

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Биолого-почвенный институт  
Дальневосточное отделение Российской академии наук

На правах рукописи

Гуськов Валентин Юрьевич

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
БУРОГО МЕДВЕДЯ *URSUS ARCTOS* LINNAEUS, 1758  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

03.02.04 – зоология

Диссертация  
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель  
доктор биологических наук,  
с.н.с. А.П. Крюков

Владивосток – 2015

**Оглавление**

<b>Введение .....</b>	3
<b>Глава 1. Обзор литературы .....</b>	9
1.1. Характеристика объекта исследования .....	9
1.2. Морфологические исследования бурого медведя .....	20
1.3. Молекулярно-генетические исследования .....	22
1.4. Способы определения возраста животного (в том числе бурого медведя) ..	28
1.5. Палеогеографическая характеристика региона исследований.....	34
1.6. Филогеография и филогения.....	37
1.7. Молекулярные маркеры .....	39
1.8. Методы построения филогенетических реконструкций.....	42
<b>Глава 2. Материал и методы.....</b>	45
2.1. Материал для морфологического анализа.....	45
2.2. Методика определения возраста бурого медведя.....	48
2.3. Методы обработки и анализа крациометрических данных .....	50
2.4. Материал для молекулярно-генетического анализа.....	52
2.5. Молекулярно-генетические методики .....	57
2.6. Анализ молекулярно-генетических данных.....	63
<b>Глава 3. Результаты.....</b>	65
3.1. Определение возраста бурого медведя по черепу .....	65
3.2. Результаты морфологического анализа черепов медведей .....	71
3.3. Закономерности молекулярно-генетической изменчивости <i>Ursus arctos</i> ....	93
<b>Глава 4. Обсуждение .....</b>	113
<b>Выводы .....</b>	127
<b>Список литературы.....</b>	128
<b>Приложение .....</b>	151

## Введение

Изменчивость – фундаментальное свойство живого. Она проявляется на разных уровнях организации живой материи – от молекулярного до экосистемного. Изучение соотношения форм и размаха изменчивости на разных уровнях представляет собой важную и трудноразрешимую проблему. От ее решения зависят успехи в упорядочивании биологического разнообразия, в том числе построения адекватной системы живой природы (Майр, 1974). Морфологические методы изучения разнообразия традиционно используются в систематике, а также при изучении структуры видов и популяций (Мейер, 1968; Юдин, 1991; Klingenberg, 2002; Шереметьева, 2007; Павлинов, 2008). В последние десятилетия с внедрением молекулярно-генетических методов широко дискутируются несоответствия конкретных таксономических схем, построенных на основе морфологических и генетических подходов. Можно констатировать лишь появление плодотворных консенсусов в этом направлении (Baryshnikov et al., 2004; Абрамсон, 2013). С другой стороны, несомненным приобретением последнего времени является внедрение и активное развитие методологии молекулярной филогеографии. Анализ распределения генетических линий по видовому ареалу служит новым инструментом для реконструкции путей и способов расселения видов в прошлом (Avise, 1987, 2000; Абрамсон, 2007, 2009; Холодова, 2009; Townsend et al., 2011; Kinoshita et al., 2015).

Активное развитие молекулярно-генетических методов в последнее время неизбежно ведёт к появлению новых достижений в области филогеографии, филогенетики и популяционной генетики. Кроме того, современные филогеографические исследования дают возможность для сопоставления истории таксонов с палеогеографической картиной на различных этапах развития нашей планеты (Холодова, 2009; Townsend et al., 2011). В связи с этим особую актуальность имеет применение комплексного подхода для изучения географической изменчивости природных популяций широкоареальных видов (Baryshnikov et al., 2004; Kutschera et al., 2014; Kinoshita et al., 2015). На основании

этого возникают разнообразные гипотезы, описывающие закономерности становления флоры и фауны того или иного региона, а также анализирующие воздействие природных и антропогенных факторов на процессы формирования видового разнообразия.

Бурый медведь *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 – политипический вид, один из самых крупных современных хищников на планете. Его обширный ареал охватывает горно-лесную область Палеарктики и частично Неарктики. На азиатской части ареала бурый медведь населяет пространства от Чукотки на севере до Приморского края на юге и от Уральских гор на западе до Камчатки на востоке. Обитает на островах Шантарского (о-ва Большой Шантар и Феклистова) и Курильского (о-ва Парамушир, Итуруп и Кунашир) архипелагов, на островах Карагинский и Хоккайдо (Япония). В Западной Европе ареал бурого медведя более фрагментирован. Из-за истребления вида человеком остались лишь небольшие изолированные его популяции в Испании, Италии, Польше, Чехословакии и более значительные – в Скандинавии, где вид охраняется.

Попытки изучения географической изменчивости и внутривидовой систематики бурого медведя региона не прекращаются до настоящего времени. Однако, работ, посвящённых краинометрической изменчивости вида на Дальнем Востоке России недостаточно (Юдин, 1991; Baryshnikov et al., 2004; Барышников, 2010). На сегодняшний день для большинства подвидов отсутствуют полные морфологические, в том числе и краинометрические диагнозы. Лучше всего освещены краинометрические параметры островных популяций бурого медведя о. Хоккайдо и других островов юга дальневосточной части ареала (Yoneda, Abe, 1976; Ohdachi et al., 1992; Baryshnikov et al., 2004; Барышников, Пузаченко, 2009). Была показана взаимосвязь между географическим распределением и генетическими линиями, а также дифференциация этих групп по краинометрическим критериям (Baryshnikov et al., 2004). Однако внутривидовая изменчивость бурого медведя материковой части российского Дальнего Востока до настоящего времени остаётся изученной недостаточно полно.

В последние годы возрос интерес к изучению генетического разнообразия бурого медведя на азиатской части ареала. Так, в некоторых работах показано наличие у бурого медведя 7 групп гаплотипов, в свою очередь подразделяющихся на подгруппы (Davison et al., 2011). Географическое распределение данных групп некоторых местах ареала, вероятно, отражает этапы последовательных волн миграции (Tsuruga et al., 1994; Masuda et al., 1998, 2001; Matsuhashi et al., 1999, 2001; Korsten et al., 2009; Davison et al., 2011). Позднее в Приморском и Красноярском краях и Томской области обнаружено наличие распространённой на всей территории ареала подгруппы 3а, а также редкой, описанной только для Хоккайдо и Аляски, подгруппы 3в (Гуськов и др., 2012; Саломашкина и др., 2012).

Таким образом, недостаточная изученность морфологической и генетической изменчивости бурого медведя на Дальнем Востоке России не позволяет сделать достоверной реконструкции формирования ареала этого вида.

**Цель** данной работы – выявить закономерности крациометрической и молекулярно-генетической изменчивости бурого медведя Дальнего Востока России.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**.

1. Разработать методику определения возраста бурого медведя по крациометрическим признакам;
2. Проанализировать особенности изменчивости крациометрических параметров бурого медведя Дальнего Востока России;
3. Изучить особенности генетической изменчивости бурого медведя российского Дальнего Востока и построить филогеографические схемы;
4. Провести сравнение крациометрических и генетических результатов и оценить из значимость для систематических задач;
5. Детализировать гипотезу расселения *Ursus arctos* в дальневосточной части ареала.

**Научная новизна.** Впервые для Дальнего Востока и, в частности, южной его части, получены крациометрические характеристики черепов бурого медведя.

Разработана методика определения возраста бурого медведя по черепу. Впервые получены полные последовательности гена цитохрома *b* и контрольного региона митохондриальной ДНК бурого медведя юга Дальнего Востока России. Помимо этого, впервые проведен анализ аминокислотных последовательностей для данной части ареала. Гипотеза о распространении бурого медведя на дальневосточной части ареала новое обоснование и детализацию.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Полученные при краинометрическом анализе данные могут быть использованы для адекватного описания подвида бурого медведя Дальнего Востока России. Они дополняют картину морфологической изменчивости вида в этой части ареала. Построенная схема определения возраста позволяет с достаточно высокой точностью отнести череп медведя если не к конкретному возрасту, то к одной из шести возрастных групп.

Полученные в ходе молекулярно-генетических исследований результаты расширяют существующую картину филогеографии бурого медведя не только для дальневосточной части, но и в целом для всего евразийского ареала. Они также дают ответы на часть вопросов, связанных с проникновением бурого медведя на материковую территорию юга Дальнего Востока России и некоторые острова западной части Тихого океана в позднем плейстоцене, внося новые данные в существующую гипотезу распространения.

**Личный вклад автора.** Большая часть краинометрических промеров была получена собственно автором в ходе изучения материала, хранящегося в ряде музеев и частных коллекций. Также автор принимал участие в обработке морфологических данных, анализе и интерпретации полученных результатов. Экспериментальная часть молекулярно-генетической работы и анализ нуклеотидных последовательностей были выполнены автором самостоятельно. Автор непосредственно участвовал в представлении результатов на конференциях и подготовке публикаций по результатам исследований.

**Апробация результатов работы.** Результаты работы были представлены на ежегодных молодежных конкурсах-конференциях БПИ ДВО РАН

(Владивосток, 2012, 2013, 2014), на всероссийской конференции «Генетика животных и растений - фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы» (Томск, 2012) и на международном симпозиуме «Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics» (МБС «Восток», 2013).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 8 работ, в том числе 2 статьи в журналах из списка ВАК.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 180 страницах. В работе использовано 32 иллюстрации (рисунка) и 20 таблиц. Список цитируемой литературы состоит из 224 работ, из которых 145 на иностранных языках.

**Благодарности.** Выражаю благодарность сотрудникам лаборатории эволюционной зоологии и генетики Биолого-почвеного института ДВО РАН за содействие и всестороннюю помощь, оказанную в ходе выполнения работы. Сердечно благодарю своего научного руководителя д.б.н. Алексея Петровича Крюкова за всестороннюю помощь на всем протяжении исследовательских работ и оформлении текста диссертации, а также за ценные советы и рекомендации. Особую благодарность выражаю к.б.н. Ирине Николаевне Шереметьевой за огромную помощь в обработке морфологического материала, ценные замечания и помощь при проведении молекулярно-генетических исследований, а также подготовку публикаций к печати. Я обязан к.б.н. Людмиле Николаевне Спириidonовой за ценные замечания и советы при проведении молекулярно-генетических работ. Благодарю к.б.н. Ивана Владимировича Серёдкина (Тихоокеанский институт географии ДВО РАН) за предоставление большого количества образцов тканей и черепов.

Особо благодарю д.б.н. Геннадия Федоровича Барышникова (Зоологический институт РАН), сотрудников Зоологического МГУ, к.б.н. Виктора Георгиевича Юдина (Биолого-почвенный институт ДВО РАН), Олега Юрьевича Тютенъкова (НИ Томский государственный университет) и к.б.н. Елену

Владимировну Сыромятникову (Зоологический институт РАН) за предоставленную возможность изучить коллекции черепов медведей в музеях страны. Благодарю сотрудников Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН к.б.н. Олега Викторовича Жилина и Романа Ткаченко, охотников Г.М. Шаульского и В.П. Пономарчука за предоставленные образцы тканей и черепа медведей.

## Глава 1. Обзор литературы

### 1.1. Характеристика объекта исследования

Бурый медведь *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 относится к классу млекопитающих (Mammalia), отряду хищных (Carnivora, Bowdich, 1821), семейству медведей (Ursidae Gray, 1825), роду и подроду бурых медведей (*Ursus* L., 1758). Он является одним из крупнейших наземных хищников современности.

#### 1.1.1. Распространение

Бурый медведь имеет голарктический ареал (рис. 1.1). Населяет лесную, лесостепную, отчасти тундровую и степную зоны Евразии (к югу до Палестины, Ирака, Афганистана, Гималаев, Тибета, п-ова Корея и о-ва Хоккайдо) и Северной Америки. До первой четверти XIX в. встречался на северо-западе Африки. На большей части Западной Европы, Передней Азии, Китая и США истреблен (Аристов, Барышников, 2001).

Северная граница основного ареала совпадает с границами леса и лесотундры. Весной и летом может заходить в тундру (вплоть до 70° с. ш. например, на Гыданском п-ове). На востоке от р. Колыма, а также на Чукотском п-ове в тундре обитает постоянно. Южные границы основного ареала доходят до юга Брянской, Орловской, Тамбовской и Ульяновской областей (Овсякова, Федосенко, 2001), проходит севернее устья Камы и достигает Пермского края. По Уральскому хребту граница ареала опускается примерно до 53 параллели. Восточнее Уральских гор граница ареала медведя поднимается севернее, приблизительно до Екатеринбурга, пересекает Западно-Сибирскую низменность в районе 58° с. ш. (Овсякова, Федосенко, 2001) и выходит к Алтаю. Обитает в горных областях южной Сибири, но отсутствует в степных районах Алтая, Иркутской области, между реками Селенга и Чикой, на юго-востоке Забайкалья. Нет медведя на безлесных территориях Амурской области, в долине реки Амур (от предгорий Буреинского хребта до Комсомольска-на-Амуре) и на самом юге Приморского края (Хасанский район).

Несколько отдельных очагов обитания находятся в горных областях южнее основного ареала: Карпаты, Бол. Кавказ, Закавказье, Копетдаг (обитает не постоянно), Памиро-Алай, Тянь-Шань, Таласский и Джунгарский Алатау. На дальневосточной части ареала известны изоляты на о. Сахалин, Шантарских и Курильских островах (Парамушир, Итуруп, Кунашир) и о. Карагинский около п-ова Камчатка. Иногда заплывает на о. Шумшу. В ряде густонаселенных районов встречается редко или отсутствует вовсе.



Рис. 1.1. Карта распространения бурого медведя *Ursus arctos*. Оранжевым отмечен современный ареал, желтым – возможно сохранившиеся популяции, красным – вымершие (по данным IUCN Red List, 2015)

### 1.1.2. Морфологические характеристики

Размерно-весовые показатели медведя подвержены чрезвычайно большой индивидуальной изменчивости, а также значительно меняются относительно географических регионов (Гептнер и др., 1967). В континентальной Евразии наблюдается увеличение размеров с юго-запада (побережье Средиземного моря) на северо-восток (Сахалин, Камчатка), а также потемнение окраски. Однако на северо-востоке Азии (Чукотский п-ов) встречаются медведи небольшого размера,

среди которых доля светлоокрашенных особей возрастает (Чернявский, Кречмар, 2001). Также небольшие размеры имеют медведи Якутии (Кобяйский р-н).

Длина тела у самцов достигает 254 см, масса до 500-520 кг и даже 640 кг. Размеры самок значительно меньше: длина тела может достигать 194 см (Кривошеев, 1984; Аристов, Барышников, 2001).

Туловище мощное, слабо вытянутое, шея короткая и толстая. Голова большая, с широким лбом; морда довольно короткая, профиль морды от прямого до слабо вогнутого в области орбит. Ушные раковины небольшие, с закругленными вершинками, из меха выступают слабо. В длину ухо у самцов достигает 15,5 см, у самок – до 13,2. Конечности с большими слабо изогнутыми когтями длиной до 8 см, на передних лапах – почти в 2 раза длиннее, чем на задних. Когти темные, у некоторых подвидов светлые. Нижние стороны кистей и стоп голые. Карпальная подушечка отсутствует (сохранилась только наружная половина). Хвост достаточно небольшой 6-14 см, у самок до 11 см (Кривошеев, 1984; Аристов, Барышников, 2001).

Мех длинный, жесткий и плотный (особенно зимой). Длина волос и окрас меха подвержены большой изменчивости. Окраска географически и индивидуально варьирует в широком диапазоне – от соломенно-желтой до почти чёрного, но обычно с присутствием бурых оттенков. Основания волос темные. Летом мех часто выгорает. В молодом возрасте на груди иногда встречается светлое пятно. Медведи из южной части ареала имеют более светлый окрас, мех у них более редкий и грубый, чем у северных и восточных медведей. Линька у бурого медведя 1 раз в год – с апреля-июня до конца лета.

Число предкоренных зубов может изменяться индивидуально. Сильно развиты клыки, коренные – средних размеров. С возрастом зубы сильно стираются (Rausch, 1969; Sládek, 1992).

Зубная формула:

$$\begin{array}{ccccccc}
 & 3 & 1 & 2-4 & 2 & & \\
 I & - & C & - & P & - & M \\
 & 3 & 1 & 2-4 & 3 & & \\
 \end{array} = 34-42$$

Кондилобазальная длина черепа самцов варьирует от 261 до 455 мм, у самок — от 258 до 397 мм; скуловая ширина у самцов 161-298 мм, а у самок — 147-247 мм (Барышников, 2007). Носовые кости длинные. В области клыков ширина черепа меньше расстояния между наружными краями коренных зубов. Длина лицевого отдела примерно равна длине мозгового. Пространство между заглазничными отростками уплощено или слегка вогнуто. Костное небо плоское, в области хоан широкое. Ширина его между первыми коренными больше длины M1-M2. Затылочные мыщелки слабо выступают назад. Затылочное отверстие сравнительно небольшое, его высота меньше длины M2. Сочленовный отросток нижнечелюстной кости расположен выше уровня жевательной поверхности нижнего зубного ряда, угловой — выше ее нижнего края. Высота тела нижнечелюстной кости за M1 меньше длины M1-M2 (Аристов, Барышников, 2001). Подобно изменению размеров тела медведя, достаточно сильному географическому, индивидуальному и возрастному изменению подвергается и метрические показатели черепа. Наиболее крупные размеры имеют черепа медведей с о. Сахалин, п-ова Камчатка, Приморья и Приамурья (Чернявский, Кречмар, 2001; Барышников, 2007).

### **1.1.3. Кариотип**

Диплоидное число хромосом бурого медведя  $2n = 74$ ,  $NFa = 80-84$ .

В неволе может скрещиваться с белым медведем *U. maritimus* Phipps, 1774 и давать фертильных гибридов (Davis, 1950). Также известны попытки скрещивания с американским черным медведем барибалом (*U. americanus* Pallas, 1780), но в течение первых неделей жизни детеныши погибали (Gray, 1972).

### **1.1.4. Образ жизни**

Живет одиночно, оседло, индивидуальные участки часто перекрываются; площадь их чрезвычайно изменчива (300-800 га, иногда до 2500 га), зависит от пола, возраста и социального статуса медведя. При обилии пищи (крупная падаль, свалки, лососевые протоки) возрастает плотность медведя на небольших территориях. Сезонные кормовые перемещения нередко схожи с настоящими кочевками. На Кавказе в августе-октябре звери мигрируют на более кормные

участки, используя определенные маршруты, по которым за ночь может пройти до 10-25 особей, а в ноябре уходят к местам зимних берлог. Деятелен в любое время суток. Обычно двигается достаточно медленно, шагом, но может быстро бегать; молодые особи хорошо лазают по деревьям. Взрослые самцы помечают свои территории, оставляя следы когтей, зубов, остатки шерсти на стволах деревьев, а также пахучие метки на тропах.

На зиму медведь погружается в спячку, накапливая перед этим жировые запасы. Перед спячкой прекращает кормиться, пищеварительный тракт освобождается от остатков пищи, в прямой кишке происходит образование подобия пробки из шерсти и растительных остатков. Находясь в спячке, бурый медведь не пьет, не питается и не испражняется. У медведя снижается температура тела, замедляется пульс и частота дыхания, а также снижается потребление кислорода. Потребность в воде удовлетворяется за счет метаболической воды, которую он получает из накопленного жира. Образовавшаяся моча снова возвращается в круговорот, что препятствует наступлению уремии. Самки во время спячки теряют большую массу (40%), чем самцы (22%), из-за вскармливания детенышей. Спит медведь очень чутко и, в случае какой-либо опасности, может покидать свою берлогу. Время залегания в спячку зависит от обилия кормовой базы, погодных условий; в разных районах оно отличается: в Ленинградской области – конец октября – начало декабря, на Сихотэ-Алине – начало ноября – конец декабря, в Закавказье – середина декабря. Длительность зимнего сна колеблется от 75-120 дней (Кавказ) до 180-185 (Кольский п-ов). Сроки выхода из берлоги зависят от упитанности медведя, а также погодных условий. Самка с медвежатами выходит позднее, чем самцы. Время пробуждения также различается по регионам: на Кавказе – в марте, в Ленинградской области – в конце марта – апреле, на Кольском п-ове – в конце апреля - мае. В течение 10-14 дней после выхода из берлоги медведь не питается.

Берлоги медведь располагает в сухих местах под буреломом, в ямах под вывороченными корнями или в дуплах крупных деревьев, на островках среди болот, на берегах таежных озер, может обживать расселины скал, пещеры,

россыпи крупных камней. В тундре роет берлоги на речных откосах, используя при этом естественные углубления. Диаметр входа в берлогу около 60-90 см, он может вести непосредственно в берлогу или во входной туннель. Изнутри берлога выстилается ветками деревьев, мхом и сухой травой. Некоторые берлоги могут использоваться многократно несколько лет подряд.

### ***1.1.5. Питание***

Питается медведь разнообразно, но с преобладанием растительных кормов. Использует в пищу зеленые части растений, цветы, ягоды, луковицы, клубни, корни, орехи, грибы. Может поедать насекомых, особенно муравьев, яйца птиц, мелких позвоночных, падаль, мед. Иногда добывает копытных, ослабленных или детенышней. На побережье подбирает выбросы из моря (рыба, моллюски); осенью в реках ловит лососевых рыб, идущих на нерест. Способен съедать до 40 кг мяса единовременно. Излишки добычи нередко может прятать про запас.

### ***1.1.6. Размножение***

Гон начинается в мае – июле, иногда позднее, и длится от 10 до 30 дней. Сопровождается громким ревом, драками самцов, "задиранием" коры на деревьях. Самки могут спариться с несколькими самцами в течение периода гона. Продолжительность беременности, по наблюдениям в неволе, 174-257 дней, в среднем 221. Беременность с длинной латентной паузой (около 5 мес.). Активное развитие эмбриона начинается лишь осенью. Детеныши (от 1 до 5, обычно 2-3) появляются с конца декабря по март, чаще всего в январе. В течение первых месяцев у медвежат на шее присутствует V-образный светлый ошейник, который исчезает ко второму году жизни. Иногда вместе с первогодками («сеголетки») возле медведицы держатся и зимуют в одной берлоге прошлогодние медвежата («пеструны»). За редким исключением медвежата остаются с матерью до 4 лет. Половой зрелости они достигают к 3-4 годам, полного развития — к 10. Самки начинают участвовать в размножении к 3-6 годам, иногда позднее; самцы — к 4,5 годам. Продолжительность жизни достигает 25 лет (в неволе до 47 лет).

### **1.1.7. Значение для человека**

Промысловый вид, объект спортивной охоты. У аборигенов северо-востока Сибири, как и по всей таежной зоне Евразии, существовал культ бурого медведя как объекта охоты и самого крупного и опасного хищника. Описания медвежьих обрядов, в частности, особые церемонии после охоты на зверя, захоронения медвежьих черепов в специально установленных местах, запрет на упоминания о медведе женщинами можно найти в работах ряда этнографов (Попова, 1967; Мазин, 1984). В хозяйстве используется шкура, мясо и сало. В медицине ценится желчный пузырь. Иногда нападает на домашний скот, разоряет пасеки и может вредить сельскохозяйственным посевам. Как правило, зверь избегает человека. Опасны раненые звери, медведицы с медвежатами, не залегшие в берлогу "шатуны". Животные, привыкающие к подкармливанию людьми или отбросам, теряют страх перед человеком. В густонаселенных районах охота лимитируется.

### **1.1.8. Происхождение**

Бурые медведи, как полагает большинство учёных, произошли в Евразии от *Ursus etruscus* Linnaeus, 1758 – этрусского медведя, ныне вымершего. Средний плейстоцен ознаменовался его проникновением в Африку, а затем, в позднем плейстоцене, бурый медведь достиг Северной Америки (Барышников, 2007). Считается, что бурый и пещерный медведи разошлись около 1.2 млн. лет назад (Loreille et al., 2001). Останки бурого медведя плейстоценового периода находятся на Британских островах, где, как полагают, они вытеснили пещерных медведей. Данный вид прошел на Аляску 100 тыс. лет назад, но не продвигался на юг до 13 тыс. лет назад (McLellan, Reiner, 1994). Считается, что бурые медведи были не способны мигрировать южнее до вымирания более крупного *Arctodus simus* – гигантского короткомордого медведя, обитавшего в Северной Америке в конце плейстоцена, в период между 44 000 и 12 500 лет назад, хотя некоторые исследователи полагают, что они все же могли существовать на Аляске совместно между 35 и 21 тыс. лет назад (Kurten, Anderson, 1980; Barnes et al., 2002; Барышников, 2007). Наиболее древние ископаемые, найденные на Аляске, достигают возраста в 50 тыс. лет (Barnes et al., 2002). Некоторые палеонтологи

предполагают, что миграция бурого медведя проходила двумя независимыми линиями: считается, что гризли произошли от узкочерепных медведей, которые мигрировали из северной Сибири в центральную Аляску и на остальную часть континента, в то время как Кадьяк произошли от медведя с широким черепом с Камчатки, который распространился по полуострову Аляска. Останки бурого медведя, найденные в штатах Онтарио, Огайо, Кентукки и Лабрадор, показывают, что вид занимал территории намного дальше на восток, чем это указано в исторических записях (McLellan, Reiner, 1994).

### **1.1.9. Географическая изменчивость и подвиды**

Бурый медведь обладает выраженной географической изменчивостью, для него характерны значительные индивидуальные уклонения в размерах тела, пропорциях черепа и окраске. В Евразии проявляется увеличение общих размеров тела и потемнение окраски с юго-запада (Сирия, Иран) на северо-восток (Сахалин, Камчатка); в аридных районах Внутренней Азии (Тибет) возрастает относительная крупнозубость. В Северной Америке наиболее крупные медведи обитают на юге Аляски (п-ов Аляска, о. Кодьяк) (Аристов, Барышников, 2001).

На сегодняшний день существует не так много систем классификации бурых медведей. Некоторые системы предлагали до 90 подвидов в одной только Северной Америке (Merriam, 1918; Hall et al., 1959), в то время как с помощью недавнего анализа ДНК было выявлено только пять кладов. Так, молекулярный анализ не так давно показал, что подвиды бурого медведя Евразии и Северной Америки генетически довольно схожи, и что картина генетической филогеографии не соответствует их традиционной таксономии (Waits, 1998).

Всего по состоянию на 2005 год признаны 16 подвидов (Wilson, Reeder, 2005; Wozencraft, 2005).

*Ursus arctos arctos* Linnaeus, 1758 – европейский бурый медведь, евроазиатский бурый медведь, обыкновенный бурый медведь. Распространение: Европа, Кавказ, Сибирь (кроме востока), Монголия.

*Ursus arctos collaris* F. G. Cuvier, 1824 (=jeniseensis Ognev, 1924) – Сибирский бурый медведь. Распространение: Восточная Сибирь (от реки Енисей до Алтая), также встречается в северной Монголии.

*Ursus arctos beringianus* Middendorff, 1851 (=piscator Pucheran, 1855) – Камчатский бурый медведь (дальневосточный бурый медведь). Распространение: полуостров Камчатка, остров Парамушир.

*Ursus arctos lasiotus* Gray, 1867 – Уссурийский бурый медведь (Амурский бурый медведь, Японский бурый медведь, Чёрный гризли). Распространение: Россия: Южные Курильские острова, остров Сахалин, Приморье, Приамурье, южнее Станового хребта. Китай: провинция Хэйлунцзян. Япония: остров Хоккайдо.

*Ursus arctos alascensis* Merriam, 1896 – Аляскинский бурый медведь. Распространение: Аляска.

*Ursus arctos horribilis* Ord, 1815 – медведь гризли. Распространение: Западная Канада, Аляска, северо-западные Соединенные Штаты, исторически существовал в районе Великих Равнин.

