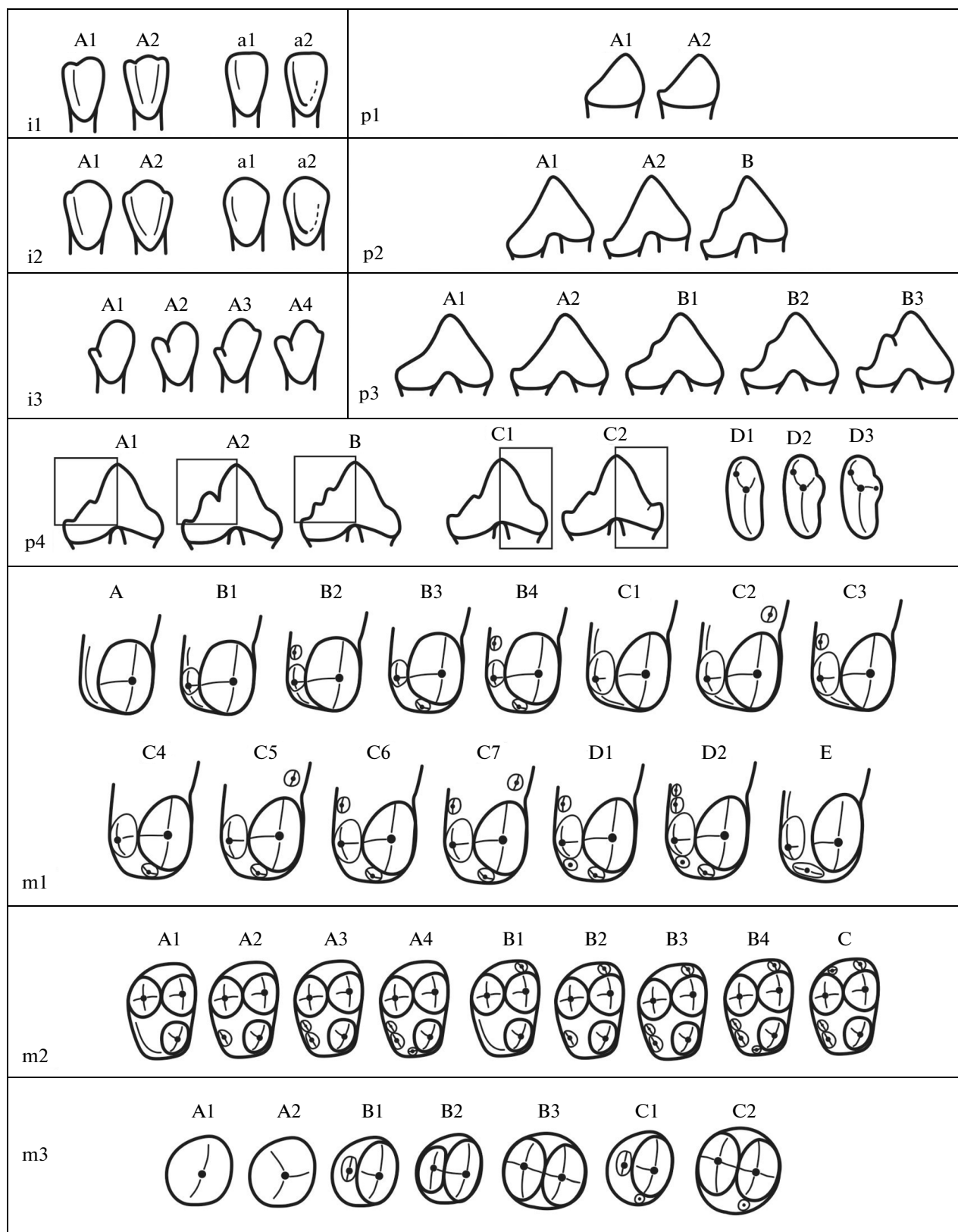


Рис. 2. Морфотипы зубов, встреченные у корсака, обыкновенной лисицы и песца.

Таблица 15. Названия и изображения основных морфотипов зубов, способствующих дифференциации трех видов лисиц







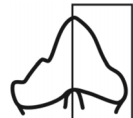





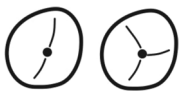

Зуб	Название морфотипа	Изображение морфотипа	Виды
i1	a1		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
	a2		<i>V. lagopus</i>
i2	a1		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
	a2		<i>V. lagopus</i>
i3	A1		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
	A2		<i>V. lagopus</i>
p4	C1		<i>V. lagopus</i> , <i>V. vulpes</i>
	C2		<i>V. corsak</i>
m1	A, B		<i>V. lagopus</i>
	C, D, E		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>
m2	A1, A2		<i>V. corsak</i> , <i>V. lagopus</i>
	A2, A3		<i>V. vulpes</i>