*Ursus arctos middendorffii* Merriam, 1896 – медведь Кадьяк. Распространение: острова Кадьяк, Афогнак, Шуйак (Аляска, Кадьякский архипелаг).

*Ursus arctos gyas* Merriam, 1902 – Peninsular brown bear. Распространение: Побережье полуострова Аляска.

*Ursus arctos dalli* Merriam, 1896 – Dall brown bear. Распространение: ледник Маласпина и северо-западный регион залива Якутат (Аляска, США).

*Ursus arctos sitkensis* Merriam, 1896 – Sitka brown bear. Распространение: Остров Баранова.

*Ursus arctos stikeenensis* Merriam, 1914 – Stickeen brown bear. Распространение: Британская Колумбия.

*Ursus arctos gobiensis* Sokolov et Orlov, 1992 – Гобийский медведь (мазалай). Распространение: пустыня Гоби (горы Атас-Богдо и Цаган-Богдо), Монголия.

*Ursus arctos isabellinus* Horsfield, 1826 – Гималайский бурый медведь. Распространение: Непал, Пакистан, северная Индия.

*Ursus arctos marsicanus* Altobello, 1921 – Аппенинский бурый медведь.

Распространение: Италия, преимущественно в Апеннинах, на территории нескольких провинций и в национальном парке Абруццо, Лацио и Молизе. В природе осталось около 30 – 50 особей. Признается не всеми зоологами и зачастую относится к номинативному подвиду.

*Ursus arctos syriacus* Hemprich and Ehrenberg, 1828 – Сирийский бурый медведь. Распространение: Закавказье, Сирия, Ирак, Турция (Малая Азия), Иран, Афганистан, Пакистан, западные Гималаи, Памиро-Алай, Тянь-Шань, вероятно, исторически был распространен в Израиле.

*Ursus arctos pruinosus* Blyth, 1854 – Тибетский медведь-пищухоед. Распространение: Тибетское плато.

Вымершие подвиды бурого медведя.

†*Ursus arctos crowtheri* Schinz, 1844 – Атласский бурый медведь. Обитал в районе Атласских гор и на прилегающих территориях Северной Африки, от Марокко до Ливии. Истреблён к 1870 гг.

†*Ursus arctos californicus* Merriam, 1896 – Калифорнийский бурый медведь, Калифорнийский гризли. Распространение: Калифорния. Истреблен к 1922 году.

†*Ursus arctos nelsoni* Merriam, 1914 – Мексиканский гризли. Обитал на севере Мексики, включая Чиуауа, Коауила и Сонора, юго-западе Соединенных штатов, включая южные хребты Техаса, Аризоны и Нью-Мексико. Истреблён к 1960 году.

На территории России и стран бывшего СССР выделяют 7 подвидов, объединенных в 3 географические группы (по Аристов, Барышников, 2001).

Группа "arctos" – отличаются средними размерами, тёмной окраской, реже светлой, когти тёмные.

1. *U. a. arctos* Linnaeus, 1758 (=*kolymensis* Ognev, 1924) – европейский бурый медведь. Номинативный подвид. Окраска тёмно-бурая или бурая, чёрные и светлые особи встречаются редко. Распространение: европейская часть бывшего СССР, Урал, север Сибири, на восток до побережья Охотского моря и Чукотского п-ова.

2. *U. a. jeniseensis* Ognev, 1924 (= *baicalensis* Ognev, 1924) – южносибирский бурый медведь. Окраска темно-бурая. Коренные зубы у данного подвида относительно крупнее, чем у предыдущего подвида. Распространение: Алтай, юг Средней и Восточной Сибири до Станового хребта.

3. *U. a. meridionalis* Middendorff, 1851 (= *caucasicus* Smirnov, 1916) – кавказский бурый медведь. Размеры более мелкие, мех несколько короче, более грубый, окрашен светлее, чем у номинативного подвида. Глазницы крупнее. Распространение: Большой Кавказ и Закавказье, кроме самых южных территорий.

Группа "syriacus" – отличаются средними и мелкими размерами, светлой окраской и светлыми когтями.

4. *U. a. syriacus* Hemprich et Ehrenberg, 1828 – сирийский бурый медведь. Окраска меха очень светлая. Волосяной покров у данного подвида короткий, более грубый. Распространение: Копетдаг и, возможно, самый юг Закавказья; Сирия и Иран.

5. *U. a. isabellinus* Horsfield, 1826 (= *leuconyx* Severtzov, 1873) – тяньшанский бурый медведь. Размеры немного крупнее, чем у сирийского подвида. Волосяной покров более длинный, но мягкий, мех светлого оттенка. Распространение: Памиро-Алай, Тянь-Шань, Джунгарский Алатау и, возможно, Тарбагатай и Саур, западный Китай, Гималаи.

Группа "piscator" – отличаются самыми крупными размерами, тёмной и очень тёмной окраской и тёмными когтями.

6. *U. a. piscator* Pucheran, 1855 (= *beringianus* Middendorff, 1851) – камчатский бурый медведь. Окраска тёмно-бурая, иногда буровато-рыжая. Череп с очень широкими скулами. Распространение: Камчатка и северные Курилы.

7. *U. a. lasiotus* Gray, 1867 (= *yesoensis* Lydekker, 1897; *mandchuricus* Heude, 1898) – уссурийский бурый медведь. Окраска несколько темнее, чем у предыдущего подвида; скуловые дуги не так широко расставлены. Распространение: Приморье и Приамурье, Шантарские о-ва, о. Сахалин и южные Курилы.

## 1.2. Морфологические исследования бурого медведя

При описании подвидов Дальнего Востока России обнаружилось, что крупные медведи Приамурья и Приморья (*U. a. lasiotus*), а также Камчатки (*U. a. piscator*), разделяются областями, где обитают мелкие медведи *U. a. jeniseensis*, занимающие юг Средней и Восточной Сибири до Станового хребта, и *U. a. arctos*, обитающие от европейской части России до Охотского побережья и Чукотки (Чернявский, 1986; Аристов, Барышников, 2001; Чернявский, Кречмар, 2001; Барышников, 2007). С другой стороны, крупные медведи юга Дальнего Востока России и Камчатки также различаются между собой по скуловой ширине черепа.

При описании островных популяций Сахалина выявлена интересная особенность: медведи, которые обитают на полуострове Шмидта, несколько мельче, чем в других частях острова (Вшивцев, 1972). В свою очередь, В. Г. Юдин (1993) допускает, что на острове существуют 3 – 4 группировки (полуостров Шмидта, Восточно-Сахалинский горный массив, полуостров Крильон), которые различаются по величине и строению черепа. Вероятно, мелкие медведи полуострова Шмидта в прошлом имели более широкое распространение на острове Сахалин, но затем их вытеснили крупные медведи, пришедшие с материка (Алексеева, 1996).

Бурые медведи с острова Хоккайдо (Япония) принадлежат к подвиду *U. a. yesoensis* Lydekker, 1897 (= *lasiotus* Gray, 1867; *ferox* Temminck, 1842) (Аристов, Барышников, 2001; Baryshnikov et al., 2004). В популяции этих медведей на основании краинометрического анализа выявлено клинальное увеличение размеров с юга-запада на северо-восток (Yoneda, Abe, 1976; Ohdachi et al., 1992). Они имеют немного другие пропорции черепа, а также они заметно мельче медведей с острова Сахалин. Молекулярно-генетические исследования этой популяции показали существование на острове Хоккайдо трёх групп (рис. 1.2). Предполагается, что данные группы соответствуют трем этапам заселения острова медведями с азиатской части материка, причем наиболее ранние вселения приурочены к юго-западной оконечности Хоккайдо (Matsuhashi et al., 1999, 2001; Masuda et al., 2001). Позже было подтверждено, что эти группы различаются

черепными и зубными пропорциями (Baryshnikov et al., 2004). Также к подвиду *U. a. yesoensis* относят медведей с острова Итуруп (Барышников, 2007).

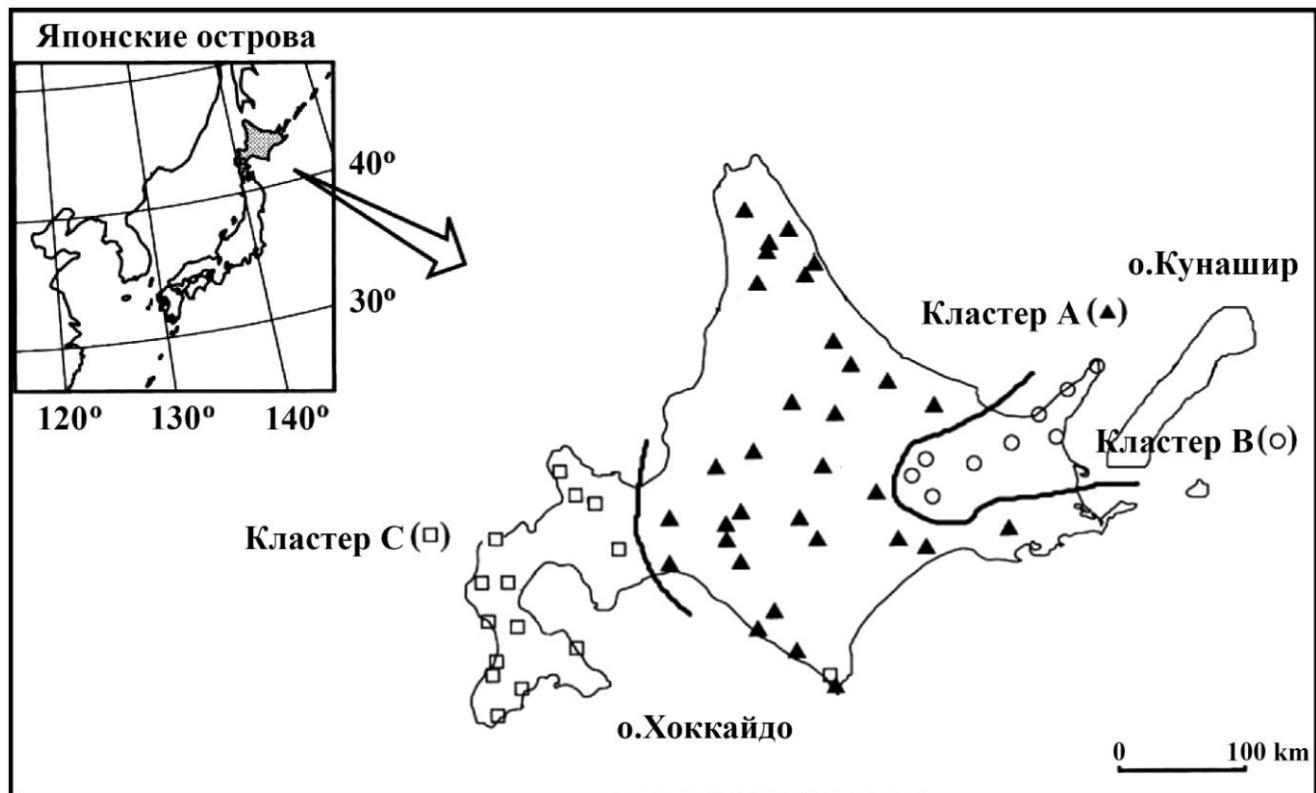


Рис. 1.2. Распространение трёх генетических групп А, В и С *U. a. yesoensis* на острове Хоккайдо (по: Baryshnikov et al., 2004)

Таким образом, на сегодняшний день по морфологическим критериям для территории Дальнего Востока описывают пять подвидов бурого медведя. Причем, некоторые авторы склонны выделять еще и дополнительные группировки для различных частей этого ареала. В связи с этим возникает резонный вопрос: насколько точны и адекватны данные описания? И возможно ли использовать исключительно морфологический материал для описания подвидовой структуры дальневосточной части ареала бурого медведя?

### 1.3. Молекулярно-генетические исследования

Леонард с соавторами в своей работе (Leonard et al., 1999) предложили маркировку генетических групп бурого медведя, разделяя их на кластеры (клады, clades) и подкластеры (подклады, subclades). Кластеры получили порядковые номера (кроме иранской группы), а подкластеры буквенную литеру. Миллер (Miller, 2006) в своей работе дополнил существовавшую на тот момент генетическую классификацию бурого медведя. В результате на сегодняшний день мы имеем порядка семи кластеров, делящихся на десять подкластеров.

Для североамериканского континента, например, с помощью молекулярно-генетических исследований было доказано существование 4 групп (подкластеров) (рис. 1.3). Они позволили отследить последовательность заселения Северной Америки бурым медведем, мигрировавшим в плейстоцене через Берингийский сухопутный мост (рис. 1.4) (Leonard et al., 1999; Barnes et al., 2002).

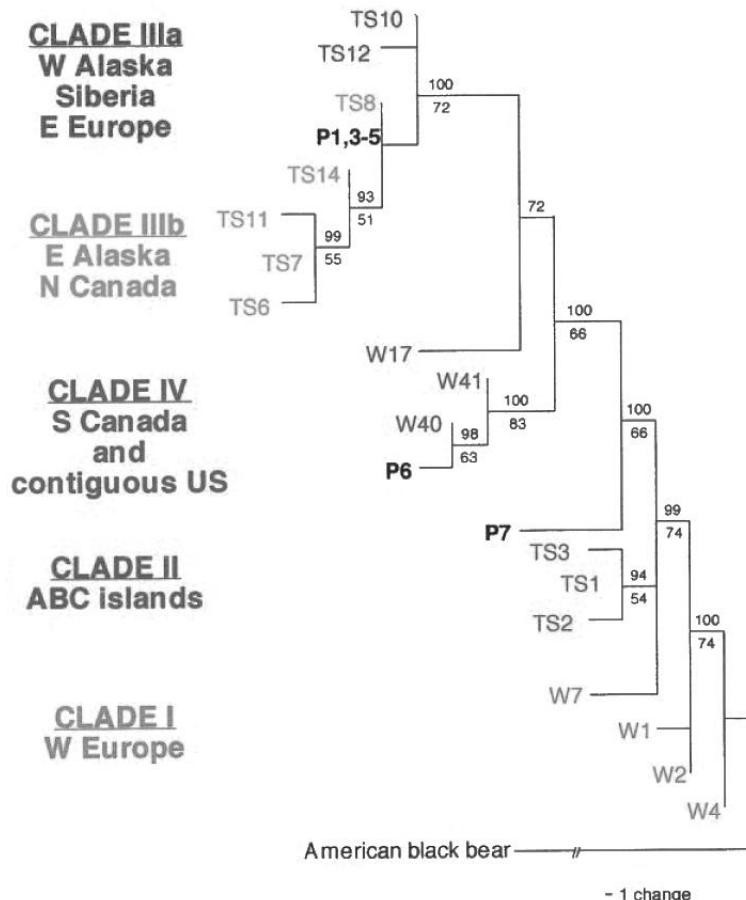


Рис. 1.3. ML филогенетические дерево гаплотипов, построенное на основе данных гена цитохрома *b* мтДНК (Leonard et al., 1999)

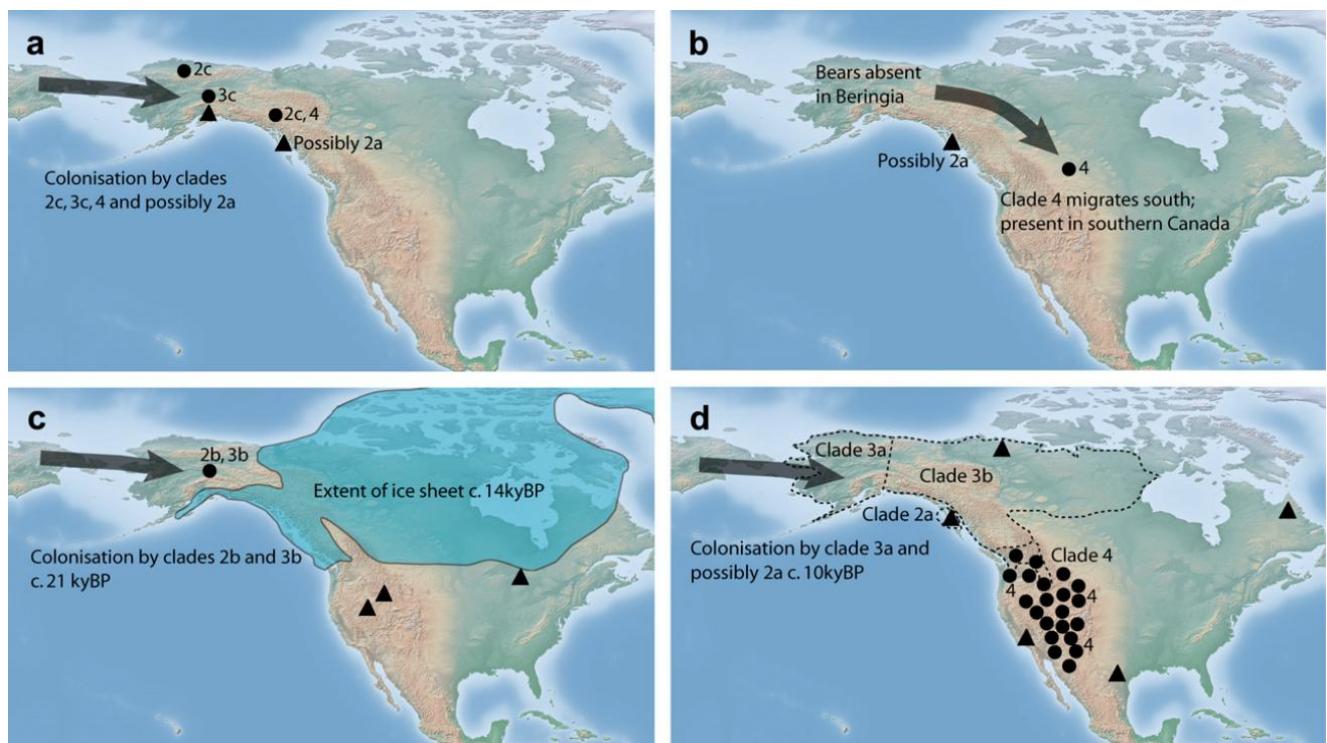


Рис. 1.4. Распределение гаплотипов из разных подкластеров бурого медведя в Северной Америке в позднем Плейстоцене: а) 70-33 куВР; б) 33-21 куВР; в) 21-10 куВР; и г) 10 куВР-наст. время. Символы представляют собой датированные останки бурого медведя, которые использовались для генетических анализов (круги с подписанными номерами кластеров); треугольники соответствуют находкам с неизвестным временем. Названия кластеров взято у Леонарда с соавт. (Leonard et al., 1999). Распределение современных кластеров (пунктирные линии) взято у Уэйтса с соавт. (Waits et al., 1998), а ледниковый щит указан по Мандрику с соавт. (Mandryk et al., 2001) (по Davison et al., 2011)

Медведи из первой группы (подкластер 2а) обитают на островах юго-восточной Аляски – Адмиралтейства, Баранова и Чичагова (ABC islands). Эти медведи образуют общий кластер (кластер 2) с белым медведем *Ursus maritimus* Phipps, 1774 (Heaton et al., 1996; Talbot, Shields, 1996b; Barnes et al., 2002). Ископаемые останки представителей данной группы были обнаружены в отложениях центральной Аляски около Фербенкса. Это указывает, что в плеистоцене они имели более широкое распространение.

Еще одна группа (кластер 4) включает медведей, обитающих на территории юга Канады и северной части Соединенных Штатов (Leonard et al., 1999). Медведи данной группы схожи с медведями, обитающими на юго-западной территории острова Хоккайдо, что не может не наводить на мысли об общем предке и, возможно, более широком распространении в прошлом.

Следующая группа (подкластер 3b) включает медведей из материковых регионов западной Канады и восточной Аляски. Эта группа также схожа с одной из групп с острова Хоккайдо – с восточной, что опять же указывает на обширное распространение данных групп в плейстоцене и миграции их через Беренгийский и Сахалинский мосты из азиатской части ареала к её периферии.

Наконец, в четвертую группу (подкластер 3a) входят бурые медведи западной и центральной Аляски, которые генетически близки медведям, обитающим на большей части современного ареала.

Таким образом, глядя на нынешнее распространение генетических группировок *U. arctos* в Неарктике (рис. 1.4), можно вывести заключение, что миграция бурого медведя происходила из Азии в Северную Америку в 3 этапа. Самые ранние вселенцы сохранились лишь в рефугиуме на островах (ABC islands). Более новые волны оттесняли предыдущие всё дальше на восток и юг, формируя современное географическое распределение генетических групп бурого медведя на североамериканском континенте. Представители самой молодой волны (3a) населяют сейчас большую часть Аляски.

В то же время, ближайшие к острову Хоккайдо территории Приморского края, Сахалина и Курильских островов остаются не достаточно обследованными в морфологическом и генетическом аспектах. Наиболее современными и полными молекулярно-генетическими исследованиями бурого медведя на дальневосточной части ареала можно назвать работы Корстена и Хираты с соавт. (Korsten et al., 2009; Hirata et al., 2013). Ниже представлены обработанные ими выборки (рис. 1.5, 1.6).

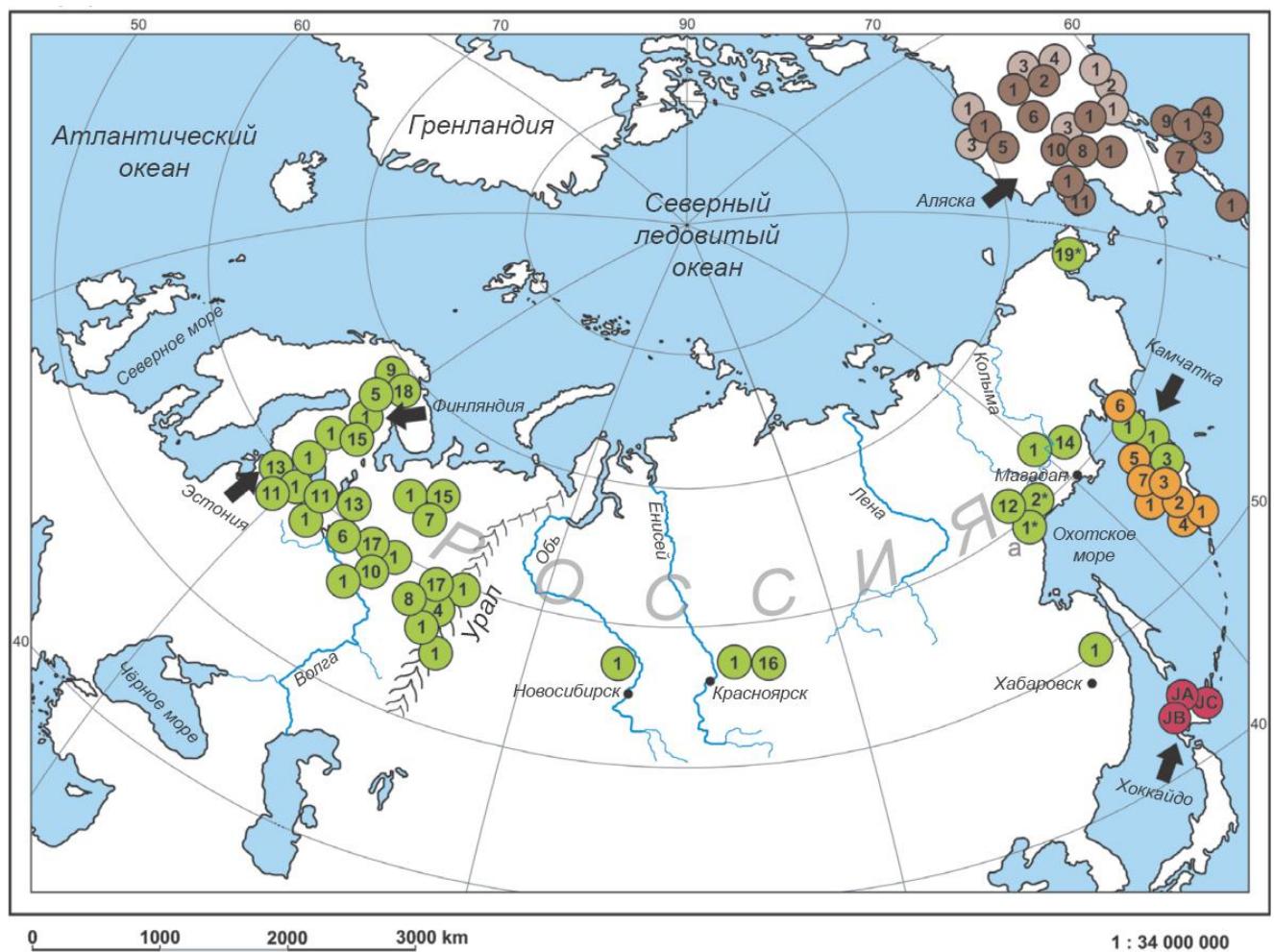


Рис. 1.5. Географическое распределение гаплотипов из митохондриальных кластеров бурого медведя на территории северной континентальной Евразии, Японии и Аляски на основе анализа гена цитохрома *b*. Цветами отмечены различные генетические линии бурого медведя. Зелёный – подклuster 3a, оранжевый – камчатская крупка (также подклuster 3a), темно-коричневый – аляскинская группа (подклuster 3a), светло-коричневый – аляскинская группа (подклuster 3b), красный – японская группа (JA – подклuster 3a, JB – подклuster 3b, JC – кластер 4) (Korsten et al., 2009)

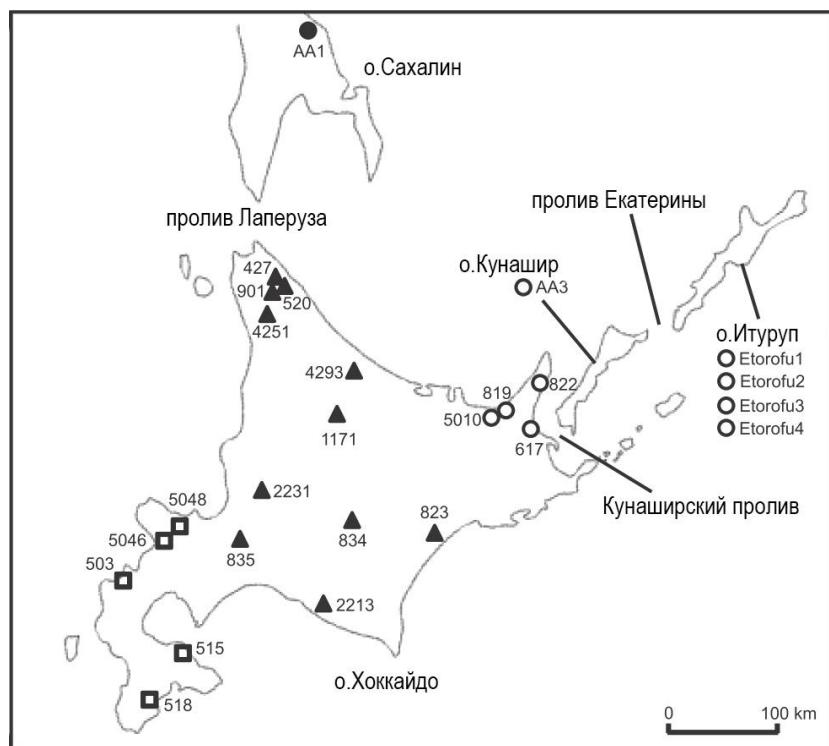


Рис. 1.6. Географическое распределение митохондриальных кластеров бурого медведя на территории острова Хоккайдо (Япония) на основе анализа полного митохондриального генома. Обозначения: закрашенный круг – подклuster 3a1, треугольники – подклuster 3a2, круги – подклuster 3b, квадраты – подклuster 4 (Hirata et al., 2013)

Как видно из представленных рисунков (рис. 1.5 и 1.6), наиболее полно и хорошо в дальневосточном регионе проработаны только японский остров Хоккайдо, п-ов Камчатка и немного Магаданская область. Территории севера Курильской гряды (о. Парамушир), Приморский край, Амурская область и остров Сахалин до сих пор остаются белым пятном на карте генетических исследований бурого медведя.

При описании генетических группировок острова Хоккайдо мы можем наблюдать схожее распределение с таковым на полуострове Аляска. Распространение особей бурого медведя, несущих ту или иную генетическую форму, также подтверждает заселение острова в три этапа. Наиболее ранние

вселенцы обитают на юго-западной части острова, а наиболее поздние – в центральной и северной его частях (Hirata et al., 2013).

По имевшимся до начала наших исследований скучным сведениям, вся материковая часть дальневосточного региона, а также остров Сахалин, лишены подобных генетических группировок. Все исследованные области занимает распространенный на обширной территории ареала гаплотип 3а. Единственной отличающейся областью является полуостров Камчатка. Там встречаются гаплотипы, образующие на филогенетических реконструкциях свою небольшую группировку, но при этом все равно относящуюся к гаплотипу 3а (Korsten et al., 2009).

Наличие схожих генетических линий на огромном отдалении друг от друга наводит на мысли о более широком распределении данных групп в прошлом. Но состояние изученности дальневосточных популяций не может раскрыть нам полной картины даже современного гаплотипического состава. Наиболее полно современную картину распространения генетических линий на всей территории ареала показывает рисунок, приведенный ниже (рис. 1.7).

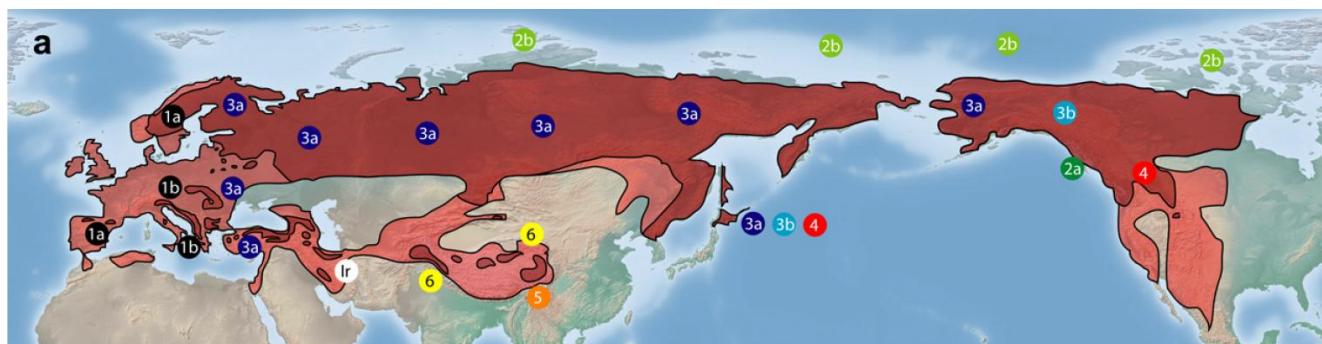


Рис. 1.7. Современное (темный) и историческое (светлый) распространение бурого медведя (Davison et al., 2011). Примерное распределение современных кластеров 1-6 и Ir бурого медведя (согласно Leonard et al., 2000; также включены данные Shields et al., 2000; Miller et al., 2006 и Korsten et al., 2009). Область обитания белого медведя (2b) не закрашена (Davison et al., 2011)

Без достаточного изучения дальневосточного региона строить гипотезы об историческом распространении по современной структуре популяции бурого медведя на территории восточной Палеарктики и островов западной части Тихого океана не представлялось возможным. Это и определило необходимость нашего исследования.

#### **1.4. Способы определения возраста животного (в том числе бурого медведя)**

Зачастую в работах по морфологии и крациометрическому анализу используют взрослых животных. Это связано с тем, что большинство взрослых особей не подвергаются ростовой изменчивости в постнатальный период. Следовательно, при изучении сформировавшихся объектов мы получаем более точные данные. Различные методы определения возраста могут иметь разную точность, да и самих методов огромное множество. Таким образом, встает вопрос: какого метода придерживаться и какой считать более правдоподобным? Ниже я привожу несколько способов выяснения возраста или возрастной категории бурого медведя, которые впоследствии легли в основу нового метода и способствовали решению одной из поставленных нами задач.

##### ***Размеры тела и его частей***

У всех млекопитающих отличить детенышней и очень молодых особей от взрослых животных можно по размеру тела. При достижении половой зрелости заканчивается фаза быстрого роста, но в разных группах к этому периоду особи достигают различной доли от конечных размеров (Мина, Клевезаль, 1976). Поэтому зачастую размеры тела играют больше вспомогательную роль в определении возраста и помогают там, где другие показатели дают нечеткие результаты.

Размеры тела подвержены очень сильной индивидуальной и популяционной изменчивости. Поэтому при работе с разными популяциями следует учитывать большую межпопуляционную изменчивость размеров, а также увеличение

размеров в более холодных условиях (правило Бергмана). Кроме всего прочего, самые старые животные будут не всегда самыми крупными (Клевезаль, 2007).

Одним из прижизненных методов определения примерного возраста бурого медведя в полевых условиях является измерение ширины передней лапы, либо ее отпечатка (рис. 1.8) (Пажетнов, 1990). Для каждого региона этот метод требует доработки, так как для бурого медведя характерна широкая географическая изменчивость. Например, по ширине ступни передней лапы, измеренной позади пальцев, для бурого медведя Якутии можно указать три возрастные группы (указаны средняя, пределы варьирования, n):

сеголетки – 6,8 см (6–7,5 см, 22);

особи прошлого года рождения – 8,5 см (8–9,5 см, 36);

взрослые самки – 12,3 см (11–13,5 см, 40);

взрослые самцы – 14,1 см (13–17 см, 192) (Тавровский и др., 1971).



Рис. 1.8. Передний (А) и задний (Б) след лапы (левые) бурого медведя

### ***Кость полового члена (os penis, baculum)***

Описан посмертный метод оценки возраста у групп млекопитающих, имеющих поддерживающую кость полового члена. В некоторых случаях, когда можно оценить размер и форму кости на ощупь, может использоваться прижизненно. Зачастую его применяют для хищных, иногда для грызунов.

Данный метод может быть пригоден для разделения на молодых и взрослых самцов до начала полового созревания. По мере полового созревания изменяется длина кости, ее толщина, меняется форма, а также увеличивается вес. До наступления половой зрелости вес кости у хищников изменяется линейно, затем темп роста веса падает, но все же продолжает увеличиваться в течение практически всей жизни (Marks, Erickson, 1966; Walton, 1968; Habermehl, 1985; King, 1991).

В период наступления полового созревания данная методика теряет свою актуальность. Например, у барсука наибольшая индивидуальная изменчивость в весе бакулюма наблюдается у особей, возраст которых приближается к году, так как часть животных уже достигает половой зрелости в данный период (Ahnlund, 1976). К этому времени размеры *os penis* рано созревающих сеголетков могут быть сходны с костями половозрелых годовалых особей. Поэтому большинство хищных, которые могли бы стать, но могли и не стать половозрелыми в возрасте около года, весьма трудно разделять на сеголетков и годовалых в зимний период. Лучше всего деление происходит в выборках, взятых во второй половине лета – осенью (Mead, 1967; Walton, 1968; Harris, 1978). В выборках этого периода сеголетки разделяются от старших с заметным хиатусом (Клевезаль, 2007).

Для бурого медведя приводятся следующие значения: длина бакулюма у молодых животных 72-108 мм, у взрослых – 118-160 мм (Suminski, 1968). Вес, соответственно, менее 4 г и более 6 г (Pearson, 1975).

### ***Хрусталик***

Данный метод пригоден почти для любых групп млекопитающих и получил распространение для посмертного определения возрастных групп у мелких грызунов, зайцеобразных и, в меньшей степени, у копытных и хищных (Клевезаль, 2007).

Методика определения была основана на результатах изучения человеческого глаза, а также глаза лабораторных животных. Исследования показали, что хрусталик млекопитающих растет всю жизнь за счет образования в его экваториальной зоне новых волокон. В период до полового созревания вес

хрусталика растет параллельно с весом тела. Темп роста уменьшается с достижением половой зрелости, но не столь значительно, как темп весового роста всего остального тела, а также не зависит от ряда факторов, которые влияют непосредственно на рост тела (Friend, 1967c).

Метод показывает лучшие результаты при определении возраста животных в период быстрого роста (молодых), нежели взрослых после наступления половой зрелости (Bothma et al., 1972). В случае одновременно взятых выборок он позволяет отделять молодых животных от взрослых и разделять их на несколько возрастных групп, но только при условии, что период роста растянут на несколько лет.

В отношении хищных животных данный метод признан пригодным только для выделения сеголетков у тех групп, где половая зрелость достигается на втором году жизни. Он считается таким же точным, как и методы определения возраста по степени сращения эпифизов с диафизами или по стирианию зубов (Sanderson, 1961; Клевезаль, 2007). Хотя в применении к крупным хищникам данный метод не получил столь же высокой оценки. У бурого медведя *Ursus arctos* существует перекрывание значений годовых классов уже с первых лет жизни (Pearson, 1975).

### ***Череп***

При использовании черепных признаков, которые непосредственно связаны с ростом животного (например, размеры черепа), можно определить только относительный возраст либо выделить некоторое число возрастных групп у растущих животных в период достижения ими половой зрелости. Хотя у некоторых видов млекопитающих череп продолжает расти и после достижения половозрелого возраста (Gay, Best, 1996). Также не стоит упускать из внимания тот факт, что индивидуальные различия в размерах у половозрелых особей одного возраста зачастую превышают изменения размеров черепа с возрастом (Клевезаль, 2007). Поэтому использовать различия в размерах черепа можно лишь только как дополнительные параметры. То же относится и к весовым показателям черепной коробки. В ряде исследований было показано использование не

конкретных промеров для определения возрастной группы, а соотношения тех или иных признаков.

Так, для самцов медведя в возрасте от года до 23 лет Pearson (1975) привел уравнения связи возраста (в годах) и скуловой ширины черепа (в мм) для двух районов провинции Юкон в Северной Америке:

$$\lg(\text{возраст}) = 4,510008 * \lg(\text{ширина}) - 9,29264;$$

$$\lg(\text{возраст}) = 3,95651 * \lg(\text{ширина}) - 8,10864;$$

и для самок общее для двух районов:

$$\lg(\text{возраст}) = 5,50499 * \lg(\text{ширина}) - 11,39523.$$

Для балканских медведей эта связь возраста и скуловой ширины черепа для самцов от 2 до 18 лет выглядит следующим образом (Sládek, 1992):

$$\ln(\text{возраст}) = (\text{ширина} - 110,560) : 37,186;$$

а для самок в возрасте от 2 до 11 лет:

$$\ln(\text{возраст}) = (\text{ширина} - 123,916) : 24,113.$$

Чаще при оценке возраста исключительно по черепу используют не размерно-весовые характеристики, а степень облитерации швов и общие изменения скульптуры на поверхности черепа. Данный метод подходит для любых видов млекопитающих, но чаще всего его используют при работе с хищными, зайцеобразными (Caboń-Raczyńska, 1964) и грызунами, которые имеют все зубы с постоянным ростом (Daly, Patton, 1986). Отдельно он хорошо подходит для выделения сеголетков. Данный метод использует показатель, который изменяется с увеличением размеров черепа. Так как интенсивный рост длины и ширины возможен лишь потому, что кости черепа у молодых особей не сращены друг с другом, по мере увеличения размеров черепа швы между костями срастаются. Разные швы черепа и нижней челюсти закрываются и полностью исчезают в разном возрасте (Клевезаль, 2007). Состояние нескольких швов позволяет выделять молодых животных в возрасте, когда их размеры становятся близкими к таковым у взрослых особей, а также отделять группу более молодых взрослых животных от более старших (Lønø, 1970). Развитие гребней также используют как признак, определяющий возраст. У молодых особей череп

гладкий, но с возрастом появляются бугры, шероховатости, начинают развиваться гребни (стреловидный (или сагиттальный) и затылочный). Высота и длина гребней с возрастом увеличиваются. Для самок характерно более позднее развитие гребней и меньшая их выраженность (Клевезаль, 2007).

### Зубы

Еще одним параметром при изучении возраста млекопитающих и, в частности, бурого медведя являются зубные характеристики. Они включают в себя прорезание зубов, смену генераций зубов (табл. 1.1), степень стертости, зарастание апикального отверстия клыков, а также анализ спилов и срезов. Когда зуб полностью прорезается, но еще не функционирует, он имеет острые эмалевые вершинки и бугорки. В течение жизни и функционирования вершины постепенно начинают стираться. Эмаль снашивается полностью, и появляются обнажения дентина, который отличается по цвету. Далее, с возрастом стачиваются бугорки, появляются специфические изменения (например, появление желоба посередине ряда коренных у бурого медведя), поверхность зуба уплощается, уменьшается высота всей коронки (Клевезаль, 2007). У самых старых особей зубы становятся кариесные, появляются дупла.

Таблица 1.1.  
Возраст (месяцы) появления постоянных зубов у бурого медведя *Ursus arctos* по данным разных авторов (по Клевезаль, 2007)

Зуб							Полная зубная система	Источник
i1, i2	i3	с	р	m1	m2	m3		
8	15	18	8	8	15	18	24 (?)	Pearson, 1975
4–8	8–10	12	8–10	5	6–7	10–12	-	Адольф, 1949
5	8–10	12	6–8	-	-	10–12	-	Данилов и др., 1979

Годовые слои в цементе и дентине у бурых медведей можно посмотреть на окрашенных срезах, на шлифах и аншлифах. Окрашивание можно проводить гематоксилином, по Гимза или толуидиновым синим. Возраст медведя будет

равен числу слоев цемента. Но нужно учитывать размер первого слоя: если он в два раза шире последующего, то к числу слоев (а соответственно и к возрасту) нужно прибавить 1, если он такого же размера, то возраст будет равен числу этих слоев (Корытин, Габченко, 1988).

### **1.5. Палеогеографическая характеристика региона исследований**

Понимание путей расселения и формирования современной структуры ареала различных животных, в том числе и бурого медведя, на территории Дальнего Востока невозможно без изучения палеогеографических событий и исторических процессов формирования данного региона. Большую роль в облике современных ави- и териофауны дальневосточного региона играли события, происходившие в эпоху плейстоцена и голоцен (Назаренко, 1990; Нечаев, 1991).

В Четвертичном периоде происходила смена фаз потепления и похолодания климата, связанных с колебаниями мирового океана (Williams et al., 1988; Lambeck et al., 2002; Hewitt, 2004). В раннем плейстоцене на территориях юга Дальнего Востока проходило снижение флористического разнообразия теплолюбивых широколиственных лесов, что было вызвано похолоданием климата (Голубева, Караполова, 1983; Короткий и др., 1996). Хотя относительно современного климата, в начале плейстоцена он был более теплым на данной территории (Bondarenko et al., 2013). В южной и юго-восточной частях Приморья и нижнего Приамурья произрастали широколиственные леса, схожие с современными лесами севера о. Хонсю, а Приханкайская низменность была покрыта «более континентальной» лесостепной растительностью (Голубева, Караполова, 1983; Короткий и др., 1996; Bondarenko et al., 2013). Различия во флористическом составе между регионами Приморья и Приамурья стали появляться в связи с возрастанием влияния континентального климата на Приамурье в конце раннего плейстоцена (Голубева, Караполова, 1983). В отличие от о. Сахалин, климат в Приморье начала плейстоцена был более влажный и теплый. Это как раз и обуславливало значительное разнообразие флоры на материковой части юга Дальнего Востока по сравнению с островной территорией

(Bondarenko et al., 2013). В свою очередь, Сахалин первой половины раннего плейстоцена характеризовался хвойно-широколиственными лесами и лесостепями (Лазуков, 1989; Bondarenko et al., 2013).

Похолодание, произошедшее в начале плейстоцена, затронуло также и японские острова. Но относительно северных островов Охотского моря, климат на островах японского архипелага был значительно мягче (Синицын, 1962). Поэтому, из-за отсутствия серьезных оледенений, древняя флора Японии сохранилась в мало измененном виде. Флористический состав японских островов плейстоцена изменялся от юга к северу. На Хонсю произрастали субтропические широколиственные леса (вечнозеленые кипарис, тuya, дуб), а на Хоккайдо были распространены листопадные широколиственные леса (каштан, липа, клен, бук, вяз, гингко, дуб, береза) (Синицын, 1962).

На Сахалине во второй половине раннего плейстоцена проходили изменения хвойно-широколиственной флоры на мелколиственную: лиственнично-березовые леса, ольхово-кедровниковые субальпийские заросли и редкостойные лиственничные (Лазуков, 1989).

Начало среднего плейстоцена на материковой части Дальнего Востока характеризуется преобладанием темнохвойной тайги. В этот период на территориях от рек Колымы и Индигирки до нижнего Приамурья получали распространение элементы флоры южной тайги с присутствием бореальных широколиственных пород (Каревская, 2010). Эта наиболее теплая фаза межледниковых привнесла еловые и пихтовые леса с примесью широколиственных пород (вяза, бук, липы, лещины) в горные и равнинные районы острова Сахалин (Лазуков, 1989; Нечаев, 1991). Позже в начале среднеплейстоценового похолодания леса сменились на редкостойную лиственнично-березовую лесотундр, а сохранившиеся темнохвойные леса произрастали только на юге острова. В горных районах южного и центрального Сахалина произрастали еловые и лиственнично-березовые леса с кедровым стланником, а на равнинных областях - разреженные лиственничные и лиственнично-березовые леса. В конце этого периода произошло расселение

лиственницы с материка, вымирание теплолюбивых растений, а также миграция холодолюбивых растений на остров Хоккайдо (Лазуков, 1989; Нечаев, 1991).

В позднем плейстоцене на территории Дальнего Востока произошло сильное похолодание. Для острова Сахалин было выделено два периода межледниковых и два периода оледенений, основываясь на описаниях стратиграфических горизонтов. В периоды между оледенениями климат острова был теплый и влажный, центральную часть острова занимали еловые и пихтовые леса с примесью граба, лещины, дуба, вяза и липы (Лазуков, 1989). На юге Дальнего Востока с приходом сильного похолодания конца позднего плейстоцена (27-23 тыс. лет назад) господствовала крупнокустарниковая, а местами и типичная арктическая тундра, для Нижнего Приамурья были характерны субарктические ценозы (Каревская, 2010).

В период максимума похолодания (23-16 тыс. лет назад) юг острова Сахалин характеризовался березово-лиственничными лесами и редколесьями с наличием тундростепных группировок, для севера острова в то время была характерна лесотундровая растительность (Нечаев, 1991). На равнинах Сахалина произрастали элементы межгорной травяно-кустарничковой тундры в сочетании с лиственничной лесотундрой, для горной местности были характерны лиственничные, лиственнично-еловые леса и ольхово-кедровниковые заросли (Александрова, 1982; Лазуков, 1989). На юге Хоккайдо отмечались темнохвойные леса и редколесья (Назаренко, 1982; Igarashi, Zharov, 2011), а также отмечалось смещение на японские острова элементов таежных лесов (Александров, 1973). Для Сахалина и Хоккайдо отмечаются сходные климатические и вегетационные изменения, характерные для периода последнего оледенения (Igarashi, Zharov, 2011).

Потепление климата произошло лишь в начале голоцена. За период голоцена современные геоморфологический облик и контуры Сахалина окончательно сформировались. Основываясь на данных по минимальным отметкам глубин проливов, была дана оценка времени изоляции островов, которая показала, что Сахалин отделился от Хоккайдо около 12 тыс. лет назад, а от континента около 7

тыс. лет назад (Велижанин, 1976). Хотя также приводятся данные (Гальцев-Безюк, 1964) о том, что Сахалин соединялся с материком и Хоккайдо последний раз во втором верхнеледниковые (22-10 тыс. лет назад). В то время туда мигрировала большая часть ныне живущих наземных млекопитающих. А окончательно Сахалин потерял связь с материком в неолите (3,5 тыс. лет назад).

## 1.6. Филогеография и филогения

Термин «филогеография» (phylogeography) был введен Дж. Ависом (Avise et al., 1987). Она изучает пространственное распределение генеалогических групп (Avise, 2000). Данный метод весьма эффективен для изучения различных вопросов, связанных с биогеографией. Исследование генетической изменчивости в пределах ареала какого-либо вида помогает понять, проходила ли популяция через «бутылочное горлышко» или современный генетический облик популяции обусловлен «эффектом основателя» (Nei et al., 1975). Молекулярные данные также помогают найти сходство между популяциями в пределах одной волны расселения и определить расположение предполагаемого рефугиума (Stewart et al., 2010). Причем, при использовании молекулярных маркеров филогеографические исследования зачастую дают более полную картину при изучении внутривидовой структуры, чем другие методы (Avise, 2000; Абрамсон, 2007).

Все существующие и вымершие формы жизни на Земле, так или иначе, имеют общее происхождение, а их эволюционная история – ряд последовательных дивергенций от общих предков. Чем меньше времени прошло с момента дивергенции между двумя формами, тем более родственны, как правило, эти формы между собой. И поэтому задачей филогенетического анализа является установление и реконструкция родственных связей между различными формами и датирование эволюционных событий дивергенции (Лукашов, 2009). Теория коалесценции исходит из предположения, что последовательности дивергируют друг от друга вследствие накопления мутаций. При этом мутации появляются независимо у разных особей и у разных поколений. Отсюда следует, что большее

количество различий между последовательностями дает большее время возврата к общему предку (Hudson, 1991; Tajima, 1993).

Филогенетический анализ нуклеотидных и аминокислотных последовательностей стал неотъемлемой частью изучения эволюционной истории любых организмов. Скорость эволюции разных генов, так же как и различных районов ДНК, варьирует, что позволяет изучать эволюционные связи на различных уровнях классификации организмов, используя разные гены или районы ДНК (Wilson et al., 1977; Dayhoff et al., 1978).

Сходства и различия молекулярной организации различных организмов могут быть использованы для выяснения эволюционных взаимосвязей. Считается, что организмы, имеющие много одинаковых молекул, близко родственны, а те, которые имеют совершенно разные молекулы, родственны только отдаленно. Такие предсказания были бы более точными, если бы различия в молекулярной структуре между видами являлись только функцией времени от момента дивергенции между видами, т.е. если эволюция этих последовательностей зависела бы только от случайного мутирования. На самом деле на это влияют также факторы отбора, рекомбинация и другие процессы. С помощью данных о последовательностях ДНК определяются филогенетические взаимосвязи между видами или другими таксонами, чего нельзя выяснить при использовании других подходов. Считается, что данные о последовательности ДНК, по крайней мере, митохондриальной, отражают истинные филогенетические взаимосвязи лучше, чем морфологические признаки, потому что структура последовательностей менее зависит от действия отбора и окружающей среды. Более того, различия между филогенетическими деревьями, построенными исходя из молекулярных данных и из других характеристик, дают нам возможность оценить эффект действия отбора на другие признаки.

Различные взаимоотношения между генеалогией генов и географией стали обозначаться как филогеографический паттерн. Данные по внутривидовой изменчивости аминокислотных и нуклеотидных последовательностей подвергаются анализу с двух позиций: а) генеалогических взаимоотношений

между молекулами ДНК и б) географического распределения филогенетических групп. Взятые вместе, эти два элемента составляют, по определению Ависа (Avise, 2000), внутривидовую филогеографию.

Филогеографические исследования помогли в выявлении сильно дивергировавших эволюционных линий и криптических форм, которые по ряду причин не были обозначены в современной систематике (Arbogast, 1999; Demboski et al., 1999; Avise, 2000). Несколько последних десятилетий активное развитие получает подход, основой которого является сравнение генетической изменчивости в пределах географических областей между совместно распространенными видами (сравнительная филогеография) (Cracraft, 1989; Riddle, 1996; Zink, 1996; Arbogast, 2001; Холодова, 2009). Сопоставление филогеографических клад нескольких видов дает новые данные об историческом и демографическом характерах развития и помогает выяснить общие причины, повлиявшие на генетическую структуру обитающих совместно видов (Мельникова, 2014).

### **1.7. Молекулярные маркеры**

В 70-х годах XX века стало возможным использовать изменчивость фрагментов ДНК для реконструкции филогенетических отношений внутри и между видами с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) (Kleppe et al., 1971; Mullis, Faloona, 1987). С помощью данного метода появляется возможность получения с помощью пары коротких одноцепочечных молекул – синтетических праймеров – неограниченного количества копий определенной последовательности ДНК, первоначально представленной одной или несколькими молекулами (Сулимова, 2004).

Наиболее перспективным было использование в качестве маркерных систем полиморфных нуклеотидных последовательностей ДНК (Сулимова, 2004), позволяющих тестировать генетический полиморфизм непосредственно на уровне генов. ДНК-маркеры позволяют маркировать практически любые участки ДНК, в том числе некодирующие. Кроме того, эта маркерная система дает возможность

использовать для анализа любые ткани и органы, независимо от стадии развития организма и имеет целый ряд преимуществ по сравнению с другими типами маркеров.

В ранних исследованиях самым часто используемым молекулярным маркером была митохондриальная ДНК. Она имеет некоторые преимущества, которые и дали столь широкое распространение этого маркера в филогенетических и филогеографических исследованиях. Данный маркер используют в исследованиях по эволюции и филогении, в анализе популяционной структуры и исторической биогеографии (филогеографии) вида, в анализе гибридизации, последствий интродукции и акклиматизации.

Митохондриальная ДНК наследуется по материнской линии. Простота использования данного типа маркеров заключается в том, что в клетке имеется огромное число копий митохондриальных хромосом, генетическая структура весьма консервативна, как правило, нет инtronов, и отсутствует рекомбинация. Также митохондриальный геном имеет более быстрые темпы эволюции в отличие от ядерного генома (Brown et al., 1982). Это позволяет использовать митохондриальную ДНК для анализа филогенетических отношений как внутри, так и между популяциями, подвидами или видами.

На сегодняшний день митохондриальные маркеры активно используются для восстановления эволюционного прошлого видов и популяций. Важная особенность анализа состоит в том, что гаплотипы митохондриальной ДНК можно связать друг с другом сетью последовательных эволюционных превращений. Но митохондриальная ДНК может не показывать правдоподобную филогению групп организмов. Источником неправильной филогении может быть неправильный выбор маркера, который не соответствует таксономическому уровню группы, или малое количество парсимони значимых (информационных) сайтов (например, связанное с небольшой длиной исследуемого фрагмента цепи). Также увеличение количества ошибок при интерпретации результатов может быть связано с малым набором таксонов при исследовании филогении больших

групп и неравномерный охват ареала при работе с широкоареальными видами (Банникова, 2004; Абрамсон, 2007, 2013; Лухтанов, Кузнецова, 2009).

С течением времени и накоплением большого количества материала и опыта работы с митохондриальными маркерами появились публикации, указывающие на существование исключений из описанных ранее преимуществ митохондриального генома. Так, неоднократно описывалась возможность рекомбинации в митохондриальном геноме (Awadalla et al., 1999; Eyre-Walker, Awadalla, 2001; Innan, Nordborg, 2002; Tsaousis et al., 2005), было показано частичное отцовское наследование (Kondo et al., 1990; Gyllensten et al., 1991; Schwartz, Vissing, 2002; Kvist et al., 2003). Кроме того, обнаружено, что даже у близких групп организмов скорость накопления замен в одном и том же фрагменте может быть разной.

Но, несмотря на всё это, анализ митохондриальной ДНК для изучения изменчивости и филогении различных групп организмов на низких таксономических уровнях возможно использовать при корректном подходе с учетом особенностей исследуемого фрагмента, применении сразу нескольких методов анализа данных и анализе нескольких генов, что одновременно повышает вероятность построения достоверных филогенетических реконструкций (Банникова, 2004; Лухтанов, 2013; Мельникова, 2014). Именно анализ первичных последовательностей митохондриальной ДНК я использовал в своей работе. Помимо mtДНК, в филогеографических исследованиях сейчас применяются методы RFLP, анализ ядерных микросателлитов, единичных нуклеотидных замен (SNP) и другие.