Таблица 15. Окончание

Зуб	Название морфотипа	Изображение морфотипа	Виды
m3	A1, A2		<i>V. lagopus</i>
	B1, B2		<i>V. corsak</i> , <i>V. vulpes</i>

Характеризуя изменчивость **m3**, отметим, что самые простые морфотипы (A1 и A2) преобладают у песца. Морфотипы, усложненные разным по величине метаконидом (B1 и B2), доминируют в выборках обыкновенной лисицы и корсака. Различия в частоте встречаемости морфотипов имеют значимые статистические различия (табл. 13). Видовым признаком для *V. lagopus* является отсутствие дополнительных бугорков на жевательной поверхности зуба. Бенес (Benes, 1975) в своей работе отмечает отсутствие энтокониды у песца по сравнению с обыкновенной лисицей. Шума (Szuma, 2007, 2011), изучая изменчивость m3 у *V. vulpes* и *V. lagopus*, выделяет 2 группы морфотипов. В группе М этим автором выделено 2 морфотипа, различающихся количеством вершин, по ним получены значимые статистические различия между обыкновенной лисицей и песцом (Szuma, 2011). Мы суммировали значения частоты встречаемости морфотипов A1 и A2, соотнесли их с морфотипом M1 из схемы, предложенной ранее (Szuma, 2007). Аналогично суммировали значения частоты встречаемости остальных морфотипов и соотнесли их с морфотипом M2 (по: Szuma, 2007). Полученные таким способом данные имеют близкие значения с частотами встречаемости морфотипов m3, опубликованными ранее (Szuma, 2007, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенной работы установлено, что по 7 из 11 зубам нижней челюсти возможно проводить достоверную видовую дифференциацию корсака, обыкновенной лисицы и песца. Песца от обыкновенной лисицы и корсака можно отличить по строению коронки резцов, первого и третьего моляров. Корсака от двух обозначенных видов можно отличать по строению передней части четвертого премоляра. Обыкновенную лисицу от этих же видов отличают строение жевательной поверхности второго моляра и наличие энтостилида на m1 (табл. 15). Отметим, что по строению всех изученных зубов *V. lagopus* заметно дистанцирован от *V. vulpes* и *V. corsak*, которые более сходны между собой. Песец по сравнению с

обыкновенной лисицей и корсаком проявляет большую тенденцию к гиперкарнивории (по: Tedford, Wang, Taylor, 2009). Для характеристики видов по степени проявления хищничества в строении зубов мы предлагаем использовать термин карнидонтия. Песцу в целом свойственны более специализированные к хищничеству зубы, характеризующиеся увеличением гипоконида $m1$, сокращением количества бугорков на талониде $m1$, отсутствием энтокониды на $m2$, одновершинностью $m3$. Таким образом, песец в отличие от лисицы и корсака является более гиперкарнидонтным видом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны коллективу лаборатории териологии Зоологического музея МГУ им. М. Ломоносова, коллективу лаборатории териологии Зоологического института РАН, а также сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН (Корытину Н.С., Ерохину Н.Г., Кауровой Т.П.) за предоставленную возможность работы с коллекционным материалом.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (12-04-00165 и 14-04-31231).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб: Изд-во Зоологического института. 560 с.
- Барышников Г.Ф., Потапова О.Р., 1990. Изменчивость зубной системы барсуков (*Meles*, Carnivora) фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 69. С. 84–97.
- 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.
- 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 (P^4 и M_1) 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.
- Нанова О.Г., 2008. Анализ изменчивости щечных зубов трех видов псовых (Mammalia: Canidae) методами стандартной и геометрической морфометрии // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. С. 413–427.
- Нанова О.Г., 2010. Корреляционная структура щечных зубов африканской большеухой лисицы *Otocyon megalotis* // Зоологический журнал. Т. 89. № 6. С. 741–748.
- Нанова О.Г., 2011. Анализ изменчивости формы верхнего щечного ряда зубов у трех видов псовых (*Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*; Mammalia: Canidae) методами геометрической морфометрии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Биол. Т. 116. С. 3–15.
- Новиков Г.А., 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 294 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. (Сб. труд. Зоол. муз. МГУ, Т. 52). М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., 2008. Геометрическая морфометрия верхних зубных рядов песцов (*Alopex lagopus*, Canidae) Евразии // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 344–347.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Лисовский А.А., 2008. Корреляционная структура щечных зубов песца (*Alopex lagopus*; Mammalia, Canidae) // Зоологический журнал. Т. 87. С. 1–14.
- Сукачев В.Н., Громов В.И., Бадер О.Н., 1966. Верхнепалеолитическая стоянка Сунгирь // Труды Геологического института. Вып. 162. С. 1–140.
- Baryshnikov G.F., 2006. Late Pleistocene arctic fox (*Alopex lagopus*) from Crimea, Ukraine // Quaternary International. V. 142–143. P. 208–217.
- Baryshnikov G.F., 2012. Pleistocene Canidae (Mammalia, Carnivora) from the Paleolithic Kudaro caves in the Caucasus // Russian Journal of Theriology. № 11. P. 77–120.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y., Abramov A.V., 2002. New analysis of variability of cheek teeth in badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*) // Russian Journal of Theriology. № 2. P. 133–149.
- 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.
- Gimranov D.O., Kosintsev P.A., 2012. Geographic distribution of the tooth morphotypes of the river otter (Carnivora, Mustelidae, *Lutra lutra* L., 1758) in Northern Eurasia // Doklady Akademii Nauk. V. 443. P. 130–131.
- Gingerich P.D., Winkler D.A., 1979. Patterns of variation and correlation in the dentition of the red fox, *Vulpes vulpes* // Journal of Mammalogy. V. 60. P. 691–704.
- Daitch D.J., Guralnick R.P., 2007. Geographic variation in tooth morphology of the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus* // Journal of Mammalogy. V. 88. P. 384–393.
- 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.