## 1.8. Методы построения филогенетических реконструкций

### 1.8.1. Дистанционные методы

В методах, основанных на расстояниях, или, точнее, на матрице расстояний, для каждой пары таксонов вычисляются эволюционные расстояния, и по ним строится дерево филогенетии (Ней, Кумар, 2004). Поэтому при построении дерева любым дистанционным методом очень важен правильный выбор эволюционной модели для расчета расстояний между анализируемыми последовательностями (Лукашов, 2009).

#### *Метод минимума эволюции (ME)*

Метод минимума эволюции, ME (minimum evolution), исходит от базового принципа молекулярной биологии, что самым правдоподобным сценарием эволюции последовательностей будет тот, при котором происходит наименьшее число эволюционных событий (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Saitou, Imanishi, 1989; Rzhetsky, Nei, 1993).

При построении филогенетической реконструкции сумма длин ветвей ( $S$ ) отражает общее число всех эволюционных событий в анализируемой группе последовательностей. Поэтому теоретической основой метода ME является доказательство того, что для несмещенных оценок эволюционных расстояний ожидаемое значение суммы ( $S$ ) оценок длин ветвей минимально для истинной топологии, и не зависит от числа последовательностей ( $m$ ). Однако топология с минимальным значением  $S$  не обязательно является «несмещенной» оценкой истинной топологии (Лукашов, 2009; Ней, Кумар, 2004).

Метод минимума эволюции подразумевает построение всех теоретически возможных топологий деревьев и выбор среди них топологии с наименьшим значением суммы  $S$  длин всех ветвей.

#### *Метод объединения (присоединения) соседей (NJ)*

Метод объединения соседей является наиболее распространенным дистанционным методом для построения филогенетических реконструкций.

Данный метод предложили Сайто и Ней (Saitou, Nei, 1987) – эффективный подход к построению деревьев, основанный на принципе минимума эволюции

(ME). В этом методе не рассматриваются все возможные топологии, но на каждом этапе объединения таксонов используется принцип минимума эволюции. Так рассматривается каждая возможная пара последовательностей. Всего может существовать  $N(1-N)/2$  пар последовательностей. Из всего количества существующих пар последовательностей выбирается пара, сумма длин ветвей которой наименьшая. Далее эти последовательности будут рассматриваться как композитная последовательность. Снова рассчитывается матрица дистанций, но уже для  $N-1$  последовательностей и выбирается новая пара. Данная процедура будет повторяться до тех пор, пока не будут собраны внутренние ветви. Корнем будет являться либо середина самой длинной ветви дерева, либо внешняя группа, которая присоединяется к анализируемой группе последовательностей (Лукашов, 2009; Ней, Кумар, 2004).

### ***1.8.2. Методы анализа дискретных признаков***

Отличие дистанционных методов от методов анализа дискретных признаков заключается в том, что первые берут за основу анализ дистанций между разными последовательностями, а во вторых анализируются различия между последовательностями в определённых позициях. Данная группа методов несёт своей целью реконструировать наиболее подходящий сценарий, который может объяснить порядок нуклеотидных замен, появившийся в ходе эволюции анализируемой группы последовательностей (Лукашов, 2009).

#### ***Метод максимальной парсimonии (экономии) (MP)***

Базовым принципом метода максимальной парсimonии (экономии) является поиск филогенетической реконструкции (дерева), которая требует наименьшее число замен (то есть эволюционных изменений) для того, чтобы объяснить наблюдаемые различия между группой анализируемых последовательностей. Основой данного подхода является анализ нуклеотидов (или аминокислот), которые находятся в информативных сайтах (филогенетически информативные позиции) изучаемых последовательностей (Eck et al., 1966; Fitch, 1977). Информативными будут называться позиции (нуклеотиды или аминокислоты), данное расположение которых позволяет предпочтительнее выбрать тот или иной

филогенетический сценарий эволюции (филогенетическую реконструкцию). Таким образом, чем больше мы имеем информативных сайтов для построения реконструкции, тем она будет надёжнее, так как слишком малое число парсимонии значимых (информативных) сайтов неизбежно ведёт к большому количеству альтернативных деревьев с равной вероятностью, и выбрать какое-либо из них не представляется возможным (Лукашов, 2009).

Методы максимальной парсимонии имеют преимущества по сравнению с другими методами построения филогенетических реконструкций. Первое, в отличие от методов расстояний, метод максимальной парсимонии не требует предположений о паттерне нуклеотидных (или аминокислотных) замен. То есть все модели являются только грубым приближением к реальным процессам, поэтому не зависящий от модели метод может чаще строить правдоподобные деревья (Ней, Кумар, 2004).

### ***Метод максимального правдоподобия (ML)***

Данный метод был предложен для анализа частот генов (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967). Впоследствии он был модифицирован для анализа нуклеотидных и аминокислотных последовательностей (Felsenstein, 1973, 1981).

Метод максимального правдоподобия, как и методы дистанций, использует модели эволюции, что отличает его от метода максимальной парсимонии. Но в отличие от дистанционных методов, для построения филогенетических реконструкций данный метод использует эволюционные модели и опирается на оценку правдоподобия (вероятности) нахождения конкретного нуклеотида (или аминокислоты) в той или иной конкретной позиции (Лукашов, 2009).

В методе ML для каждой конкретной топологии максимизируется вероятность исходных данных с фиксированной моделью замен и выбирается топология, для которой эта вероятность максимальна (Ней, Кумар, 2004). Наиболее оптимальную модель нуклеотидных замен для построения филогенетической реконструкции можно определить с помощью ModelTest, например, в программе MEGA.

## Глава 2. Материал и методы

### 2.1. Материал для морфологического анализа

В ходе работы метрически обработано 282 черепа бурого медведя, хранящихся в коллекциях Зоологического музея МГУ (г. Москва), Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск), Зоологического музея Томского государственного университета (г. Томск), Биологического-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток), а также использованы трофеи ряда частных лиц. Объём исследованных выборок по географическому происхождению представлен в таблице 2.1 и на рисунке 2.1. Схема измерений для крациометрического анализа заимствована из литературы (рис. 2.2) (Барышников, 2007). Возраст оценивали с использованием схемы возрастных изменений зубов, степени облитерации швов и развитости гребней (Завацкий, 1986; Клевезаль, 2007; Гуськов, 2014). Выборки самцов и самок анализированы раздельно. В качестве объектов исследования выступали отдельные особи, а не заранее сформированные выборки. Для анализа морфометрических данных применяли схему, взятую из работ Пузаченко с соавторами (Боескоров, Пузаченко, 2001; Пузаченко, 2001, 2004, 2006) и апробированную на других млекопитающих (Шереметьева, 2007; Sheremetyeva, Sheremetyev, 2008; Шереметьева, Шереметьев, 2009; Sheremetyeva et al., 2009; Sheremetyev, Sheremetyeva, 2010).

Таблица 2.1.

Общий объем исследованных выборок черепов бурого медведя *Ursus arctos*

Место сбора материала	Число образцов
Приморский край	93
Томская область	30
о. Сахалин	29
Алтай	16
Камчатка	15
Амурская область	13
Хабаровский край	10
Курильские острова	10
Красноярский край	9
Шантарские острова	9
Магаданская область	7
Республика Саха (Якутия)	6
Забайкальский край	6
Республика Хакасия	5
Новосибирская область	5
Чукотский АО	2
Республика Тыва	2
Таджикистан	2
Киргизия	2
Ленинградская область	1
Нет данных	10
<b>Всего</b>	<b>282</b>

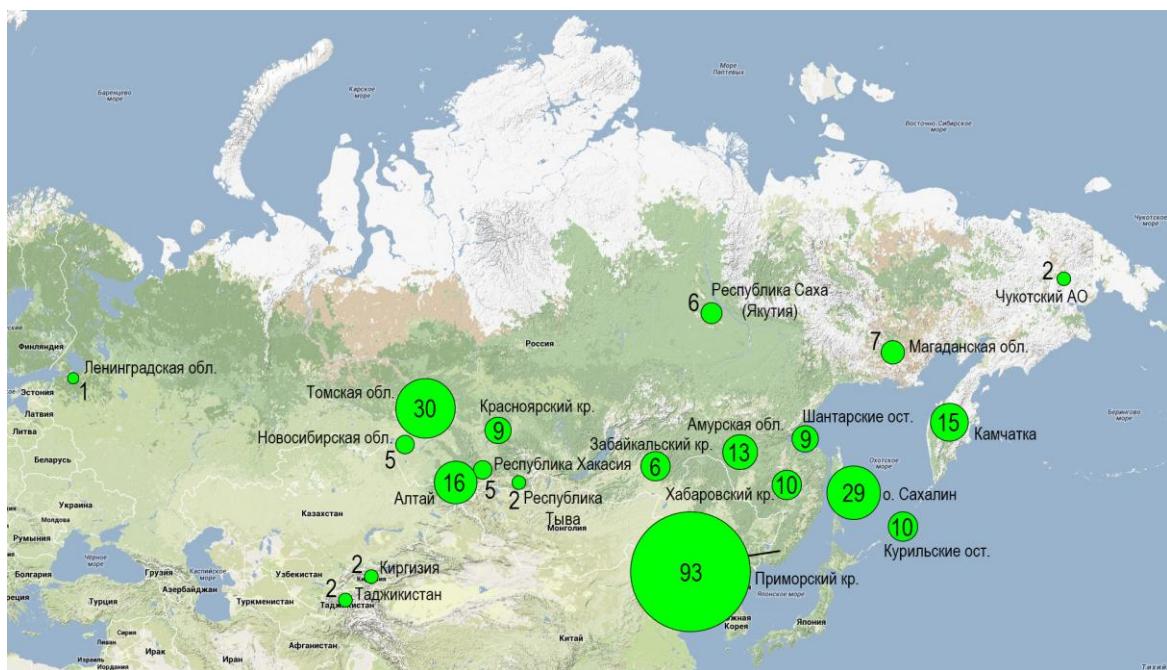


Рис. 2.1. Источники морфологического материала по регионам

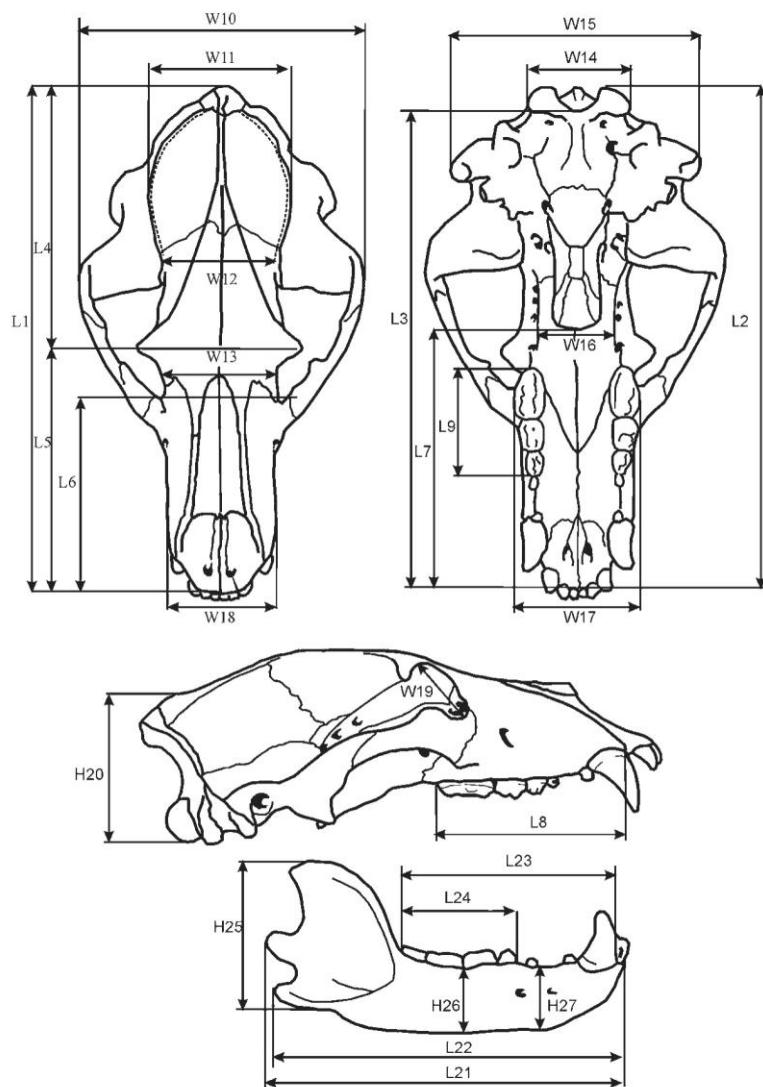


Рис. 2.2. Схема промеров осевого черепа и нижней челюсти бурого медведя *Ursus arctos* (Барышников, 2007). Сокращения: L1 – общая длина, L2 – кондилобазальная длина, L3 – основная длина, L4 – длина мозгового отдела, L5 – длина лицевого отдела, L6 – лицевая длина, L7 – длина костного нёба, L8 – длина верхнего зубного ряда C1 – M2, L9 – длина верхнего ряда щечных зубов P4 – M2, W10 – скуловая ширина, W11 – ширина мозговой коробки, W12 – наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения), W13 – межглазничная ширина, W14 – ширина в затылочных мышцех, W15 – mastoidная ширина, W16 – ширина костного нёба у задненёбной вырезки, W17 – наибольшая ширина костного нёба, W18 – ширина в клыках, W19 – наибольший диаметр глазницы, H20 – высота затылка, L21 – длина нижнечелюстной кости, L22 – длина нижнечелюстной кости до углового отростка, L23 – длина нижнего зубного ряда c1–m3, L24 – длина нижнего ряда щечных зубов p4–m3, H25 – высота нижнечелюстной кости в венечном отростке, H26 – высота нижнечелюстной кости позади m1, H27 – высота нижнечелюстной кости в области диастемы

## 2.2. Методика определения возраста бурого медведя

Существует множество методов, с помощью которых можно определять возраст животного. Мы использовали методики, связанные исключительно с черепными характеристиками. В качестве основных крациологических характеристик послужили степень облитерации швов, развитость гребней (стреловидный (или сагиттальный) и затылочный), изменение общей скульптуры поверхности черепа, характер смены и износа зубов (рис. 2.3) (Завацкий, 1981, 1981a, 1986, 1987; Юдин, 1991; Клевезаль, 2007). Состояние нескольких швов позволяет выделять молодых животных в возрасте, когда их размеры становятся близкими к таковым у взрослых особей, а также отделять группу более молодых взрослых животных от более старших (Lønø, 1970). Но существующие методики описания возраста не позволяли точно определять возраст или хотя бы достаточно узкий временной промежуток. Более того, описания зачастую были разрозненными и редко охватывали все возможные пути определения. Поэтому из предложенных в литературе вариантов, а также на основании собственных наблюдений, нами была собрана собственная методика, включающая множество различных параметров для определения возраста, изложенная ниже (гл. 3.1).

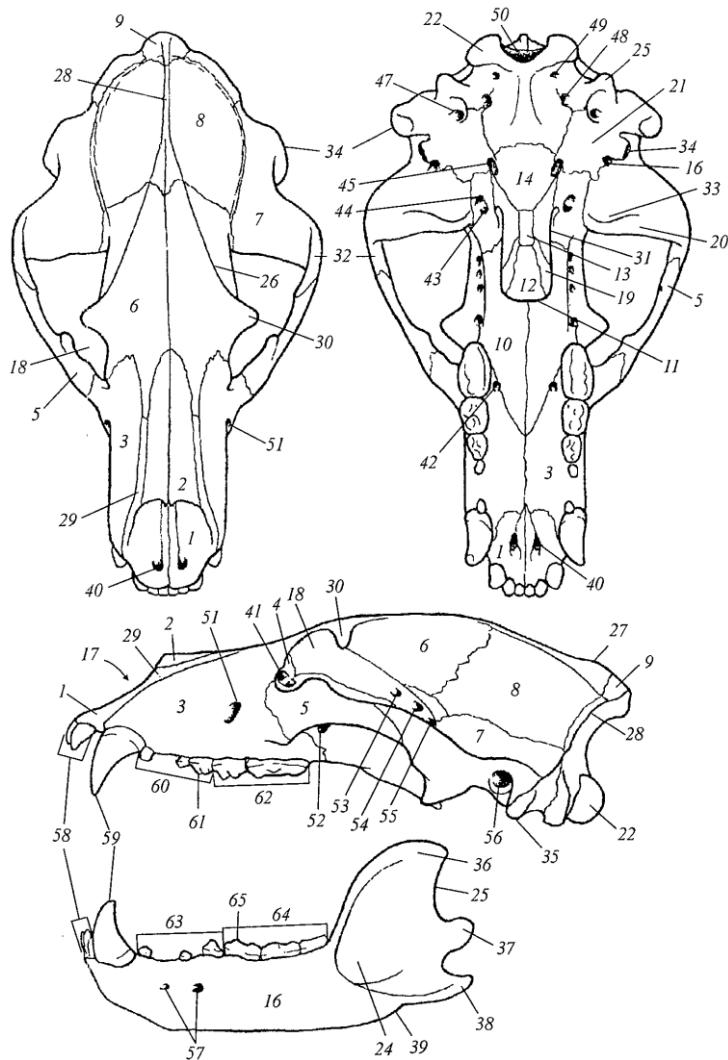


Рис. 2.3. Строение черепа бурого медведя (*Ursus arctos*): вид сверху, снизу и сбоку (Барышников, 2007). Обозначения: *Кости и их отделы*: 1 – межчелюстная (резцовая), 2 – носовая, 3 – верхнечелюстная, 4 – слезная, 5 – скуловая, 6 – лобная, 7 – височная, 8 – теменная, 9 – межтеменная, 10 – нёбная, 11 – передний край задненёбной вырезки, 12 – сошник, 13 – предклиновидная, 14 – клиновидная, 15 – затылочная, 16 – нижнечелюстная, или зубная, 17 – носовая апертура, 18 – глазница, 19 – межкрыловидная ямка, 20 – нижнечелюстная ямка, 21 – слуховой пузырь, 22 – затылочный мышцелок, 23 – тело нижнечелюстной кости, 24 – массетерная ямка, 25 – нижнечелюстная вырезка. *Гребни*: 26 – полукруглая линия, 27 – сагиттальный, 28 – затылочный. *Отростки*: 29 – носовой межчелюстной кости, 30 – заглазничный, 31 – крючочек крыловидного отростка, 32 – скуловой, 33 – засочленовный, 34 – mastoidный, 35 – парокципитальный, 36 – венечный, 37 – сочленовный, 38 – угловой, 39 – предугловой. *Отверстия*: 40 – резцовое, 41 – слезное, 42 – заднее нёбное, 43 – заднее алисфеноидного канала, или заднее крыловое, 44 – овальное, 45 – среднее рваное + переднее сонное, 46 – засуставное, 47 – шиловиднонососцевидное, 48 – заднее рваное + заднее сонное, 49 – подъязычное, 50 – большое затылочное, 51 – подглазничное, 52 – клинонёбное + нёбный канал, 53 – зрительное, 54 – глазничная щель, 55 – переднее алисфеноидного канала, или переднее крыловое + круглое, 56 – наружное слухового прохода, 57 – подбородочные. *Зубы*: 58 – резцы, 59 – клыки, 60 – верхние предкоренные, или премоляры, 61 – верхний хищнический зуб (P4), 62 – верхние коренные, или моляры, 63 – нижние предкоренные, или премоляры, 64 – нижние коренные, или моляры, 65 – нижний хищнический зуб (m1).

### **2.3. Методы обработки и анализа краинометрических данных**

В данной работе в качестве нулевой гипотезы принимали, что изменчивость случайна. Для оценки попарного расстояния между экземплярами использована дистанция Евклида и коэффициент корреляции Кендалла. Для статистического уравновешивания все параметры стандартизированы.

В первой стадии анализа классифицированы неповрежденные черепа медведей ( $n = 29$  для самцов и  $n = 16$  для самок). Уменьшение размерности выполнено с помощью многомерного шкалирования (MDS), который использован как непараметрический эквивалент факторного анализа, поскольку не требуется нормальности распределения (Kruskal, Wish, 1978; Крускал 1986; Дависон 1988; James, McCulloch, 1990). На основе матриц дистанций Евклида и коэффициентов корреляций Кендалла методом MDS определено минимальное число гипотетических взаимонезависимых переменных – осей MDS. Минимальная размерность (число осей MDS) оценена по результатам анализа меры соответствия (стресса) (Cattell, 1966) и по результатам анализа корреляции осей MDS с параметрами черепа, для чего рассчитан коэффициент корреляции Спирмена.

Классификация экземпляров выполнена с помощью метода невзвешенного попарного среднего (UPGMA) с использованием осей MDS в качестве переменных и стандартной дистанции Евклида (Уиллиамс, Ланс, 1986). Достоверность различий между группами оценена с применением теста Краскела-Уоллиса (Н). Достоверными различия признаны при  $p < 0,01$ .

Для определения принадлежности поврежденных экземпляров к полученным с помощью UPGMA группам (кластерам) использован дискриминантный анализ. Наиболее значимые для разделения особей по кластерам параметры были отобраны методом пошагового дискриминантного анализа.

Сопоставление результатов независимой классификации экземпляров с их распределением по подвидам и географическим выборкам выполнено методом перекрестных таблиц. Для этого из исследованных экземпляров были

сформированы соответствующие выборки. Сформировано 9 географических выборок: Западная Сибирь (Алтай + Томская область), Республика Саха (Якутия), Магаданская область, левобережье р. Амур (Амурская область и Хабаровский край), Приморский край, о. Сахалин, п-ов Камчатка, Северные Курилы и Чукотский автономный округ. Выборки отнесены к подвидам *U. a. arctos*, *U. a. jeniseensis*, *U. a. lasiotus* и *U. a. piscator* согласно представлениям Барышникова (2007). Кроме того, параметры кластеризованных экземпляров сравнены с данными, приводимыми в литературе по подвидам бурого медведя (Юдин, 1991; Аристов, Барышников, 2001; Барышников, 2007; Барышников, Пузаченко, 2009).

Все математические расчеты по измерениям выполнены с помощью пакета Statistica 6.0 для Windows (StatSoft, Inc., 1995).

## 2.4. Материал для молекулярно-генетического анализа

Молекулярно-генетические исследования выполнены на основе оригинального материала: 59 образцов тканей бурого медведя *U. arctos*, собранных на территории пяти регионов Дальнего Востока России: Приморского и Хабаровского краёв, Сахалинской, Амурской, Магаданской областей, и на европейской части России (Костромская область) (рис. 2.4, табл. 2.2). Материал был любезно предоставлен А.П. Крюковым, И.В. Серёдкиным, В.П. Пономарчуком, Р. Ткаченко и О.Ю. Тютеньковым.

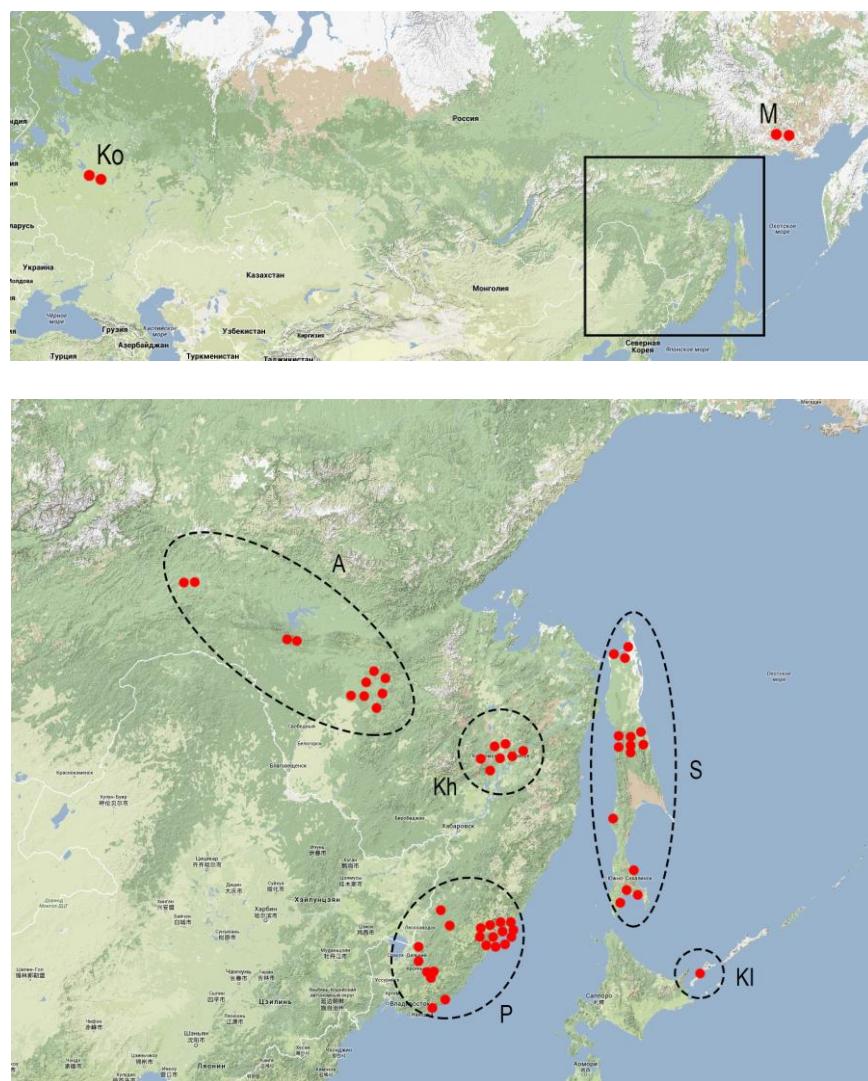


Рис. 2.4. Карта мест сбора материала бурого медведя *Ursus arctos* для молекулярно-генетических исследований. Ко – Костромская область (2 обр.), М – Магаданская область (2 обр.), А – Амурская область (11 обр.), Kh – Хабаровский край (7 обр.), S – Сахалинская область (16 обр.), Р – Приморский край (21 обр.)

Помимо собственных данных, в работе использованы все последовательности гомологичных участков генов митохондриальной ДНК бурого медведя с Дальнего Востока, Японии, Аляски, Западной Европы и европейской части России, хранящиеся в базе данных GenBank/NCBI под номерами U18870-U18897 (Talbot, Shields, 1996); AB013042-AB013045, AB013047-AB013050, AB013055, AB013056, AB013059- AB013066, AB013068, AB013070 (Matsuhashi et al., 1999); EU497665 (Bon et al., 2008); EU526765-EU526810, EU567090- EU567095, EU567097-EU567120 (Korsten et al., 2009); NC\_003427, AF303110 (Delisle, Strobeck, 2010); GU573486, GU573487, GU573489 (Lindqvist et al., 2010); HE657199-HE657216 (Hailer et al., 2012); JX196367-JX196369 (Miller et al., 2012); AP012559-AP012593 (Hirata et al., 2013); HQ685901-HQ685964 (Keis et al., 2013); KF545615-KF545643, KF563082-KF563087 (Саломашкина и др., 2014); HG426319-HG426330, HG426332-HG423097 (Bidon et al., 2014) – всего 165 последовательностей гена цитохрома *b* и 309 последовательностей гена контрольного региона. При построении филогенетических реконструкций в качестве внешней группы были использованы последовательности гомологичных участков митохондриальной ДНК гималайского медведя *Ursus thibetanus* G. Cuvier, 1823, хранящиеся в базе данных GenBank/NCBI под номером EU573171 (Hwang et al., 2008) для гена цитохрома *b* и AB101520 (Ishibashi et al., 2004) для контрольного региона.

Обработка материала проводилась комплексом методов, перечисленных ниже.

Таблица 2.2.

Материалы для генетического исследования бурого медведя *Ursus arctos* Дальнего Востока России

Номер	Место сбора материала	Сборщик	Пол	Координаты		Материал
				N	E	
Ко118	Костромская обл., Кологривский район, р. Лондушка	Серёдкин И.В.	♂	58,90009	43,9404	кровь в буфере
Ко119	Костромская обл., Кологривский район, окр. дер. Вяльцево	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
M112	Магаданская обл., Ольский район, р. Армань в нижнем течении (район трассы Магадан-Талон)	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
M113	Магаданская обл., Тенькинский район, р. Букэсчэн, приток р. Бохапча (район 120-125 км Тенькинской трассы, "Долина Смерти")	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
A1	Амурская обл., Селемджинский р-н	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть
A2	Амурская обл., Селемджинский р-н	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть
A3	Амурская обл., Селемджинский р-н	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть
A4	Амурская обл., Селемджинский р-н	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть
A6	Амурская обл., Мазановский р-н	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть
A7	Амурская обл., Мазановский р-н	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть
A10	Амурская обл., Тында	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть заморож.
A12	Амурская обл., Тында	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть заморож.
A13	Амурская обл., Зея	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть заморож.
A14	Амурская обл., Зея	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть заморож.
A22	Амурская обл., Норск	Ткаченко Р.	—	—	—	шерсть заморож.
Kh14	Хабаровский кр., Дурмин, среднее течение	Серёдкин И.В.	♀	135,979	47,9712	мышца в спирте
Kh16	Хабаровский кр., Дурмин, среднее течение	Серёдкин И.В.	♀	135,887	48,0841	мышца в спирте
Kh43	Хабаровский кр., 40 км от Комсомольска-на-Амуре	Серёдкин И.В.	♂	137,328	50,3649	мышца в спирте
Kh73	Хабаровский кр., окр. Комсомольска-на-Амуре, р. Галичная	Серёдкин И.В.	♂	137,227	50,7809	мышца в спирте
Kh99	Хабаровский кр., р. Гур (среднее течение)	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
Kh101	Хабаровский кр., р. Гур, 10 км от пос. Снежный	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте

## Продолжение таблицы 2.2.

Kh100	Хабаровский кр., р. Гур, верховья р. Хосо	Серёдкин И.В.	♀	—	—	мышца в спирте
KI1	Сахалинская обл., Курильские о-ва, о. Шикотан	Серёдкин И.В.	—	—	—	шерсть заморож.
S85	Сахалинская обл., Охинский район, руч. Бирюкан	Серёдкин И.В.	♀	143,0365	53,4932	мышца в спирте
S86	Сахалинская обл., Охинский район, руч. Бирюкан	Серёдкин И.В.	♂	143,0253	53,4921	мышца в спирте
S88	Сахалинская обл., Охинский район, устье Кадыланы	Серёдкин И.В.	♂	143,11	53,0275	мышца в спирте
S69	Сахалинская обл., Смирныховский район, р. Пиленга, р. Южная	Серёдкин И.В.	♀	143,6379	49,9941	мышца в спирте
S80	Сахалинская обл., Смирныховский район, устье р. Венгери	Серёдкин И.В.	♀	—	—	кровь в буфере
S82	Сахалинская обл., Смирныховский район, устье р. Венгери	Серёдкин И.В.	♀	—	—	кровь в буфере
S103	Сахалинская обл., Смирныховский район, р. Венгери (устье)	Серёдкин И.В.	♀	—	—	мышца в спирте
S104	Сахалинская обл., Смирныховский район, с. Ельники	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
S59	Сахалинская обл., Углегорский район	Серёдкин И.В.	♂	142,1841	49,1543	шкура сухая
S70	Сахалинская обл., Александровск-Сахалинский район, 1-я речка	Серёдкин И.В.	♂	142,2658	50,2282	мышца в спирте
S109	Сахалинская обл., Александровск-Сахалинский район, 1-я речка	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
S64	Сахалинская обл., Долинский район	Серёдкин И.В.	♂	142,5403	47,5292	шкура сухая
S60	Сахалинская обл., Корсаковский район	Серёдкин И.В.	♀	143,4166	46,4676	шкура сухая
S63	Сахалинская обл., Корсаковский район	Серёдкин И.В.	♂	143,0513	46,6533	шкура сухая
S110	Сахалинская обл., Анивский район, р. Ольхатовка	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
P56	Приморский кр., Красноармейский район, бассейн Большой Уссурки, р. Измайлиха	Серёдкин И.В.	♀	134,7517	46,1313	мышца в спирте
P111	Приморский кр., Пожарский район, р. Светловодная	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
P28	Приморский кр., Тернейский район, р. Кема, перевал Лунный	Серёдкин И.В.	♂	136,677	46,0321	мышца в спирте
P40	Приморский кр., Тернейский район, 40-45 км северней М. Кемы	Серёдкин И.В.	♂	137,185	45,4562	мышца в спирте
P97	Приморский кр., Тернейский район, р. Кема (среднее течение)	Серёдкин И.В.	—	—	—	мышца в спирте
P4	Приморский кр., Тернейский район, кл. Петлевочный	Серёдкин И.В.	♂	136,586	45,4055	мышца в спирте
P115	Приморский кр., Тернейский район, кл. Петлевочный	Серёдкин И.В.	♀	—	—	мышца в спирте
P1260	Приморский кр., Тернейский район, р. Максимовка	Крюков А.П.	♂	137,6478	46,1887	мышца в спирте
P1	Приморский кр., Тернейский район, р. Максимовка (среднее течение)	Серёдкин И.В.	♂	137,49	46,12	мышца в спирте

## Продолжение таблицы 2.2.

P31	Приморский кр., Тернейский район, р. Максимовка. Абдуния (Севастьяновка)	Серёдкин И.В.	♂	137,629	46,0773	мышца в спирте
P108	Приморский кр., Тернейский район, р. Абдуния (бассейн Максимовки)	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
P32	Приморский кр., Тернейский район, р. Амгу, кл. Комсомольский (нижнее течение)	Серёдкин И.В.	♂	137,665	45,8252	мышца в спирте
P6	Приморский кр., Тернейский район, р. Таежная	Серёдкин И.В.	♂	136,632	45,4985	мышца в спирте
P38	Приморский кр., Тернейский район, р. Таежная. Перевал Березовый	Серёдкин И.В.	♂	136,667	45,434	мышца в спирте
P114	Приморский кр., Кировский район, с. Увальное	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
P46	Приморский кр., Яковлевский район, р. Покровка.	Серёдкин И.В.	♂	133,648	44,3773	мышца в спирте
P1219	Приморский кр., Чугуевский район	Крюков А.П.	—	134,5317	44,3258	мышца в спирте
P1259	Приморский кр., Чугуевский район, с. Кокшаровка	Крюков А.П.	♂	134,1609	44,5589	мышца в спирте
P1704	Приморский кр., Чугуевский район, р. Полыниха	Крюков А.П.	♀	133,8118	44,4405	мышца в спирте
P96	Приморский кр., Ольгинский район, падь Крестовая	Серёдкин И.В.	♂	—	—	мышца в спирте
P1327	Приморский кр., Лазовский район	Крюков А.П.	♂	133,6595	43,4454	мышца в спирте

## 2.5. Молекулярно-генетические методики

### *Выделение ДНК*

*Выделение из свежих тканей (печень, мышицы).* Выделение и очистка суммарной клеточной ДНК осуществлялось стандартным фенольно-дeterгентным методом (Маниатис и др., 1984). Материал гомогенизировали в пробирке, добавляли 500 мкл буфера для выделения (табл. 2.3). Удаление белков проводилось гидролизом их протеиназой К до конечной концентрации 50–100 мкг/мл. Смесь инкубировали при температуре от 37 до 56° С несколько часов (2–12) до полного растворения тканей. По окончании гидролиза к смеси добавляли равный объем депротеинизирующей смеси фенола-хлороформа (1:1). Смесь тщательно перемешивали и центрифугировали 25 минут при 13400 об/мин. К надосадочной жидкости добавляли равный объем хлороформа. Смесь размешивали и центрифугировали 25 минут при 13400 об/мин. Водную фракцию отбирали при помощи дозатора в новую пробирку и проводили осаждение ДНК.

### *Выделение ДНК из тканей, фиксированных в этиловом спирте.*

Фиксированный материал промывался три раза в 70%-ном растворе этилового спирта, затем дважды в буфере для выделения (см. табл. 2.3). Отмытый материал гомогенизировали, после чего добавляли 500 мкл буфера для выделения и протеиназу К до конечной концентрации 50–100 мкг/мл. Смесь инкубировали при температуре от 37 до 56° С 2–18 часов. По окончании лизиса тканей к смеси добавляли равный объем депротеинизирующей смеси фенола-хлороформа (1:1). Все дальнейшие стадии процесса те же, что при выделении ДНК из свежих тканей.

*Выделение из тканей без фенола (солевой метод).* Ткань промывали от раствора для фиксации и гомогенизировали в пробирке. Добавляли 500 мкл буфера для выделения (см. табл. 2.3) и протеиназу К до конечной концентрации 50–100 мкг/мл. Образцы инкубировали при 37–56° С от 1 до 12 часов до полного растворения тканей, после чего добавляли 300 мкл 6М NaCl, встряхивали и центрифугировали в течении 25 мин при 13400 об/мин. Надосадочную жидкость переносили в новую пробирку и проводили осаждение ДНК (Aljanabi et al., 1997).

***Осаждение ДНК (после фенол-хлороформного и солевого методов выделения).*** К полученной после выделения фракции добавляли 0,1 объема 3М ацетата натрия ( $\text{CH}_3\text{COONa}$ ) и 2 объема 96% этилового спирта. Данную смесь выдерживали при  $-20^\circ\text{C}$  от 1 часа до суток. После смесь центрифугировали 20 минут при 13400 об/мин. Осажденную ДНК повторно промывали в 70% растворе этанола в центрифуге в течение 20 минут при 13400 об/мин. После промывки спирт сливали и высушивали ДНК. Сухую ДНК растворяли в 50–200 мкл в деионизированной воде. Концентрацию и качество ДНК каждого образца оценивали в сравнении со стандартными образцами ДНК фага  $\lambda$  при электрофорезе в 1% агарозном геле.

***Выделение ДНК из тканей с использованием набора DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN).*** В пробирку вносили сухую, отмытую от фиксатора или свежую ткань, 20 мкл протеиназы K из набора и 180 мкл буфера ATL. Смесь инкубировали при  $56^\circ\text{C}$  до полного растворения ткани (около 2 часов). Затем раствор перемешивали на приборе Vortex в течение 15 сек. После этого добавляли 200 мкл буфера AL из набора, снова перемешивали, вносили 200 мкл 96% этилового спирта и повторно встряхивали на Vortex. Полученный раствор (включая осадок) переносили в колонку с фильтром из набора. Смесь центрифугировали в течение 1 минуты при 8000 об/мин. После каждого центрифугирования колонку перемещали в чистую пробирку. В колонку из набора вносили 500 мкл промывочного буфера AW1. Осаждали в центрифуге около в течение 1 минуты. Вносили 500 мкл промывочного буфера AW2. После центрифугировали 3 минуты при максимальных оборотах. Затем колонку с фильтром перемещали в чистую пробирку, добавляли 200 мкл растворяющего буфера AE и центрифугировали 1 минуту при 8000 об/мин.

***Выделение ДНК из крови с использованием набора DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN).*** В колонку с фильтром из набора вносили 50–100 мкл крови в антикоагулирующем растворе. К ней добавляли 20 мкл протеиназы K из набора и доводили буфером для выделения (см. табл. 2.3) до 220 мкл. Затем к этой смеси добавляли 200 мкл AL буфера (без этанола), встряхивали на шейкере и

инкубировали 10–15 минут при 56° С. После инкубации добавляли 200 мкл 96% этилового спирта, снова встряхивали на шейкере. Полученную смесь процеживали через фильтр колонки на центрифуге в течение 1 минуты при 8000 об/мин. Осажденную жидкость сливали из пробирки, добавляли в колонку 500 мкл промывочного буфера AW1, затем центрифугировали 1 минуту при 8000 об/мин. Снова сливали жидкость, добавляли 500 мкл промывочного буфера AW2 и центрифугировали 3 минуты при 14000 об/мин. Перемещали колонку в чистую пробирку, добавляли 200 мкл растворяющего буфера АЕ, инкубировали 1 мин при комнатной температуре, центрифугировали 1 минуту при 8000 об/мин.

Таблица 2.3.

## Приготовление основных растворов и буферов

Раствор	Метод приготовления	Примечание
Буфер для выделения	На 100 мл: 10 мл Tris-HCl 1М, 2 мл ЭДТА 0,5М, 10 мл 10% SDS. До 100 мл довести дистиллированной водой.	-
1М трис	Растворить 121,1 г триса в 800 мл воды, выровнять pH добавлением конц. HCl и добавить воды до объема 1л	-
0,5М ЭДТА, pH=8	Добавить 186,1 г двухзамещенной соли ЭДТА* 2H <sub>2</sub> O к 800 мл воды, довести до pH=8 добавлением NaOH и добавить воды до объема 1л	ЭДТА не растворяется до тех пор, пока pH не доведена до 8,0.
5M NaCl	Растворить 292,2 г NaCl в воде до получения 1 л раствора	-
3M ацетат натрия, pH=5,2	Растворить 408,1 г ацетата натрия*3 H <sub>2</sub> O в 800 мл воды. Довести pH до 5,2 добавлением ледяной уксусной кислоты и добавить воды до объема 1л	-
10%-ный SDS	Растворить 100 г электрофоретически чистого SDS в 900 мл воды. Нагреть до 68°С, чтобы ускорить растворение. Добавить воды до объема 1л.	-
Бромистый этидий, 10 мг/мл	Добавить 1 г бромистого этидия к 100 мл воды.	Хранить в темной склянке при 4°С.
ТЕ-буфер, pH=7,4.	1 мл 1М трис и 2 мл 0,5М ЭДТА растворить в воде до 100 мл.	-
Трис-ацетатный (ТАЕ)	Рабочий раствор: 0,04М трис-ацетата и 0,002М ЭДТА. Концентрированный основной раствор: в 1 литре воды растворить 242 г триса, 57 мл ледяной уксусной кислоты и 100 мл 0,5М ЭДТА при pH 8,0.	Хранят при комнатной температуре.
Трис-боратный (ТВЕ)	Рабочий раствор: 0,089М трис-бората и 0,089М ЭДТА. Концентрированный основной раствор: в 1 литре воды растворить 54 г триса, 27,5 мл борной кислоты и 20 мл 0,5 М ЭДТА при pH=8,0.	Хранят при комнатной температуре.

### ***Электрофорез ДНК в агарозном геле.***

Контроль качества и количества ДНК, а также продуктов амплификации проводили с помощью электрофореза в 1% агарозном геле в горизонтальной камере при напряжении 100 В. К 1 г агарозы добавляли 2 мл 50-кратного ТАЕ до конечной концентрации в 1% и доводили общий объем раствора до 100 мл дистиллированной водой. Затем нагревали в термостойкой колбе до полного растворения агарозы. Раствор остужали и добавляли бромистый этидий (для окрашивания ДНК в ультрафиолетовых лучах) до конечной концентрации 0,5 мкг/мл. Готовый раствор выливался в камеру для электрофореза, и рядом с краем вставляли гребенку, зубцы которой образуют в геле лунки для проб. После того как гель полностью затвердеет, гребенка удаляется, и гель помещается в электрофорезную кювету. Кювету требуется залить электрофоретическим буфером, так чтобы гель был закрыт слоем буфера. Пробы смешивали с красителем (0,025% бромфеноловый синий на 50% глицерине) и вносили в лунки под электрофоретический буфер. По окончании электрофореза гель фотографировали в проходящем ультрафиолетовом свете через оранжевый светофильтр.

### ***Стандартная PCR (ПЦР – полимеразная цепная реакция).***

#### ***Методика получения полной последовательности гена цитохрома b для бурого медведя.***

Фрагменты гена цитохром *b* были амплифицированы методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием двух пар праймеров: прямого UB1F (5'-CAT AAA TGG GAG AAG GCT TAG A-3') и обратного UB1R (5'-GGG ATT TTG TCT GAG TC-3') для первого фрагмента, и прямого UB2F (5'-TCC ACT TTA TTC TCC CGT TC-3') и обратного UB2R (5'-GTT GCT TCT TCC TTG AGT C-3') для второго фрагмента (Korsten et al., 2009).

Амплификацию проводили на приборе MyCycler<sup>TM</sup> Thermal Cycler ("Biorad", USA) в 25 мкл реакционной смеси, включавшей:

- 1 мкл тотальной ДНК в концентрации 65-80 нг/мкл,
- 2,5 мкл 10× буфера,

- 1-2 мкл 20 мМ смеси dNTPs,
- 0,5-1,5 мкл каждого праймера (праймер разведён в концентрации 10 пмоль/мкл),
- 0,25-1 мкл 1000 ед/мл Таq-полимеразы ("СибЭнзим", г. Новосибирск) и 19 мкл дейонзированной воды.

ПЦР-реакцию проводили по следующей схеме:

- начальная денатурация ДНК (94° C – 60 сек.);
- 35 циклов амплификации: денатурация 94° C - 15 сек., отжиг 55° C - 30 сек., элонгация 72° C - 60 сек.;
- достройка цепей (72° C – 300 сек.),
- остывание до 4° C.

После проверяли концентрацию и количество продукта на агарозном геле.

***Методика получения части последовательности контрольного региона митохондриальной ДНК для бурого медведя.***

Фрагменты контрольного региона мтДНК были амплифицированы методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием одной пары праймеров: прямого BED1 (5'- AGCAACAGCTCCACTACCAG-3') и обратного D4 (5'- AGGCATTTCAGTGCCTTGCTTG-3') (Matsuhashi et al., 1999).

Амплификацию проводили на приборе MyCycler™ Thermal Cycler ("Biorad", USA) в 25 мкл реакционной смеси, включавшей:

- тотальную ДНК концентрацией 65-80 нг/мкл,
- 2,5 мкл 10× буфера,
- 2 мкл 20 мМ смеси dNTPs,
- 1-2 мкл каждого праймера (праймер разведён в концентрации 10 пмоль/мкл),
- 0,5-1 мкл 1000 ед/мл Таq-полимеразы ("СибЭнзим", г. Новосибирск) и дейонзированную воду.

ПЦР-реакцию проводили по следующей схеме:

- начальная денатурация ДНК (94° C – 60 сек.);

- 35-40 циклов амплификации: денатурация 94° С - 30 сек., отжиг 63,5° С - 30 сек., элонгация 72° С - 120 сек.;
- достройка цепей (72° С – 300 сек.).
- остывание до 4° С.

После проверяли концентрацию и количество продукта на агарозном геле.

**Очистка продуктов ПЦР с помощью полиэтиленгликоля (ПЭГ).** Для очистки ПЦР продуктов подготавливали смесь, состоящую из 10 частей ПЭГ и 11 частей дистиллированной воды. В каждую пробирку с фрагментом амплификации вносили по 81,5 мкл данной смеси и инкубировали в темноте 1 час при комнатной температуре. После инкубации центрифугировали 20 минут при 13400 об/мин. Жидкость осторожно убирали наконечником. Затем добавляли по 100 мкл 70% этанола и центрифугировали 20 минут при 13400 об/мин. Спирт осторожно отбирали дозатором и высушивают до полного испарения спирта. После полного высыхания спирта продукты растворяли в 10 мкл деионизированной воды.

**Присоединение флуоресцентной метки.** Очищенные продукты амплификации подвергали циклическому секвенированию по следующей схеме. В каждую пробирку вносили по 4 мкл 5x буфера, 5 мкл фрагмента цепи ДНК, 3 мкл праймера (праймер разведён в концентрации 1 пмоль/мкл), 0,8–1,2 мкл Big Dye Terminator версия 3.1 ("Applied Biosystems", США) и доводили до 20 мкл деионизированной водой.

Присоединение проводилось в термоцикlerе MyCycler™ Thermal Cycler ("Biorad", USA) при следующих температурных условиях:

- начальная денатурация ДНК – 60 сек. при 96° С;
- 25 циклов: денатурация – 30 сек. при 96° С, отжиг – 10 сек. при 55° С, элонгация – 180 сек. 60° С;
- остывание до 4° С.

**Очистка спиртом.** К 20 мкл реакционной смеси с флуоресцентной меткой добавляли 12 мкл деионизированной воды и 48 мкл 96% этанола (все комнатной температуры). Инкубировали при комнатной температуре 20 минут. Затем центрифугировали при максимальных оборотах 20 минут. Спирт осторожно

убирали дозатором. После добавляли 100 мкл 70% этанола и центрифугировали при максимальных оборотах 15 минут. Спирт убирали наконечником и высушивали.

**Секвенирование.** В пробирку добавляли 10 мкл формамида ("Applied Biosystems", UK) и проводили денатурацию в термоциклере MyCycler™ Thermal Cycler ("Biorad", USA) при следующих условиях: 2 минуты при 95° С, охлаждение до 4° С. Образцы раскалывали в планшет для секвенирования. Последовательности нуклеотидов определяли на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 3130 ("Applied Biosystems", США) Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток).

## 2.6. Анализ молекулярно-генетических данных

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили вручную с использованием программы BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999).

Филогенетические реконструкции были выполнены с использованием следующих методических подходов: "ближайшего соседа" (NJ), "максимального правдоподобия" (ML) и "максимальной парсимонии" (MP).

Расчеты и построение реконструкций выполнены с помощью программы MEGA 5.05 (Kumar et al., 2004; Tamura et al., 2011) на основе двухпараметрической модели Кимуры (K2P) с учетом и транзиций, и трансверсий и независимо от положения нуклеотида. Для построения дерева методом ML в программе MEGA 5.05 был проведен ModelTest и выбрана наиболее оптимальная модель HKY+G (модель Hasegawa-Kishino-Yano+G). Устойчивость порядка кластеризации в обоих случаях оценивалась с помощью бутстрэп-анализа (1000 повторностей). Сеть гаплотипов по методу MP была построена при помощи программы Network 4.6.0.0 (Bandelt et al., 1999). Гаплотипическое (h) и нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ), а также их стандартное отклонение (SD) рассчитывали в программах DnaSp 5.10.01 (Rozas et al., 2003; Librado, Rozas, 2009) и ProSeq 2.9.1 (Filatov, 2002). Изменения демографической структуры внутри популяций и отдельных групп оценивались анализом частотного распределения

попарных различий между отдельными гаплотипами: мультимодальное распределение показывало бы, что предковые популяции были относительно стабильны, а унимодальный распределение свидетельствовало бы о резком увеличении численности популяции и быстром расселении (Slatkin, Hudson, 1991). Демографические гипотезы проверяли, используя тесты на нейтральность (Tajima's D и Fu's Fs) (Tajima, 1989; Fu, 1997).

## Глава 3. Результаты

### 3.1. Определение возраста бурого медведя по черепу

В данном разделе представлены результаты работы по определению возраста бурого медведя исключительно по черепу без деструктивного воздействия на него. Данная методика, полученная на основании литературных данных и собственных наблюдений, позволяет работать с очень хрупкими музейными образцами, не боясь повредить их.

Молодых медведей в возрасте до четырех лет мы сразу исключили из работы, так как данная возрастная категория используется очень редко в морфологическом анализе. Отметим только, что за период первых трех–четырех лет жизни у медвежат появляются все моляры на обеих челюстях, полукруглые линии сходятся в 3–4 см от затылочной кости, начинает расти сагиттальный (стреловидный) гребень, почти срастается чешуйчатый шов, начинает срастаться венечный шов. Длина стреловидного гребня у самцов бурого медведя обычно увеличивается с возрастом, что для самок характерно в меньшей степени (Клевезаль, 2007).

С четырехлетнего возраста начинают срастаться ламбовидный, межлобный, носо-верхнечелюстной, небно-верхнечелюстной и небный швы, а также шов между верхнечелюстной и скуловой костями. Межлобный шов полностью или частично зарастает у половины пятилетних самцов и у 100 % в возрасте 14 лет. У самок на пятом году жизни этот шов срастается у 80 % особей и к седьмому году зарастает у всех. Носовой шов начинает зарастать (и срастается) у самцов в возрасте шести и более лет. Примерно в то же время, в возрасте 6–11 лет венечный и лобный швы находятся в стадии срастания (или уже срастаются). В возрасте около 6–8 лет стреловидный гребень самцов начинает заходить за венечный шов, но иногда может оставаться коротким в более позднем возрасте (Sládek, 1992). Начало зарастания носового шва у самок отмечено в возрасте около 5 лет, полное зарастание – у 14-летней самки (Клевезаль, 2007). Примерно в 7–10 лет зарастает лобно-верхнечелюстной шов, но может оставаться в стадии

срастания и в 12–14 лет. К этому возрасту годам полностью срастается небно-верхнечелюстной и межчелюстной швы, небный шов полностью срастается в середине. В среднем, возраст самцов с закрытыми носовым и носо-лобным швами можно считать не менее 12 лет, а самок – не менее 10 лет (Pearson, 1975). В возрасте 15–18 лет все швы черепа срастаются полностью. Несросшимися остаются только швы между скуловыми костями и костями нижней челюсти. Они зарастают только после 18 лет (Завацкий, 1978; Sládek, 1992).

По зубной системе бурого медведя также можно дать некоторые оценки возраста. Так, задняя кромка верхних резцов стачивается примерно в 4–6 лет. На четвертое лето у отдельных особей видны первые следы стачивания клыков. Апикальное отверстие корня клыка закрывается на 5–6-е лето (Rausch, 1969). Позже, в возрасте более 6 лет, крайние резцы верхней челюсти становятся на 5–6 мм выше средних. В 8–9 лет для самцов и 6–7 лет для самок начинает стачиваться M3 (Sládek, 1992). В этом возрасте бугорчатость ряда коренных еще хорошо заметна, все вершинки хищнических зубов острые. Ближе к 12–14 годам внутренняя вершина хищнического зуба стирается. Посередине ряда коренных зубов появляется желоб. Крайние резцы стираются почти до уровня средних. К 15–18 годам у бурых медведей стачиваются внешние вершинки верхних хищнических зубов, на внутренней стороне этих зубов образуются ямки. Желоб ряда верхних коренных зубов углубляется. Крайние резцы обеих челюстей стачиваются до уровня средних. Для медведей возрастом более 18 лет характерны в большинстве своем кариесные коренные зубы, верхние коренные почти все с дуплами. Верхний ряд коренных зубов стачивается с внутренней стороны и в середине, его внешний край становится острым и на 8–10 мм выше внутреннего. Некоторые зубы могут отсутствовать, клыки часто сломаны.

Так как индивидуальная изменчивость очень велика, мы не можем точно указать возраст бурого медведя, основываясь лишь на черепных и зубных характеристиках, хотя и используем достаточно большое их количество. Поэтому мы предлагаем использовать составленную нами схему, в которой выделено несколько возрастных групп медведей. В каждой группе установлены свои

отличительные признаки. Всего мы выделили 5 групп: 4–6 лет, 6–11 лет, 12–14 лет, 15–18 лет и старше 18 лет. Самой широкой получилась группа 6–11 лет, так как в этом возрасте идет множество изменений, и разбить ее на более мелкие подгруппы пока не удается. В ходе работы путем комбинации всех имеющихся данных разных авторов нами была создана схема (табл. 3.1), которая должна упростить методику определения возраста бурого медведя как для самцов, так и для самок.

Таблица 3.1.