- Linhart S.B.*, 1968. Dentition and pelage in the juvenile red fox (*Vulpes vulpes*) // Journal of Mammalogy. V. 49. P. 526–528.
- Nentvichová M., Anděra M.*, 2008. Dental anomalies and dental variations in the red fox *Vulpes vulpes* in the Czech Republic // Acta Theriologica. V. 53. P. 217–22.
- Pavlinov I.Ya.*, 1975. Tooth anomalies in some Canidae // Acta Theriologica. V. 20. P. 507–519.
- Pengilly D.*, 1984. Developmental versus functional explanations for patterns of variability and correlation in the dentitions of foxes // Journal of Mammalogy. V. 65. P. 34–43.
- Pullianen E., Rantanen A.V., Salo L.J.*, 1972. On the carnassials tooth cusps in recent red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in Finland and Denmark // Scandinavian Journal of Dental Research. V. 80. P. 322–326.
- Rabeder G.*, 1976. Die carnivoren (Mammalia) aus dem altpleistozan von deutsch -altenburg 2. Mit beiträgen zur systematik einiger Musteliden und Caniden // Beiträge zur Palaontologie Osterreichs. V. 1. P. 5–119. – 1999. Die evolution des höhlenbärengbisses // Mitt. Komm. Quartärkomm. Österr. Akad. Wiss. V. 11. P. 1–102.
- Rantanen A.V., Pullianen E.*, 1970. Dental conditions of wild red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in northeastern Lapland // Annales Zoologici Fennici. V. 7. 290–294.
- Szuma E.*, 1997. Partial eruption of the teeth in the red fox // Acta Theriologica. V. 42. P. 253–258.
- Szuma E.*, 1999. Dental abnormalities in the red fox *Vulpes vulpes* from Poland // Acta Theriologica. V. 44. P. 393–412.
- Szuma E.*, 2000. Dental polymorphism in a population of the red fox (*Vulpes vulpes*) from Poland // Journal of Zoology London V. 256. P. 243–253.
- 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.
- Tedford R.H., Wang X., Taylor B.E.*, 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae) // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 325. P. 1–218.
- Wang X., Tedford R.H., Taylor B.E.*, 1999. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae) // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 243. P. 1–391.
- 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 CORSAC (*VULPES CORSAC*), FOX (*VULPES VULPES*), AND ARCTIC FOX (*VULPES LAGOPUS*) ACCORDING TO ONTOLOGICAL CHARACTERISTICS OF MANDIBLE TEETH

D. O. Gimranov, P. A. Kosintsev, V. V. Gasilin

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620008, Russia

e-mail: djulfa250@rambler.ru

The morphotypical variation of mandible teeth was studied in three species of the genus *Vulpes* (*V. corsac*, *V. vulpes*, *V. lagopus*). A description and frequency of occurrence of the morphotypes distinguished are presented. The significant species differentiation of corsac, red fox, and arctic fox was found to be possible according to mandible teeth 7 and 11. Arctic fox can be distinguished from red fox by the structure of coronae of incisor, the first and third molars. Corsac differs from the other species considered in the structure of the forepart of the fourth premolar. Red fox is distinguished by the structure of the masticatory surface of the second molar and the presence of entostilid on m1. An interesting feature of arctic fox is its teeth that are more specialized to predation. They are characterized by the greater hypoconid on m1, reduced number of tubercles on talonid of m1, the absence of antoconid on m2, and m3 with one point.

Keywords: morphotype, teeth, variability, frequency, species differentiation, corsac, red fox, arctic fox