Соответствие параметров осевого черепа и нижней челюсти возрастным группам бурого медведя

Параметры	Возрастные группы					
	до 3-х лет	4–6 лет	6–11 лет	12–14 лет	15–18 лет	18 и более лет
Кондилобазальная длина, мм	150–285	283–304	295–323	323–347	333–371	
Вес черепной коробки, г	80–610	560–870	700–1100	1100–1340	1130–1500	
Длина сагиттального гребня, см	–	от 3	9–11			
Высота сагиттального гребня, см	–	0,5	1,5–2	2,5–2,7		
Чешуйчатый шов	Почти срастается	+/-	Сросся	Сросся	Сросся	Сросся
Венечный шов	Начинает срастаться	+/-	Сросся	Сросся	Сросся	Сросся
Шов между верхнечелюстной и скуловыми костями	–	Начинает срастаться	+/-	Сросся	Сросся	Сросся
Носовой шов	–	–	Сросся	Сросся	Сросся	Сросся
Лобный шов	–	–	В стадии срастания (или уже сросся)	Сросся	Сросся	Сросся
Небно–верхнечелюстной шов	–	–	–	Сросся	Сросся	Сросся
Небный шов	–	–	–	Сросся в середине	Сросся	Сросся
Межчелюстной шов	–	–	–	Срастается	Сросся	Сросся
Шов между верхнечелюстной и лобной костями	–	–	–	В стадии срастания	Сросся	Сросся
В стадии срастания остались только кости нижней челюсти и скуловые дуги	–	–	–	–	+	+

## Продолжение таблицы 3.1.

Скуловые дуги срослись	—	—	—	—	—	+
Кости нижней челюсти срослись	—	—	—	—	—	+
Апикальное отверстие корня клыка закрыто	—	+ (5–6 лет)	+	+	+	+
Задняя кромка верхних резцов		Сточилась				
Средние резцы			Сточились ровно			
Крайние резцы			Сточились только с внутренней стороны	Стерлись почти до уровня средних		
Крайние резцы верхней челюсти			На 5–6 мм выше средних			
Крайние резцы обеих челюстей					Сточились до уровня средних	
М3 начинает стачиваться	—	—	+ (в 8–9 лет у самцов и 6–7 лет у самок)			
Бугорчатость ряда коренных еще хорошо заметна	+	+	+	—	—	—
Все вершинки хищнических зубов острые	+	+	+	—	—	—
Внутренние края коренных зубов сточились сильнее внешних на 2–5 мм	—	—	+			

Продолжение таблицы 3.1.

Внутренняя вершина хищнического зуба стерлась	–	–	–	+		
Посередине ряда коренных зубов появился желоб	–	–	–	+		
Сточились внешние вершинки верхних хищнических зубов, на месте внутренней образовалась ямка	–	–	–	–	+	

Примечание: «+» – признак присутствует, «–» – признак отсутствует, «+/-» – признак может присутствовать, но не у всех особей (ввиду широкой индивидуальной изменчивости)

Таблица 3.1 показывает, что по черепу можно отличить неполовозрелых особей от взрослых медведей, а также демонстрирует особенности развития бурого медведя в постнатальный период. Предложенная методика также способствует не деструктивному определению возраста. Однако, по мнению Пирсона (Pearson, 1975), использование степени облитерации швов как критерия для определения возраста ограничено достаточно большой индивидуальной изменчивостью. По этой причине этот метод уступает в точности, например, методу определения по слиянию эпифизов с диафизами костей (Thomsen, Mortensen, 1946; Тарасов, 1965, 1966; Dagg et al., 1975; Harris, 1978) или по спилам и срезам зубов (Клевезаль, 1988; Klevezal, 1996).

Данная методика будет совершенствоваться. Для этого необходимо большое количество материала, который может быть собран благодаря сотрудничеству многих зоологов и работников охотничьего хозяйства и зоопарков.

### **3.2. Результаты морфологического анализа черепов медведей**

Из 282 метрически обработанных черепов бурого медведя (108 самцов, 49 самок и 125 с неопределенным полом и/или регионом) в первую очередь в анализ было включено 45 неповрежденных экземпляров (29 самца и 16 самок). В ходе последующего анализа было классифицировано еще 65 поврежденных образцов (53 самца и 12 самок). Поэтому в конечный анализ вошли 110 образцов бурого медведя (82 самца и 28 самок), а 22 образца не имели нужных для анализа данных (табл. 3.2).

Таблица. 3.2.

Объем исследованных выборок неповрежденных черепов бурого медведя для крациометрических исследований

Регион	Промерено черепов				
	Самцы		Самки		Неопределенные
	Всего	Целые и кластеризованные	Всего	Целые и кластеризованные	
Западная Сибирь (Алтай + Томская обл.)	24	19	11	3	39
Республика Саха (Якутия)	3	2	0	0	3
Магаданская обл.	4	3	0	0	3
Левобережье р. Амур (Амурская обл. и Хабаровский кр.)	13	12	4	3	6
Приморский кр.	44	35	22	13	27
о. Сахалин	10	5	5	2	14
п-ов Камчатка	5	4	3	3	7
Шантарские о-ва	2	0	3	3	4
Северные Курилы	1	1	1	1	0
Чукотский АО	2	1	0	0	0
<b>Всего</b>	<b>108</b>	<b>82</b>	<b>49</b>	<b>28</b>	<b>103</b>

Для работы с морфологическим материалом и дальнейшим крациометрическим анализом мы заимствовали хорошо зарекомендовавшую себя схему измерений (Baryshnikov et al., 2004; Барышников, 2009). Ниже приведена расшифровка всех параметров, которые далее будут обозначаться исключительно буквами и цифрами: L1 – общая длина, L2 – кондилобазальная длина, L3 – основная длина, L4 – длина мозгового отдела, L5 – длина лицевого отдела, L6 - лицевая длина, L7 - длина костного нёба, L8 - длина верхнего зубного ряда C1 – M2, L9 – длина верхнего ряда щечных зубов P4 – M2, W10 – склеровая ширина, W11 – ширина мозговой коробки, W12 – наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения), W13 – межглазничная ширина, W14 – ширина в затылочных

мышцелках, W15 – mastoidная ширина, W16 – ширина костного нёба у задненёбной вырезки, W17 – наибольшая ширина костного нёба, W18 – ширина в клыках, W19 – наибольший диаметр глазницы, H20 - высота затылка, L21 – длина нижнечелюстной кости, L22 - длина нижнечелюстной кости до углового отростка, L23 – длина нижнего зубного ряда  $c1-m3$ , L24 – длина нижнего ряда щечных зубов  $p4-m3$ , H25 – высота нижнечелюстной кости в венечном отростке, H26 – высота нижнечелюстной кости позади  $m1$ , H27 – высота нижнечелюстной кости в области диастемы (по Барышников, 2009). Схема и ее описание приводится в главе Материалы и методы (2.3).

Для морфометрического анализа мы использовали только черепа медведей старше 6 лет. Возраст определялся по собственной методике (табл. 3.1). Хотя взрослыми у бурого медведя считаются особи старше 4 лет, это связано с тем, что в период до пяти лет у бурых медведей все еще происходит формирование отличительных половых признаков (Юдин, 1991). А недостаточно выраженные половые признаки у молодых зверей не позволяют использовать их черепа для исследований различных особенностей в морфологии вида. При работе с общей выборкой черепов бурого медведя в возрасте от четырёх до восемнадцати и более лет, на дендрограммах появлялся некий отдельный кластер. В данный кластер входили черепа бурого медведя именно в возрасте от 4 до 6 лет. Поэтому для исключения вероятности ошибки, были взяты черепа более взрослых особей. Для самок и самцов черепа анализировали отдельно в связи с хорошо выраженным половым диморфизмом (Юдин, 1991; Барышников, 2007; Тюляндин, 2009). Размеры черепов самцов и самок представлены в таблице 3.3.

Таблица 3.3.

Размеры черепов (см) самцов и самок в общей выборке с указанием достоверности их различий (половой диморфизм)

Параметры	Самцы					Самки					H	p
	N	Min	Max	M	±SE	N	Min	Max	M	±SE		
L1	87	31,2	42,6	37,85	0,31	46	27,3	39,8	32,8	0,42	52,82	0
L2	80	29,4	41,2	34,87	0,3	37	26,1	37	30,59	0,42	40,93	0
L3	82	27,9	38,8	32,83	0,28	39	24,5	35,1	28,72	0,38	44,1	0
L4	96	16,9	33,44	21,61	0,23	47	14,2	22,32	18,1	0,27	56,63	0
L5	105	16,58	23,05	19,26	0,15	49	13,8	20,45	17,27	0,21	39,25	0
L6	105	12,23	19,1	14,89	0,13	48	10,8	16,66	13,27	0,2	31,27	0
L7	107	14,83	21,4	17,99	0,14	46	13,68	19,83	16,03	0,19	44,76	0
L8	103	8,6	15,4	13,29	0,1	47	10,6	14	12,21	0,13	33,62	0
L9	108	6,46	9,1	7,73	0,05	50	6,2	8,62	7,35	0,08	14,46	0,0001
W10	92	17,5	26,7	22,9	0,19	41	14,7	23,55	19,17	0,29	53,62	0
W11	93	9,7	12,8	11,07	0,07	43	9	12	10,35	0,09	28,71	0
W12	99	6,72	10,15	7,78	0,06	45	6,1	8,4	7,27	0,08	22,46	0
W13	105	6,38	10,88	8,55	0,09	49	5,9	9,4	7,26	0,12	52,07	0
W14	82	5,94	8,89	7,4	0,07	36	5,5	7,8	6,67	0,09	25,97	0
W15	84	13,1	20,9	17,69	0,19	43	10,5	18,1	14,28	0,22	59,08	0
W16	105	4,06	6,21	5,02	0,05	46	3,5	5,42	4,53	0,06	27,59	0
W17	107	7,66	10,7	9,16	0,06	49	7,4	10	8,44	0,09	33,77	0
W18	93	6,72	9,97	8,32	0,07	45	5,9	8,72	7,13	0,09	56,13	0
W19	110	4,18	6,8	5,36	0,04	51	4	5,64	4,79	0,06	44,59	0
H20	81	8,9	13,96	11,48	0,11	37	8,2	11,76	9,65	0,16	46,53	0
L21	73	21,75	29,2	25,74	0,21	36	19,4	26,8	23,01	0,28	40,25	0
L22	84	21,3	29,61	25,46	0,19	40	19,1	27,14	22,63	0,28	42,86	0
L23	88	13,36	17,56	15,24	0,09	44	12,1	17	14,09	0,17	29,12	0
L24	90	6,7	9,86	8,66	0,06	44	6,8	9,95	8,28	0,11	11,85	0,0006
H25	90	9,03	13,76	11,3	0,11	42	7,5	12,1	9,69	0,17	39,87	0
H26	88	3,8	5,7	4,68	0,05	44	3,2	5,1	4,01	0,07	40,39	0
H27	91	3,3	5,7	4,39	0,04	44	3,2	4,77	3,88	0,06	32,73	0

Примечание: N – количество образцов, Min – наименьшее значение параметра, Max – наибольшее значение параметра, M – среднее значение, SE – стандартная ошибка, H – коэффициент Крускал-Уоллиса, p – уровень значимости коэффициента.

Для территории Дальнего Востока и Западной Сибири в последнее время приводится четыре подвида бурого медведя (Аристов, Барышников, 2001; Барышников, 2007): *U. a. arctos* Linnaeus, 1758 (=*kolyomensis* Ognev, 1924) – европейский бурый медведь, *U. a. jeniseensis* Ognev, 1924 (=*baicalensis* Ognev, 1924) – южносибирский бурый медведь, *U. a. piscator* Pucheran, 1855 (=*beringianus* Middendorff, 1851) – камчатский бурый медведь, *U. a. lasiotus* Gray, 1867 (=*yessoensis* Lydekker, 1897; *mandchuricus* Heude, 1898) – уссурийский бурый медведь. Для японского острова Хоккайдо и южных Курильских островов описывают отдельный подвид бурого медведя *U. a. ferox* Temminck, 1842 (Барышников, 2004). Но его мы рассматривать подробно не будем из-за отсутствия материала.

При подсчетах среднего значения промеров черепов бурого медведя четырех подвидов мы показали, что подвиды *U. a. arctos* и *U. a. jeniseensis* значительно мельче, чем *U. a. piscator* и *U. a. lasiotus*. Причем, различия внутри каждой пары подвидов не такие большие (табл. 3.4). Соответственно, на данном этапе мы можем сформировать две группы, в каждую из которых войдет по два подвида.

Далее мы провели отдельный анализ самцов и самок независимо от географической и подвидовой принадлежности. Классификация экземпляров была выполнена с помощью метода невзвешенного попарного среднего (UPGMA) с использованием осей MDS в качестве переменных и стандартной дистанции Евклида (Уиллиамс, Ланс, 1986).

Таблица 3.4.

Средние размеры черепов (см) у самцов разных подвидов бурого медведя Дальнего Востока

Параметры	U.a.arctos			U.a.jeniseensis			U.a.piscator			U.a.lasiotus		
	N	M	SE	N	M	SE	N	M	SE	N	M	SE
L1	14	36,04	0,62	12	36,62	0,56	5	38,96	1,30	56	38,47	0,39
L2	12	32,56	0,42	9	33,34	0,51	4	35,75	1,06	55	35,56	0,36
L3	12	30,76	0,40	9	31,48	0,47	5	33,94	0,83	56	33,39	0,35
L4	16	20,74	0,42	12	20,68	0,41	6	21,30	0,93	62	21,74	0,45
L5	18	18,34	0,26	14	18,44	0,34	5	20,18	0,96	68	19,60	0,17
L6	18	14,06	0,30	14	13,93	0,25	5	15,12	0,62	68	15,28	0,15
L7	19	17,14	0,25	14	17,54	0,23	6	17,70	0,53	68	18,34	0,18
L8	19	12,74	0,12	14	13,02	0,22	6	12,87	0,28	64	13,55	0,13
L9	19	7,45	0,08	14	7,49	0,14	6	7,25	0,12	69	7,89	0,06
W10	15	22,04	0,47	14	22,80	0,46	5	23,48	1,36	58	23,09	0,23
W11	15	10,62	0,14	11	10,52	0,11	6	11,29	0,24	61	11,25	0,08
W12	17	7,54	0,08	13	7,63	0,18	5	8,67	0,44	64	7,80	0,06
W13	19	8,22	0,19	14	8,45	0,19	4	9,31	0,48	68	8,61	0,11
W14	12	7,03	0,15	9	7,00	0,16	5	7,88	0,28	56	7,50	0,08
W15	12	17,04	0,54	9	16,95	0,45	5	18,58	1,00	58	17,86	0,22
W16	19	4,85	0,07	14	4,90	0,09	6	5,28	0,22	66	5,07	0,06
W17	19	8,88	0,13	14	9,08	0,15	6	9,08	0,25	68	9,27	0,08
W18	18	7,86	0,10	13	8,24	0,18	5	8,48	0,36	57	8,47	0,09
W19	19	5,16	0,10	14	5,19	0,10	6	5,50	0,20	71	5,44	0,05
H20	12	10,67	0,24	9	10,95	0,23	5	12,56	0,58	55	11,65	0,12
L21	14	24,53	0,26	3	24,07	0,79	4	26,46	0,70	52	26,10	0,25
L22	17	24,39	0,31	12	24,24	0,28	5	26,22	0,57	50	26,04	0,25
L23	18	14,70	0,14	13	14,84	0,19	6	15,14	0,33	51	15,54	0,12
L24	19	8,28	0,14	13	8,40	0,15	6	8,68	0,18	52	8,86	0,08
H25	19	10,51	0,15	13	10,87	0,21	5	11,53	0,26	53	11,66	0,14
H26	17	4,43	0,08	13	4,36	0,09	6	4,89	0,21	52	4,83	0,06
H27	19	4,17	0,06	13	4,08	0,08	6	4,55	0,16	53	4,53	0,06

Примечание: N – количество образцов, M – среднее значение, SE – стандартная ошибка. В верхнем ряду указаны подвиды бурого медведя, характерные для Дальнего Востока и Сибири.

### ***3.2.1. Морфологический анализ черепов самцов***

Для каждого неповрежденного экземпляра было найдено 10 осей MDS: 8 (D1–D8) в результате шкалирования матрицы дистанций, 2 (K1–K2) в результате шкалирования матрицы коэффициентов корреляций Кендалла. С первой осью (D1) достоверно коррелируют все параметры черепа, со второй (D2) – длина верхнего ряда щечных зубов P4 – M2 (L9), с третьей (D3) – лицевая длина (L6) и наибольший диаметр глазницы (W19), с четвертой (D4) – высота нижнечелюстной кости позади m1 (H26), с пятой (D5) – скуловая ширина (W10) и высота нижнечелюстной кости в венечном отростке (H25), с шестой (D6) – длина верхнего ряда щечных зубов P4 – M2 (L9) и длина нижнего ряда щечных зубов p4–m3 (L24), с седьмой (D7) – mastoidная ширина (W15) и с восьмой (D8) – ширина костного нёба у задненёбной вырезки (W16) и наибольшая ширина костного нёба (W17) (табл. 3.5). Девятая ось (K1) описывает относительную изменчивость (связанную с размерами) такого параметра как длина верхнего ряда щечных зубов P4 – M2 (L9), а десятая (K2) – общей длины (L1), длины мозгового отдела (L4), ширины в затылочных мышцелках (W14) и наибольший диаметр глазницы (W19).

В результате классификации экземпляров с использованием осей MDS может быть выделено три кластера (рис. 3.1). На первом уровне кластеризации (2 кластера) максимальный вклад вносили оси D1, D2, D7, D6, D3, K1, D4 и D5 (в порядке убывания значимости) (рис. 3.2). Достоверные отличия экземпляров кластера I от остальных были обнаружены по всем параметрам, за исключением длины верхнего ряда щечных зубов P4 – M2 (L9), скуловой ширины (W10), наименьшей ширины черепа (ширина височного сужения) (W12), mastoidной ширины (W15) и наибольшей ширины костного нёба (W17). На втором уровне (3 кластера) максимальный вклад вносили оси D1, D7, K1, D2, D5, D4, D3, D6 и K2. Наибольшие различия между кластерами II и III выявлены по общей длине (L1), кондилобазальной длине (L2) и основной длине (L3), однако уровень достоверности различий не превышал  $p<0,01$ . Таким образом, достоверно подтверждается наличие только двух кластеров (рис. 3.2).

Таблица 3.5.

Значение коэффициента корреляции Спирмена, характеризующего связь параметров черепа самцов бурого медведя с осями многомерного шкалирования (ОМШ), полученными на базе матрицы дистанций (D1–D8) и матрицы коэффициентов корреляций Кендалла (K1–K2)

Параметры	Оси многомерного шкалирования									
	D 1	D 2	D 3	D 4	D5	D6	D7	D8	K 1	K 2
L1	<u>-0,913</u>	0,061	-0,323	-0,082	0,098	0,027	-0,125	-0,006	-0,098	<u>0,414</u>
L2	<u>-0,949</u>	0,011	-0,234	-0,127	0,24	0,04	-0,086	-0,03	-0,091	0,328
L3	<u>-0,922</u>	0,058	-0,243	-0,14	0,279	0,009	-0,094	-0,01	-0,153	0,323
L4	<u>-0,87</u>	0,086	-0,315	-0,168	0,034	0,208	-0,117	-0,134	-0,054	<u>0,408</u>
L5	<u>-0,882</u>	0,029	-0,293	-0,053	-0,163	-0,004	-0,134	0,082	-0,141	0,343
L6	<u>-0,776</u>	0,156	<u>-0,37</u>	-0,074	-0,343	0,039	0,092	0,055	-0,21	0,252
L7	<u>-0,789</u>	0,137	-0,253	-0,072	0,219	-0,006	0,23	0,1	-0,154	0,331
L8	<u>-0,772</u>	0,159	-0,357	0,079	0,207	-0,18	-0,025	0,052	-0,25	0,318
L9	<u>-0,404</u>	<u>0,368</u>	-0,335	0,038	0,149	<u>-0,474</u>	0,06	-0,015	<u>-0,417</u>	0,318
W10	<u>-0,687</u>	0,193	-0,162	0,156	<u>0,368</u>	0,161	-0,301	-0,076	-0,093	0,252
W11	<u>-0,879</u>	0,061	-0,1	-0,21	0,079	-0,07	-0,065	-0,291	-0,171	0,294
W12	<u>-0,586</u>	0,137	-0,166	-0,127	-0,007	-0,081	-0,249	-0,228	-0,173	0,249
W13	<u>-0,763</u>	-0,072	-0,345	-0,021	0,299	0,007	-0,223	-0,054	-0,161	0,115
W14	<u>-0,754</u>	0,103	-0,362	0,012	0,002	-0,091	-0,047	-0,218	-0,25	<u>0,37</u>
W15	<u>-0,824</u>	-0,034	-0,191	0,034	0,189	0,148	<u>-0,43</u>	-0,064	-0,13	0,312
W16	<u>-0,682</u>	-0,067	-0,154	-0,047	0,017	0,022	-0,07	<u>-0,442</u>	-0,106	0,25
W17	<u>-0,57</u>	-0,058	-0,266	0,066	0,156	-0,3	-0,065	<u>-0,488</u>	-0,078	0,261
W18	<u>-0,833</u>	-0,025	-0,174	0,055	0,049	0,009	-0,172	-0,017	-0,24	0,184
W19	<u>-0,688</u>	0,076	<u>-0,369</u>	-0,208	-0,005	-0,116	-0,092	0,035	-0,208	<u>0,388</u>
H20	<u>-0,733</u>	0,166	-0,165	-0,151	0,047	0,012	-0,297	0,156	-0,187	0,152
L21	<u>-0,914</u>	0,039	-0,266	-0,093	0,224	0,083	-0,034	0,008	-0,158	0,269
L22	<u>-0,884</u>	0,079	-0,242	-0,14	0,167	0,109	-0,003	0,028	-0,197	0,241
L23	<u>-0,88</u>	0,06	-0,204	-0,057	0,232	-0,073	-0,057	-0,006	-0,207	0,205
L24	<u>-0,618</u>	0,248	-0,001	0,034	0,235	<u>-0,61</u>	-0,231	-0,085	-0,254	0,301
H25	<u>-0,833</u>	0,046	-0,064	-0,021	<u>0,429</u>	0,12	-0,279	-0,168	-0,202	0,285
H26	<u>-0,906</u>	-0,095	0,124	<u>-0,467</u>	0,141	-0,071	-0,059	-0,089	-0,322	0,247
H27	<u>-0,962</u>	-0,196	0,166	-0,059	0,177	0,017	-0,028	-0,113	-0,114	0,194

Примечание: подчеркнуты значения, для которых  $p < 0,01$

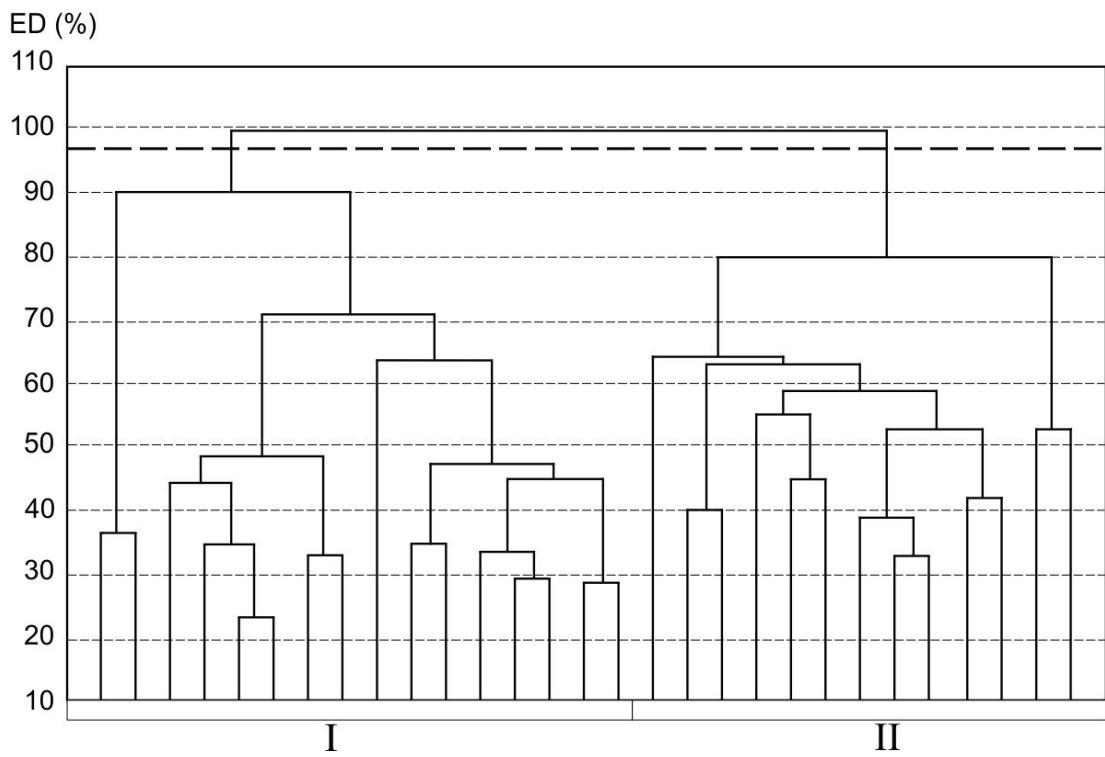


Рис. 3.1. Внутрикластерная дистанция черепов самцов. ED – Евклидова дистанция (%), I, II – номера кластеров

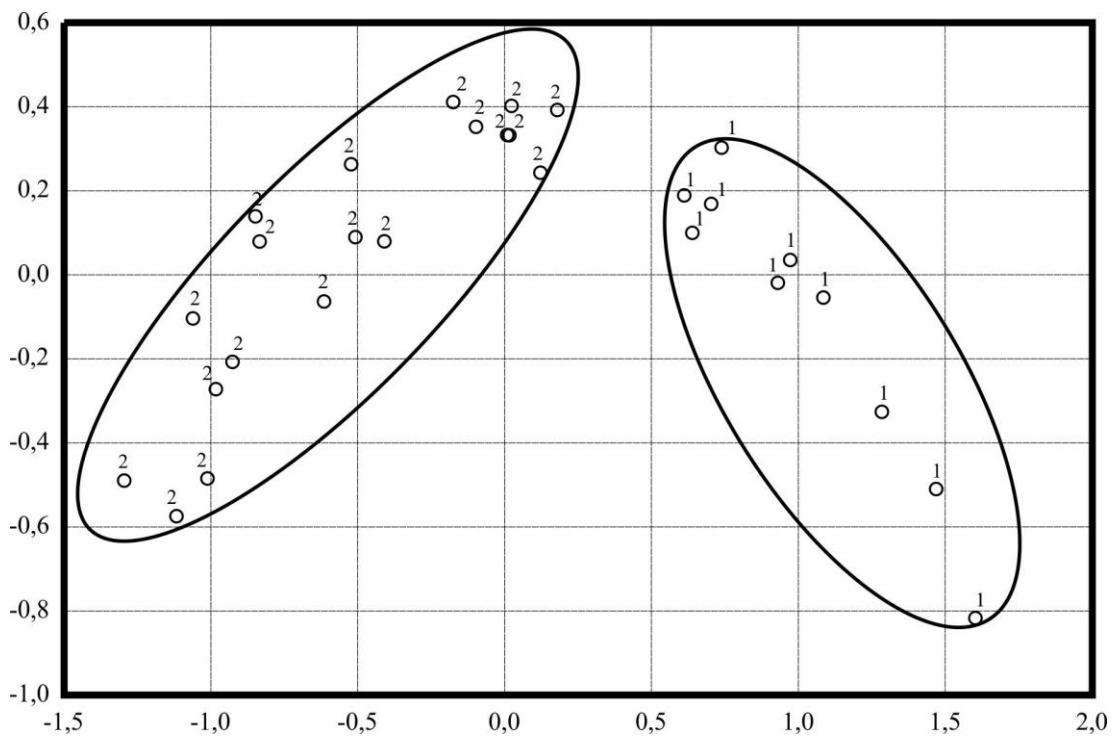


Рис. 3.2. Распределение образцов самцов бурого медведя двух морфологических кластеров (I и II) в плоскости двух осей многомерного шкалирования (ОМШ) D1 и D2

Эффективность классификации поврежденных экземпляров с учетом всех краинометрических параметров составила 61,6%, при этом в дискриминантную функцию вошли девять параметров: длина лицевого отдела (L5), длина костного нёба (L7), длина нижнего ряда щечных зубов p4–m3 (L24), ширина костного нёба у задненёбной вырезки (W16), общая длина (L1), наибольший диаметр глазницы (W19), длина нижнечелюстной кости до углового отростка (L22), наибольшая ширина костного нёба (W17) и наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения) (W12). Эффективность классификации поврежденных экземпляров с учетом только параметров осевого черепа или нижней челюсти составила 52,5% и 65,7%, соответственно; в дискриминантную функцию вошли шесть параметров осевого черепа (ширина в клыках (W18), ширина костного нёба у задненёбной вырезки (W16), наибольший диаметр глазницы (W19), наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения) (W12), mastoidная ширина (W15) и кондилобазальная длина (L2)) и три параметра нижней челюсти (длина нижнего зубного ряда с1–m3 (L23), длина нижнечелюстной кости (L21) и длина нижнего ряда щечных зубов p4–m3 (L24)). При этом все три типа классификации поврежденных образцов совпали на 95%.

Кластер I включает экземпляры с наименьшими параметрами, кластер II - с наибольшими (табл. 3.6). Различия между кластерами по средним значениям параметров составили от 5,02% до 16,14%. Самые большие различия между кластерами были по высоте нижнечелюстной кости позади m1 (H26) и высоте нижнечелюстной кости в области диастемы (H27). Среди индексов наибольшие различия демонстрируют индекс длины верхнего ряда щечных зубов P4 – M2 (L9) и ширина в затылочных мышцелках (W14) относительно общей длины (L1) (рис. 3.3).

Таблица 3.6.

Размеры черепов (см) самцов и самок бурого медведя, образующих морфологические кластеры I – II

Параметры	Кластеры самцов						Кластеры самок					
	I			II			I			II		
	Min–Max	M	±SE	Min–Max	M	±SE	Min–Max	M	±SE	Min–Max	M	±SE
L1	32,3–39,8	35,95	0,4063	38,1–42,6	40,53	0,3429	27,3–31,7	29,84	0,6451	31,4–35	33,52	0,394
L2	30,3–36,3	33,01	0,3158	35,2–39,1	37,06	0,2655	26,1–29,7	28,17	0,498	29,9–33	31,48	0,4166
L3	28,6–34,2	31,09	0,3046	33,1–37	34,97	0,2591	24,5–28	26,59	0,4783	28,4–31,2	29,61	0,3773
L4	17,9–23,7	20,64	0,2891	21,5–25,13	23,18	0,2838	14,2–17,33	16,04	0,4549	17,4–19,55	18,53	0,2527
L5	16,76–20,44	18,25	0,2256	18,4–22,74	20,52	0,2248	15,1–16,5	16	0,1961	15,95–18,72	17,67	0,2743
L6	12,7–17,47	13,99	0,2046	14,5–17,1	15,71	0,1743	10,9–13,1	12,37	0,2884	12,24–14,87	13,46	0,3151
L7	15,08–19,24	17,07	0,1861	17,13–20,87	19,05	0,2709	14,1–15,6	15,04	0,2077	14,94–17,39	16,32	0,309
L8	11,4–14	12,73	0,1299	12,69–15,09	13,84	0,1573	10,7–12,24	11,39	0,2159	11,37–13,36	12,28	0,2341
L9	6,8–8,1	7,45	0,0687	6,8–9	7,85	0,1323	6,2–7,5	7,02	0,1661	6,5–8,05	7,33	0,165
W10	18,8–25	22,27	0,3021	21,85–26,92	24,4	0,3019	15,7–19,2	17,35	0,4782	17,97–22,46	19,53	0,484
W11	9,7–12,07	10,71	0,1185	10,9–12,4	11,61	0,1099	9–10,2	9,83	0,151	10,16–11	10,5	0,0897
W12	6,75–8,77	7,53	0,0887	7,3–10,15	7,94	0,159	6,2–7,4	6,97	0,1799	6,97–8,14	7,38	0,1249
W13	6,47–9,73	8,03	0,122	7,64–10,14	9,13	0,1519	5,9–7,58	6,69	0,2245	6,8–8,22	7,45	0,1638
W14	5,94–8,29	7,07	0,0882	6,96–8,28	7,77	0,0773	5,5–6,96	6,31	0,2022	5,95–7,38	6,8	0,1435
W15	13,9–20,2	16,96	0,2946	17,26–21,15	19,32	0,2739	10,5–14,1	12,95	0,4841	13,68–16,07	14,92	0,248
W16	4,06–5,72	4,76	0,0803	4,53–6	5,24	0,0851	3,5–5	4,28	0,195	4,18–5	4,71	0,0924
W17	7,6–10,07	8,77	0,1311	8,9–10	9,55	0,0745	7,4–8,24	7,87	0,1129	7,7–8,96	8,46	0,1359
W18	6,65–8,97	7,92	0,1006	8,39–9,77	9,03	0,1031	5,9–7,15	6,47	0,1658	7,1–7,92	7,34	0,0796
W19	4,15–5,86	5,13	0,0737	4,7–5,9	5,62	0,0758	4,2–4,9	4,56	0,0837	4,44–5,45	4,88	0,1157
H20	9,45–12,75	10,93	0,1681	10,24–14,1	12,55	0,2536	8,2–10,58	9	0,3125	9,27–11,76	9,96	0,2554
L21	21,9–27	24,54	0,2427	26–28,85	27,45	0,1818	19,4–22,33	20,86	0,401	22,5–24,35	23,34	0,1955
L22	22,14–27,72	24,43	0,2573	25,95–28,6	27,39	0,1807	19,1–22,54	20,88	0,4258	22–24,1	23,15	0,2364

## Продолжение таблицы 3.6.

L23	13,3–15,86	14,64	0,1372	15,06–16,9	16,02	0,1271	12,4–13,5	13,08	0,173	13,56–16,06	14,24	0,2569
L24	7,52–10,17	8,42	0,1013	8–10,27	9,03	0,1242	7–8,48	8,02	0,1902	7,62–8,75	8,32	0,1146
H25	9,45–13,07	10,81	0,1617	11,2–13,1	12,27	0,1463	7,5–9,18	8,66	0,2038	8,92–10,95	9,86	0,2355
H26	3,83–4,93	4,46	0,0574	4,77–5,67	5,2	0,0631	3,3–3,7	3,53	0,0567	3,92–4,43	4,08	0,0591
H27	3,65–4,45	4,11	0,0433	4,56–5,3	4,9	0,0574	3,2–3,8	3,48	0,0737	3,74–4,3	3,96	0,0651

Примечание: I и II – морфологические кластеры, Min–Max – пределы изменчивости, M – среднее значение, SE – стандартная ошибка

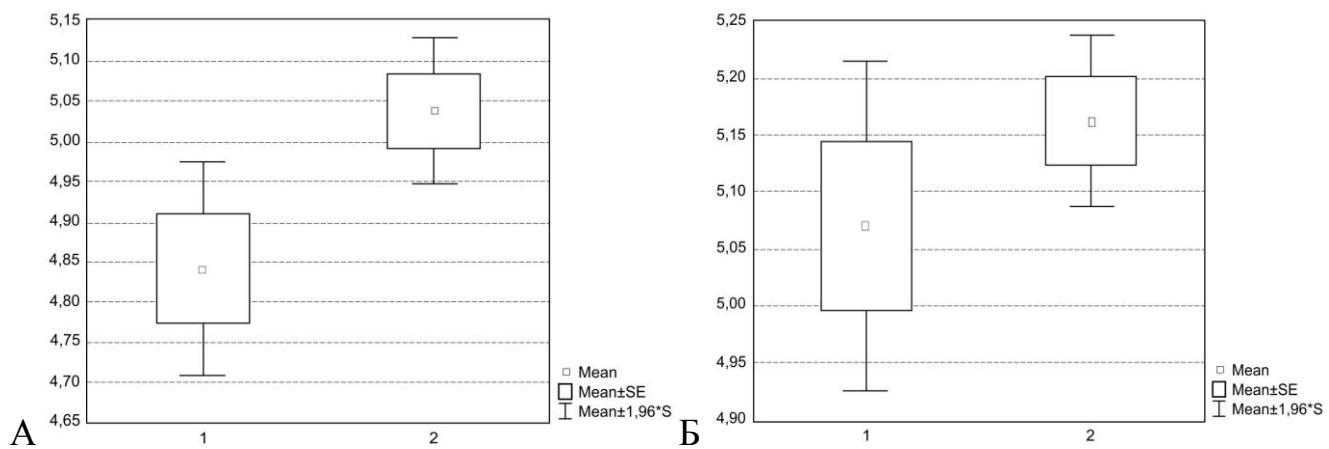


Рис. 3.3. Изменчивость индексов L9 (А) и W14 (Б), отложенных по осям ординат, для самцов

Сопоставление выборок, сформированных по географическому принципу, показывает слабые достоверные различия по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров ( $\chi^2=20,11, p=0,009$ ). В выборках Западной Сибири (Алтай+Томская обл.), Республики Саха (Якутии) и Магаданской области преобладают особи I кластера, тогда как в выборках Приморского края, о. Сахалин, п-ова Камчатка, Северных Курил и Чукотского АО преобладают экземпляры кластера II. Выборка левобережья Амура содержит в равной доле особей как I, так и II кластера (табл. 3.7).

Сопоставление выборок, сформированных в соответствии с представлениями об ареалах подвидов, показало слабо достоверные различия по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров ( $\chi^2=10,78, p=0,013$ ). В выборках *U. a. lasiotus* и *U. a. piscator* преобладали особи кластера II, тогда как в выборках *U. a. arctos* и *U. a. jeniseensis* доля особей этого кластера была ниже, чем кластера I (табл. 3.8).

Таблица 3.7.

Доля особей (%) самцов бурого медведя, относящихся к морфологическим кластерам I и II в географических выборках

Регион	Самцы		
	N	I	II
Западная Сибирь (Алтай + Томская обл.)	19	<b>58</b>	42
Республика Саха (Якутия)	2	<b>100</b>	0
Магаданская обл.	3	<b>100</b>	0
Шантарские острова	0	0	0
Левобережье р. Амур (Амурская обл. и Хабаровский кр.)	12	50	50
Приморский кр.	35	17	<b>83</b>
о. Сахалин	5	40	<b>60</b>
п-ов Камчатка + Северные Курилы	5	0	<b>100</b>
Чукотский АО	1	0	<b>100</b>
<b>Всего</b>	<b>82</b>	<b>31</b>	<b>51</b>

Примечание: N – число образцов.

Таблица 3.8.

Доля особей (%) самцов бурого медведя, относящихся к морфологическим кластерам I и II, в подвидах

Подвид	Самцы		
	N	I	II
<i>U. a. arctos</i>	7	<b>57.1</b>	42.9
<i>U. a. jeniseensis</i>	18	<b>66.7</b>	33.3
<i>U. a. lasiotus</i>	52	26,9	<b>73.1</b>
<i>U. a. piscator</i>	5	20	<b>80</b>
<b>Всего</b>	<b>82</b>	<b>31</b>	<b>51</b>

Примечание: N – число образцов.

Средние значения параметров черепов экземпляров кластера II соответствуют данным по подвиду *Ursus arctos ferox*, приведенным Барышниковым (Baryshnikov et al., 2004).

### 3.2.2. Морфологический анализ черепов самок

Для каждого неповрежденного экземпляра было найдено 6 осей MDS: 3 (D1–D3) в результате шкалирования матрицы дистанций, 3 (K1–K3) в результате шкалирования матрицы коэффициентов корреляций Кенделя. С первой осью (D1) достоверно коррелируют большинство параметров черепа, за исключением наименьшей ширины черепа (ширина височного сужения) (W12), ширины костного нёба у задненёбной вырезки (W16), длины нижнего ряда щечных зубов p4–m3 (L24), со второй (D2) – наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения) (W12) и ширина костного нёба у задненёбной вырезки (W16), с третьей (D3) – длина нижнего ряда щечных зубов p4–m3 (L24). С четвертой (K1) коррелирует индекс ширина мозговой коробки (W11), с пятой (K2) – длина лицевого отдела (L5), с шестой (K3) – наибольшая ширина костного нёба (W17) (табл. 3.9).

В результате классификации экземпляров с использованием осей MDS выделено два кластера (рис. 3.4). Максимальный вклад вносили оси D1, D3 и D2 (рис. 3.5). Отличия экземпляров кластера I от кластера II были обнаружены по общей длине (L1), кондилобазальной длине (L2), основной длине (L3), длине мозгового отдела (L4), длине лицевого отдела (L5), ширине мозговой коробки (W11), mastoидной ширине (W15), ширине в клыках (W18), длине нижнечелюстной кости (L21), длине нижнечелюстной кости до углового отростка (L22), длине нижнего зубного ряда c1–m3 (L23), высоте нижнечелюстной кости в венечном отростке (H25), высоте нижнечелюстной кости позади m1 (H26), высоте нижнечелюстной кости в области диастемы (H27).

Таблица 3.9.

Значение коэффициента корреляции Спирмена, характеризующего связь параметров самок бурого медведя с ОМШ, полученными на базе матрицы дистанций (D1–D3) и матрицы коэффициентов корреляций Кендалла (K1–K3)

Параметры	Оси многомерного шкалирования					
	D1	D2	D3	K1	K2	K3
L1	<u>-0,908824</u>	-0,0794	-0,0029	0,20588	-0,4	-0,1882
L2	<u>-0,902134</u>	-0,0883	-0,1472	0,31052	-0,36792	-0,4106
L3	<u>-0,905745</u>	-0,1163	-0,0633	0,24153	-0,37555	-0,3594
L4	<u>-0,873529</u>	-0,2353	0,04706	0,19118	-0,45	-0,1794
L5	<u>-0,838235</u>	-0,0765	-0,0676	0,27353	<u>-0,50294</u>	-0,1235
L6	<u>-0,717232</u>	0,2268	-0,1473	0,23122	-0,34904	-0,0177
L7	<u>-0,793231</u>	-0,0677	0,03091	0,20603	-0,32671	0,05151
L8	<u>-0,761765</u>	0,27353	-0,1353	0,07647	-0,22059	-0,1765
L9	<u>-0,529801</u>	0,49154	-0,3664	0,21339	-0,11773	-0,128
W10	<u>-0,719647</u>	-0,4253	0,26343	0,11921	-0,22664	-0,1221
W11	<u>-0,831494</u>	-0,2296	-0,2531	<u>0,52392</u>	-0,41648	-0,2796
W12	<u>-0,055923</u>	<u>-0,6402</u>	-0,3561	0,24871	-0,27226	-0,4636
W13	<u>-0,564706</u>	-0,4941	0,11177	0,13235	-0,23235	-0,4147
W14	-0,491176	0,20588	-0,3706	0,13529	-0,45	-0,2147
W15	<u>-0,852941</u>	-0,1324	0,07059	0,03824	-0,30882	-0,1765
W16	-0,372607	<u>-0,6907</u>	-0,215	0,41237	-0,27982	-0,1635
W17	<u>-0,661259</u>	-0,2096	-0,0959	0,43838	-0,24059	<u>-0,5078</u>
W18	<u>-0,876471</u>	-0,2588	0,11471	0,17647	-0,34118	-0,2147
W19	<u>-0,726471</u>	-0,2882	0,39118	0,27941	-0,21765	0,07647
H20	<u>-0,640177</u>	-0,3032	0,17219	0,27226	-0,20162	-0,2664
L21	<u>-0,869757</u>	-0,1825	-0,0971	0,30169	-0,32965	-0,4739
L22	<u>-0,846211</u>	-0,1354	0,02649	0,31788	-0,29875	-0,3444
L23	<u>-0,888235</u>	-0,0706	-0,1882	0,32353	-0,38529	-0,3765
L24	-0,351294	0,16532	<u>-0,6804</u>	0,46642	-0,09889	-0,2421
H25	<u>-0,897719</u>	-0,0162	0,09713	0,21339	-0,42531	-0,1648
H26	<u>-0,949228</u>	-0,1545	-0,0648	0,27226	-0,48271	-0,3503
H27	<u>-0,755725</u>	-0,0148	-0,0753	-0,0103	-0,4369	-0,3734

Примечание: подчеркнуты значения, для которых  $p < 0,01$

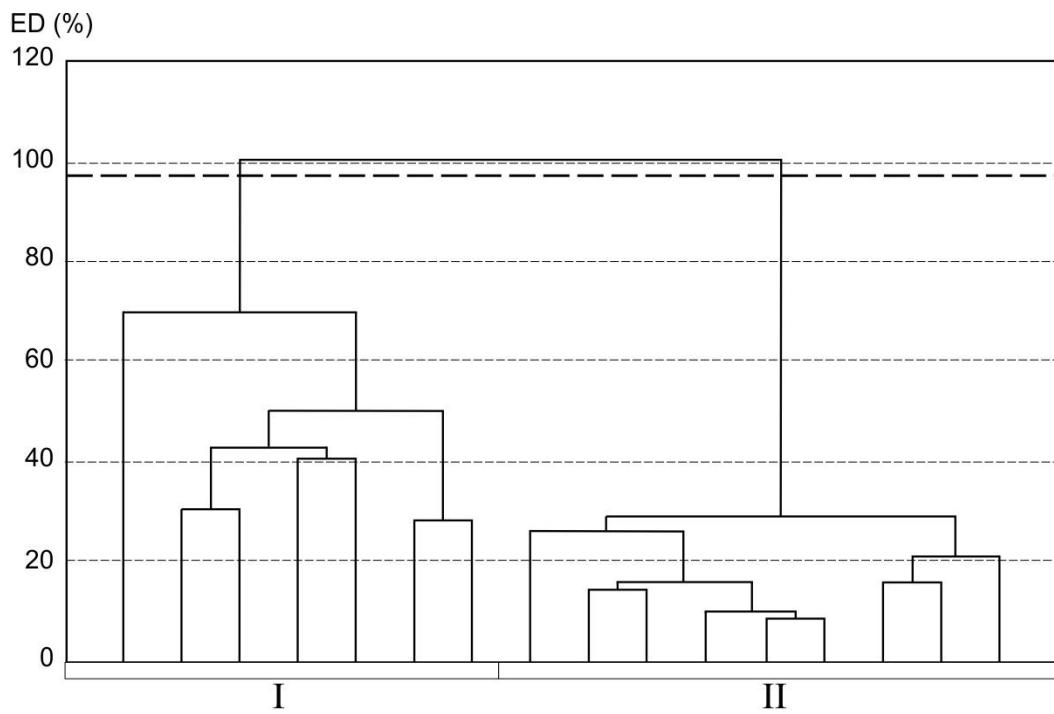


Рис. 3.4. Внутрикластерная дистанция черепов самок. ED – Евклидова дистанция (%). I, II – номера кластеров

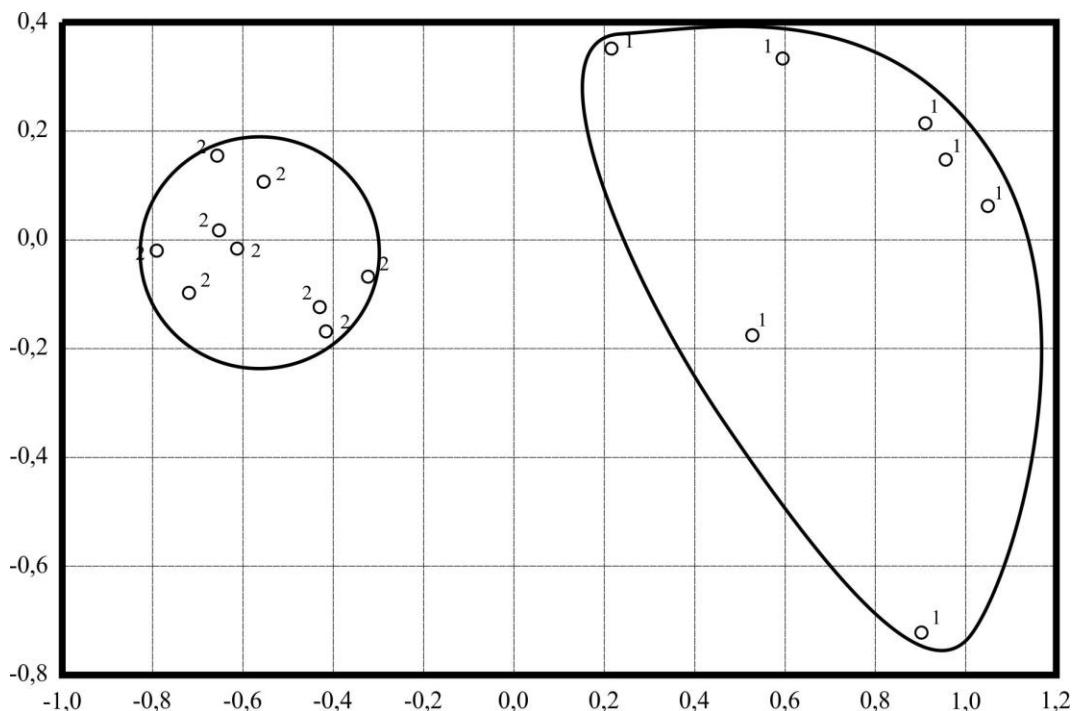


Рис. 3.5. Распределение образцов самок бурого медведя двух морфологических кластеров (I и II) в плоскости двух осей многомерного шкалирования (ОМШ) D1 и D2

Эффективность классификации поврежденных экземпляров составила 71,7%. В дискриминантные функции вошли восемь параметров: высота нижнечелюстной кости позади m1 (H26), наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения) (W12), высота нижнечелюстной кости в области диастемы (H27), длина лицевого отдела (L5), лицевая длина (L6), длина нижнего зубного ряда с1–m3 (L23), ширина костного нёба у задненёбной вырезки (W16) и наибольший диаметр глазницы (W19). Эффективность классификации поврежденных экземпляров с учетом только параметров осевого черепа или нижней челюсти составила 63.1%, в дискриминантную функцию вошли шесть параметров осевого черепа (кондилобазальная длина (L2), ширина в затылочных мыщелках (W14), наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения) (W12), ширина костного нёба у задненёбной вырезки (W16), длина лицевого отдела (L5) и длина верхнего зубного ряда C1 – M2 (L8)) и три параметра нижней челюсти (высота нижнечелюстной кости позади m1 (H26), длина нижнечелюстной кости (L21) и длина нижнечелюстной кости до углового отростка (L22)), соответственно. При этом все три типа классификации поврежденных образцов совпадали на 99 %.

Кластер I включает экземпляры с наименьшими параметрами, кластер II – с наибольшими (табл. 3.6). Различия между кластерами по средним значениям параметров составили от 3,59% до 13,52%. Самые большие различия между кластерами были по высоте нижнечелюстной кости позади m1 (H26). Среди индексов наибольшие различия демонстрируют индекс ширины мозговой коробки (W11) и наибольшей ширины костного нёба (W17) относительно общей длины (L1) (рис. 3.6).

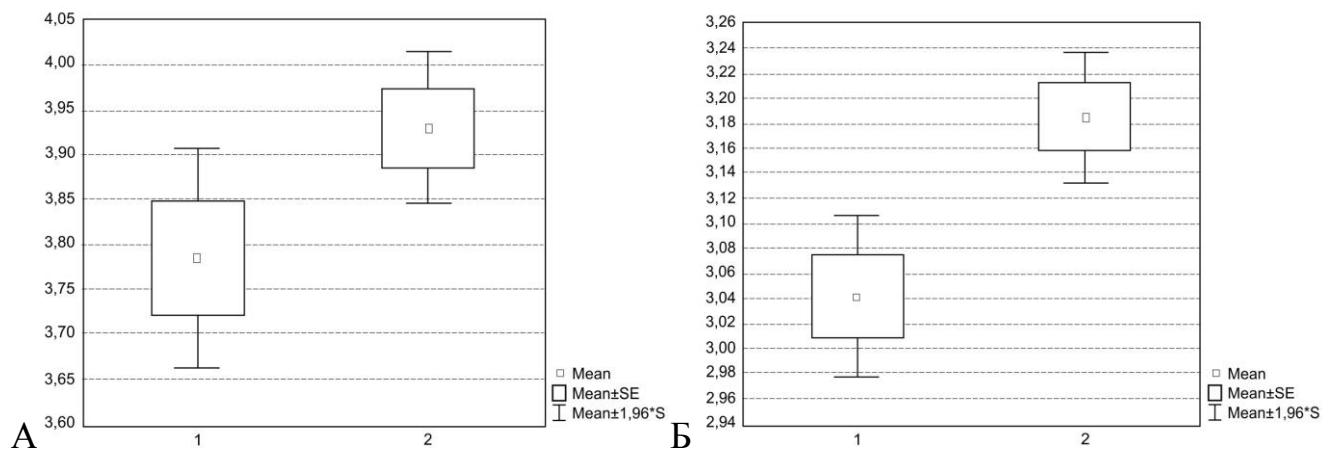


Рис. 3.6. Изменчивость индексов ширины мозговой коробки (W11) (А) и наибольшей ширины костного нёба (W17) (Б), отложены по осям ординат, для самок

Сопоставление выборок, сформированных по географическому принципу, не показало высоко достоверных различий по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров ( $\chi^2=10,86, p=0,093$ ). Однако видно, что в выборке из Западной Сибири и с Шантарского архипелага преобладают экземпляры кластера I. На дальневосточной части ареала в выборках левобережья Амура, Приморского края и п-ова Камчатка преобладают экземпляры кластера II, тогда как доля особей кластера I не превышает 31% (табл. 3.10).

Сопоставление выборок, сформированных в соответствии с представлениями об ареалах подвидов, показало достоверные различия по составу и соотношению в них экземпляров разных кластеров ( $\chi^2=79,91, p=0,000$ ). В выборках *U. a. lasiotus* и *U. a. piscator* преобладают особи кластера II, тогда как в выборках *U. a. arctos* и *U. a. jeniseensis* все образцы относятся к кластеру I (табл. 3.11).

Таблица 3.10.

Доля особей (%) самок бурого медведя, относящихся к морфологическим кластерам I и II в географических выборках

Регион	Самки		
	N	I	II
Западная Сибирь (Алтай + Томская обл.)	3	<b>100</b>	0
Республика Саха (Якутия)	0	0	0
Магаданская обл.	0	0	0
Шантарские острова	3	<b>67</b>	33
Левобережье р. Амур (Амурская обл. и Хабаровский кр.)	3	0	<b>100</b>
Приморский кр.	13	31	<b>69</b>
о. Сахалин	2	50	50
п-ов Камчатка + Северные Курилы	4	0	<b>100</b>
Чукотский АО	0	0	0
<b>Всего</b>	<b>28</b>	<b>10</b>	<b>18</b>

Примечание: N – число образцов.

Таблица 3.11.

Доля особей (%) самок бурого медведя, относящихся к морфологическим кластерам I и II, в подвидах

Подвид	Самки		
	N	I	II
<i>U. a. arctos</i>	2	<b>100</b>	0
<i>U. a. jeniseensis</i>	1	<b>100</b>	0
<i>U. a. lasiotus</i>	21	33.3	<b>66.7</b>
<i>U. a. piscator</i>	4	0	<b>100</b>
<b>Всего</b>	<b>28</b>	<b>10</b>	<b>18</b>

Примечание: N – число образцов.

### 3.2.3. Краткое заключение

Нами было подтверждено наличие полового диморфизма у бурых медведей (Юдин, 1991; Барышников, 2007; Тюляндин, 2009). Различия между самцами и самками по всем приведенным нами параметрам были достоверны.

В ходе исследования бурого медведя на азиатской части ареала было выявлено наличие двух морфологических кластеров. Первый кластер включил в себя особей с меньшими параметрами черепа, второй кластер – с большими. Эта картина одинакова для самцов и самок, но при этом различия между группами самок выражены слабее, чем между группами самцов. Деление на большее число кластеров статистически не достоверно.

При сравнении образцов из двух морфологических кластеров с их географическим распределением и подвидами бурого медведя, мы выяснили следующее. Конкретный череп, оказалось, очень сложно отнести к конкретному географическому району, тогда как вполне возможно отнесение к тому или иному определенному крупному региону. Так, черепа кластера II с большой долей вероятности можно отнести к регионам Приморского края, п-ова Камчатка, о. Сахалин, Чукотского АО. Черепа, попавшие в кластер I, относятся в основном к регионам Западной Сибири, Магаданской области, Республики Саха (Якутии). Выборка образцов с левобережья Амура содержит в равной степени экземпляры из кластеров I и II. С некоторой долей вероятности можно утверждать о наличии в этой области зоны перекрывания популяций, относящихся к обоим морфологическим кластерам.

Проведя корреляцию обработанных данных с подвидами бурого медведя, распространенными на территории азиатской части ареала, мы обнаружили следующее. Отнести конкретный череп к определенному подвиду также затруднительно. Отношение обнаруженных нами кластеров к подвидам выглядит следующим образом. Выборки, сформированные из подвидов *U. a. lasiotus* и *U. a. piscator*, содержат в большей степени экземпляры кластера II. В то же время, в выборках *U. a. arctos* и *U. a. jeniseensis* доля особей этого кластера ниже, чем кластера I. Соответственно, бурый медведь из Приморского края, п-ова Камчатки,

о. Сахалина и Чукотского АО (подвиды *U. a. lasiotus* и *U. a. piscator*) оказывается крупнее, чем медведи Западной Сибири, Республики Саха (Якутии) и Магаданской области (подвиды *U. a. arctos* и *U. a. jeniseensis*).

Вероятно, для установления более точной принадлежности черепа к определенному подвиду нужно исследовать большее число особей известных подвидов с конкретной территориальной привязкой. Также для описания и работы с подвидами необходимо использовать все возможные данные морфологического анализа, а не только краинометрические параметры.

У полученных нами кластеров обнаружилась некоторая схожесть с делением бурых медведей о. Хоккайдо. Наши два кластера соотносятся с описанными Барышниковым и соавт. двумя из трех групп с японского острова (Baryshnikov et al., 2004). С другой стороны, территориальный охват наших исследований больше, чем один остров и один подвид. Поэтому данное разделение может иметь разную природу.

Приведенные нами данные по подвидам расширяют и дополняют существующие описания (Огнев, 1931; Строганов, 1962; Пажетнов, 1990; Юдин, 1991; Baryshnikov et al., 2004), вносят новую информацию о краинометрических промерах, а также дают новый взгляд на дифференциацию подвидов медведей Дальнего Востока России. В работе не ставилась задача ревизии азиатских подвидов бурого медведя. Полученные краинометрические данные, тем не менее, свидетельствуют в пользу менее дробной подвидовой структуры и возможности сведения в синонимы двух подвидов: *U. a. arctos* и *U. a. jeniseensis*.

### 3.3. Закономерности молекулярно-генетической изменчивости *Ursus arctos*

#### 3.3.1. Анализ изменчивости полных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК

Впервые для 56 исследованных экземпляров бурого медведя Дальнего Востока России были получены полные нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК длиной 1140 пн. Также мы получили и использовали в работе две полные последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК бурого медведя из Костромской области. Дополнительно для одного образца с о. Шикотан Курильской гряды был получен фрагмент длиной 657 нуклеотидных пар. Поэтому далее в этой главе некоторые результаты будут дополняться данными по коротким последовательностям.

Полные нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК 58 экземпляров бурого медведя содержали 22 вариабельных сайтов (1.93%), среди которых 12 были информативны. Из них в 7 позициях произошли трансверии и в остальных транзиции. Наибольшее число вариабельных сайтов (11) характерно для последовательностей ДНК животных из Приморского края. Наименьшее число вариабельных сайтов (1) отмечено в выборке из Магаданской области. Наибольшее число информативных сайтов (8) обнаружено в выборке из Приморского края, а наименьшее (1) отмечено в выборке из Сахалинской области. В выборках из Хабаровского края, Магаданской и Костромской областей информативные сайты отсутствовали вовсе. Всего обнаружено 15 различных гаплотипов, 8 из которых в данной выборке были уникальны (номера A1, A14, Kh16, S60, S64, P96, M112, Ko119) (табл. 3.12). При этом заметно выделение некоторой группы образцов, имеющих большое количество, до восьми замен (образцы P38, P46, P56, P96, P1219, P1327, P1704) (табл. 3.13).

Таблица 3.12.

Показатели молекулярно-генетического разнообразия бурого медведя *Ursus arctos* исследуемых регионов

Места сбора образцов	N	H	S	Pi	h±SD	π±SD	D±SE
Приморский край (P)	21	5	11	8	0,548±0,119	0,0034±0,00064	0,0034±0,0011
о. Сахалин (S)	15	5	4	1	0,676±,0105	0,00072±0,00016	0,0007±0,0004
Хабаровский край (Kh)	7	3	2	-	0,524±0,209	0,0005±0,00022	0,0005±0,0003
Амурская область (A)	11	4	3	2	0,6±0,154	0,00083±0,00025	0,0008±0,0005
Магаданская область (M)	2	2	1	-	1±0,5	0,00088±0,00044	0,0009±0,0008
Костромская область (Ko)	2	2	2	-	1±0,5	0,00175±0,00088	0,0018±0,0012
<b>Всего</b>	<b>58</b>	<b>15</b>	<b>22</b>	<b>12</b>	<b>0,612±0,075</b>	<b>0,00207±0,00047</b>	<b>0,0022±0,0009</b>

Примечание: N – количество образцов, H – количество гаплотипов, S – количество полиморфных (вариабельных) сайтов, Pi – количество парсимони-информативных сайтов, h – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие, D – средняя попарная дистанция внутри популяции, SD – стандартное отклонение, SE – стандартная ошибка.

Таблица 3.13.

Позиции вариабельных сайтов для полных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК исследованных гаплотипов бурого медведя. Трансверсии выделены курсивом и жирным. В скобках указано количество идентичных гаплотипов

Гаплотипическое разнообразие медведей Дальнего Востока России (56 наших экземпляров) несколько ниже, чем для вида в целом ( $0,606 \pm 0,076$  против  $0,832 \pm 0,017$ , соответственно) (наши данные, Korsten et al., 2009). Нуклеотидное разнообразие в обеих выборках было сходным  $0,00207 \pm 0,00382$  и  $0,00234 \pm 0,0002$ , соответственно.

Так как цитохром *b* является белок-кодирующим участком, решено было посмотреть аминокислотный состав данного гена (табл. 3.14). В ходе анализа было отмечено, что выделенная на основании нуклеотидного анализа группа образцов была отлична и по аминокислотам. Образцы (P38, P46, P56, P96, P1219, P1327, P1704), вошедшие в эту группу, имели одну и ту же замену: серин-пролин. Причиной данной смены аминокислот стала транзиция тимин-цитозин в 328-й позиции. Это единственная замена аминокислотная позиция (110-я), приведшая к отделению группы образцов по аминокислотному составу.

Таблица 3.14.

Позиции аминокислотных замен для полных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК исследованных гаплотипов бурого медведя. В скобках указано количество идентичных гаплотипов

Гаплотип	Позиция аминокислоты									
	59	61	82	110	171	221	253	257	358	360
P1 (+38)	T	T	V	P	D	H	P	T	Y	T
P38 (+5)	.	.	.	S	.	.	.	.	.	.
P1219	.	.	.	S	.	.	.	.	S	S
Kh16	.	.	.	.	.	.	H	.	.	.
Kh73	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.
S59 (+3)	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.
S60	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.
S104	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
A1 (+2)	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.
Ko119	.	.	.	.	Y	L	.	.	.	.

При сопоставлении наших данных с материалом по четырем видам медведей из базы GenBank/NCBI (рис. 3.7), оказалось, что серин присутствует у других видов рода *Ursus* (*Ursus americanus*, *Ursus thibetanus*, *Ursus maritimus*), как и у большинства генетических линий бурого медведя (1, 2a, 3b, 4), описанных Леонардом и соавт. (Leonard et al., 2000). Это может указывать на то, что замена серина на пролин произошла недавно, что еще раз подтверждает относительную молодость группы 3а.

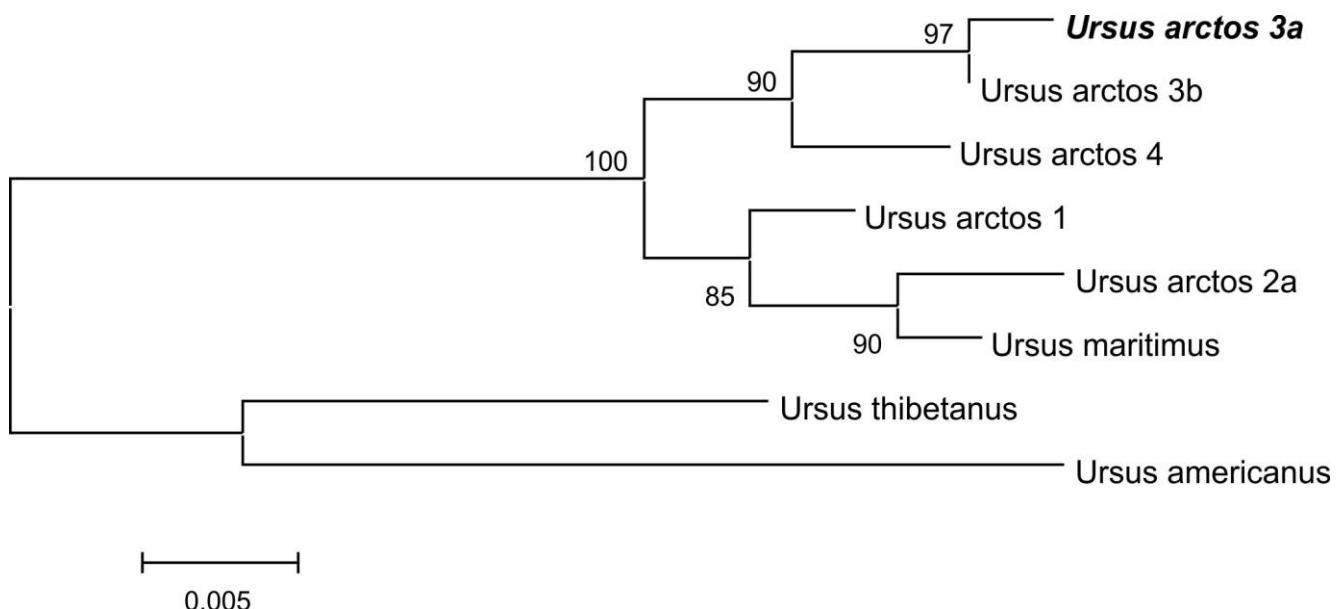


Рис. 3.7. NJ филогенетическое дерево разных видов медведей рода *Ursus*, полученное на основе анализа полных аминокислотных последовательностей гена цитохрома *b*. Бурый медведь представлен несколькими подгруппами. Названия подгрупп (1, 2а, 3а, 3b, 4) даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). В узлах ветвления указаны бутстреп-значения. Группа 3а, имеющая замену серин на пролин, выделена жирным курсивом.

Включение в анализ дополнительной последовательности части гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК бурого медведя с о. Шикотан и анализ 59 укороченных до этой длины остальных полученных фрагментов дает следующие результаты. Уменьшение длины исследуемого фрагмента неминуемо приводит и

к снижению количества гаплотипов в исследуемой выборке. Так, на 59 фрагментов уже приходится на 5 гаплотипов меньше (всего 10). Число вариабельных сайтов снижается до 12 (1,83%), а информативных – до 6 (табл. 3.15). Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие также падают, но не столь значительно:  $0,511 \pm 0,078$  и  $0,0019 \pm 0,00041$ , соответственно.

Таблица 3.15.

Позиции вариабельных сайтов в укороченном фрагменте гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК исследованных экземпляров бурого медведя

Гаплотип	Позиция нуклеотида												
	52	102	175	181	219	228	244	245	328	511	516	657	
P1	T	A	A	A	T	G	G	T	C	G	G	A	
P1219	.	G	.	.	.	A	.	.	T	.	.	C	
P46	.	G	.	.	.	A	.	.	T	.	.	.	
P96	.	.	.	.	.	A	.	.	T	.	.	C	
S59	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	
S60	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
S104	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	
A1	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	
Ko119	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	
KI1	C	.	.	.	C	A	.	.	T	.	A	.	

Для анализа взаимоотношений между гаплотипами, с помощью программы NetWork 4.6.1.2. (Fluxus Technology Ltd., 2004 - 2015), была построена филогенетическая сеть «максимальной парсимонии» (MP). Реконструкция филогенетических отношений исключительно между нашими образцами, построенная на основании анализа полной последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК длиной 1140 п.н., показывает деление имеющихся у нас образцов на две группы (рис. 3.8). Данные группы различаются по шести и более нуклеотидным заменам.

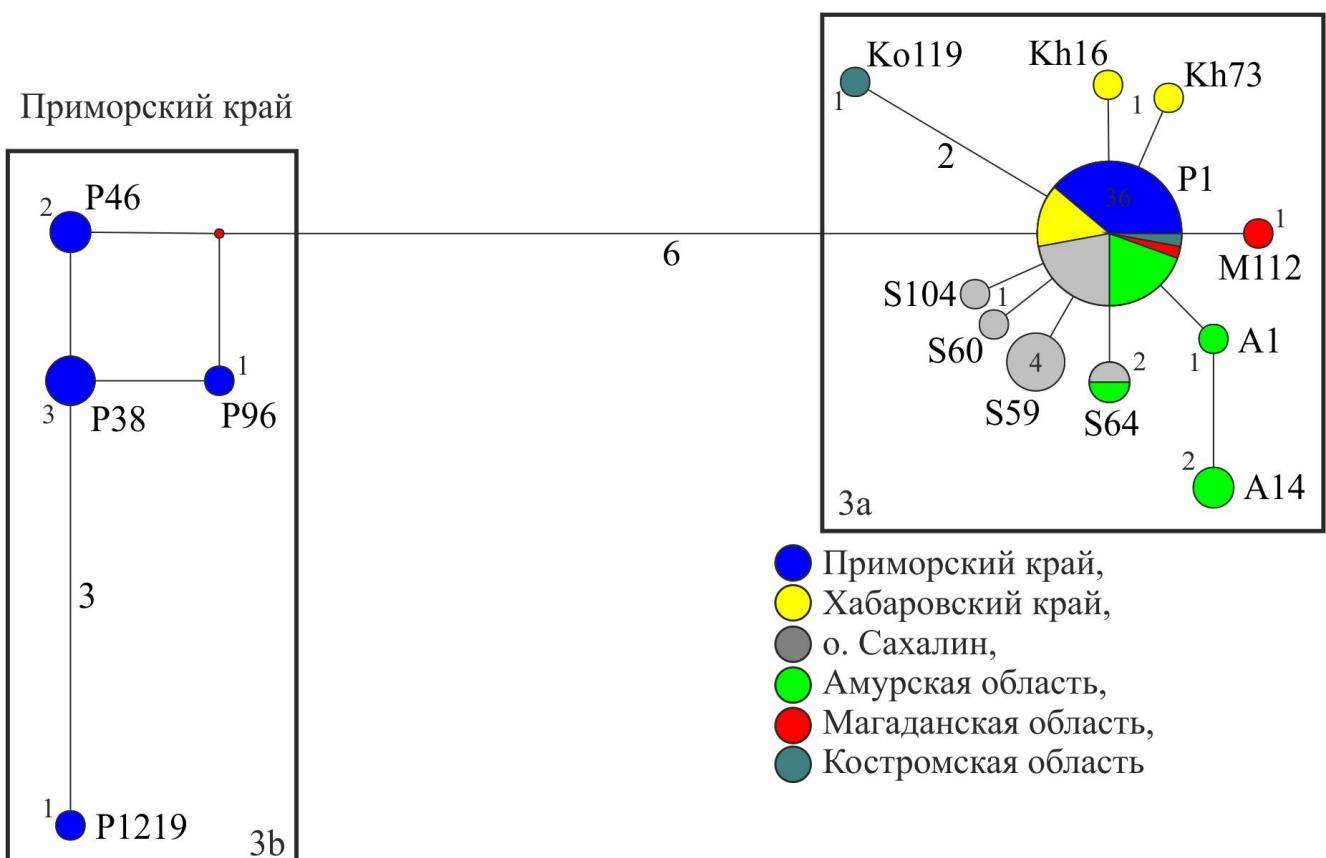


Рис. 3.8. МР филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя *Ursus arctos*, полученная на основе анализа полной последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК по собственным образцам. Названия подгрупп (3а и 3б) даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). На ветвях сети отмечено количество замен между основными группами гаплотипов. Цифры возле гаплотипов – количество образцов

Реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами исследованных бурых медведей, выделяемыми на основании полной последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (1140 п.н.), построенные различными методами (NJ, ME, ML), привели к идентичной топологии дерева (рис. 3.9). Для построения филогенетических реконструкций выбрана двухпараметрическая модель Кимуры (K2P) с учетом и транзиций, и трансверсий и независимо от позиции нуклеотида. Для подбора модели построения ML дерева был проведён ModelTest в программе MEGA 5.05.

Наиболее оптимальной моделью оказалась HKY+G (модель Hasegava-Kishino-Yano+G). Также для анализа филогенетических отношений между гаплотипами исследованных образцов бурых медведей была построена филогенетическая сеть «максимальной парсимонии» (Maximum parsimony, MP) в программе NetWork 4.6.1.2. (Fluxus Technology Ltd., 2004 - 2015).

Для более полного анализа изменчивости бурого медведя в дополнение к нашим образцам были добавлены последовательности, депонированные в GenBank/NCBI в количестве 165 сиквенсов.

Последовательности гена цитохрома *b* бурого медведя, исследованные нами, можно разделить на две подгруппы, соответствующие подклusterам, описанным у Корстена и соавт. (Korsten et al., 2009): номера P38, P46, P56, P96, P1219, P1327 и P1704 из Приморского края попали в редкую подгруппу (3b), обнаруженную ранее только на острове Хоккайдо и Аляске, а все остальные, в том числе последовательности образцов бурого медведя с о. Сахалин, вошли в основную подгруппу 3a, распространенную на большей части ареала (см. рис. 3.8 и 3.9). Гаплотипы, с номерами образцов P1, P4, P6, P28, P31, P32, P40, P97, P108, P111, P114, P115, P1259, P1260, Kh14, Kh43, Kh99, Kh100, Kh101, S69, S80, S82, S85, S86, S88, S103, S110, A4, A6, A10, A12, M113 и Ko118 (вместе с 42 гаплотипами из базы данных GenBank/NCBI) были идентичны основному гаплотипу E1, описанному у Корстена и соавт. (Korsten et al., 2009) и распространенному на большей части ареала.

Филогенетическая сеть, построенная методом «максимальной парсимонии» (Maximum parsimony, MP) на основе анализа гена цитохрома *b* митохондральной ДНК бурого медведя, также демонстрирует разделение исследованных нами гаплотипов на две подгруппы – 3a и 3b (рис. 3.10). Эти группы различаются по 7 и более нуклеотидным заменам.

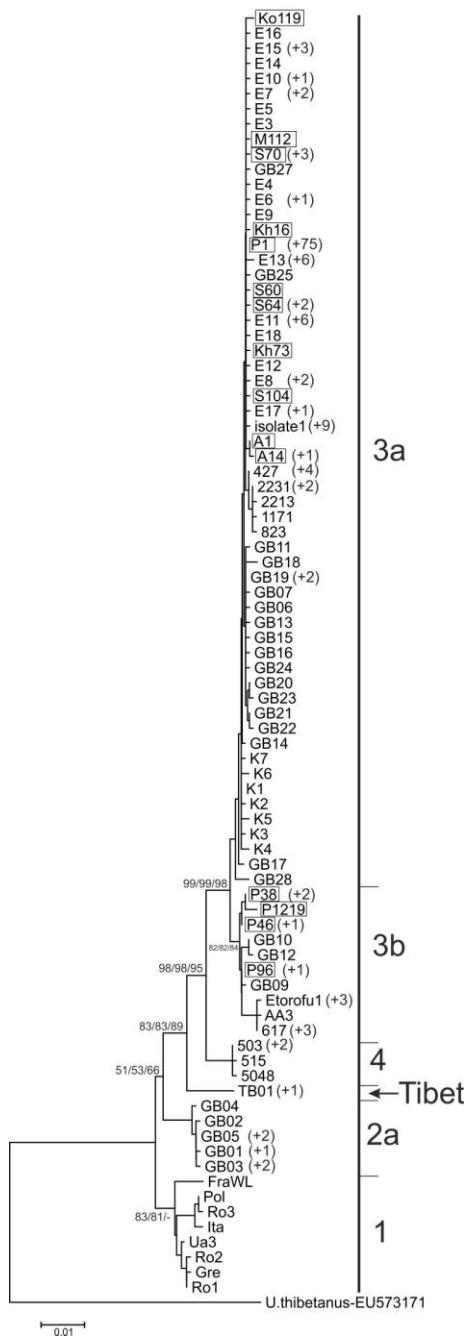


Рис. 3.9. NJ филогенетическое дерево гаплотипов бурого медведя *Ursus arctos*, полученное на основе анализа полной последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК,  $n=86$ . В узлах ветвления указаны бутстреп-значения (NJ/ME/ML). Обозначения: Р – Приморский край, Kh – Хабаровский край, S – Сахалинская область, А – Амурская область, М – Магаданская область, Ко – Костромская область. Обозначения образцов из GenBank/NCBI даны по первоисточникам: Talbot, Shields, 1996; Bon et al., 2008; Korsten et al., 2009; Keis et al., 2013; Hirata et al., 2013. Обозначения групп и подгрупп 3а, 3б и 4 даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). В скобках приведено количество идентичных гаплотипов. В качестве внешней группы взяты гаплотипы *Ursus thibetanus* из базы GenBank/NCBI под номером EU573171 (Hwang et al., 2008)

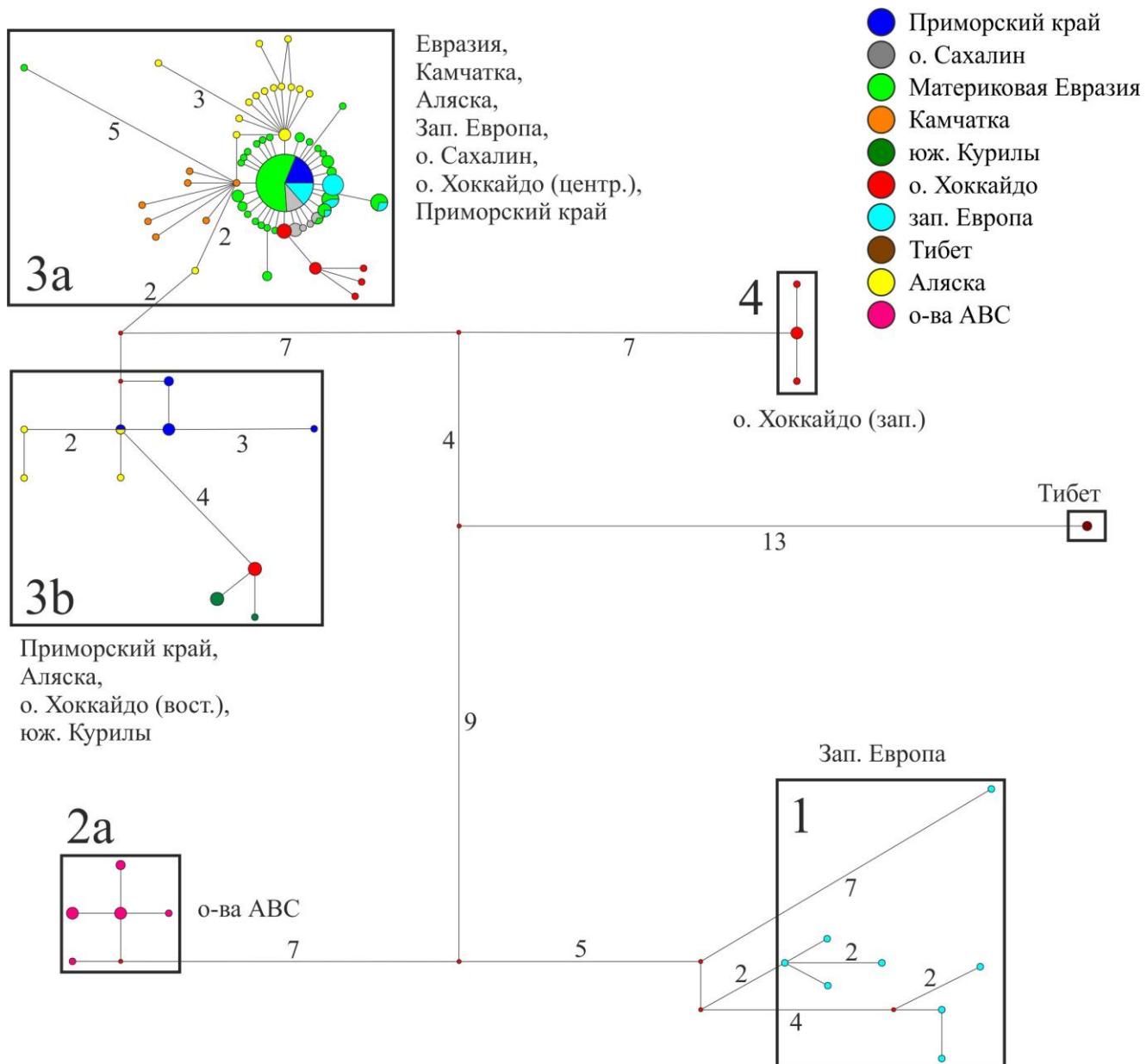


Рис. 3.10. МР филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя *Ursus arctos*, полученная на основе анализа полной последовательности гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК по полному набору образцов (n=223). Названия групп и подгрупп даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). На ветвях сети отмечено количество замен между основными группами гаплотипов

Генетическая р-дистанция между двумя группами, в которые вошли исследованные нами последовательности, составила  $0,0073 \pm 0,0022$ . Также была подсчитана генетическая дистанция внутри групп. Она составила  $0,0006 \pm 0,0002$  для первой (3a) и  $0,0014 \pm 0,0007$  для второй (3b).

Популяционные процессы могут быть иллюстрированы с помощью ряда примененных далее подходов. Для гаплотипов подгруппы 3a обнаружено унимодальное распределение попарных нуклеотидных замен (рис. 3.11А), что в свою очередь свидетельствует о процессах расселения в недавнем прошлом от небольшого числа основателей. Далее, в результате проведенных тестов на селективную нейтральность мы получили достоверно отрицательные значения параметров для данной группы гаплотипов: Tajima's D = -2,5933 ( $p < 0,001$ ) и Fu's Fs = -92,104 ( $p < 0,001$ ). Данные значения совместно с высоким гаплотипическим ( $h \pm SD: 0,811 \pm 0,03$ ) и низким нуклеотидным разнообразием ( $\pi \pm SD: 0,00147 \pm 0,00012$ ) у этой группы указывают на то, что изменения численности популяции сопровождались ростом и быстрым расселением.

Для гаплотипов подгруппы 3b было отмечено отрицательное значение параметров Tajima's D (-0,17148) и Fu's Fs (-1,613), которые при этом были недостоверны ( $p > 0,1$ ), а также мультиомодальное распределение частот попарных различий (рис. 3.11Б), что можно интерпретировать как отражение стабильности данной популяции.

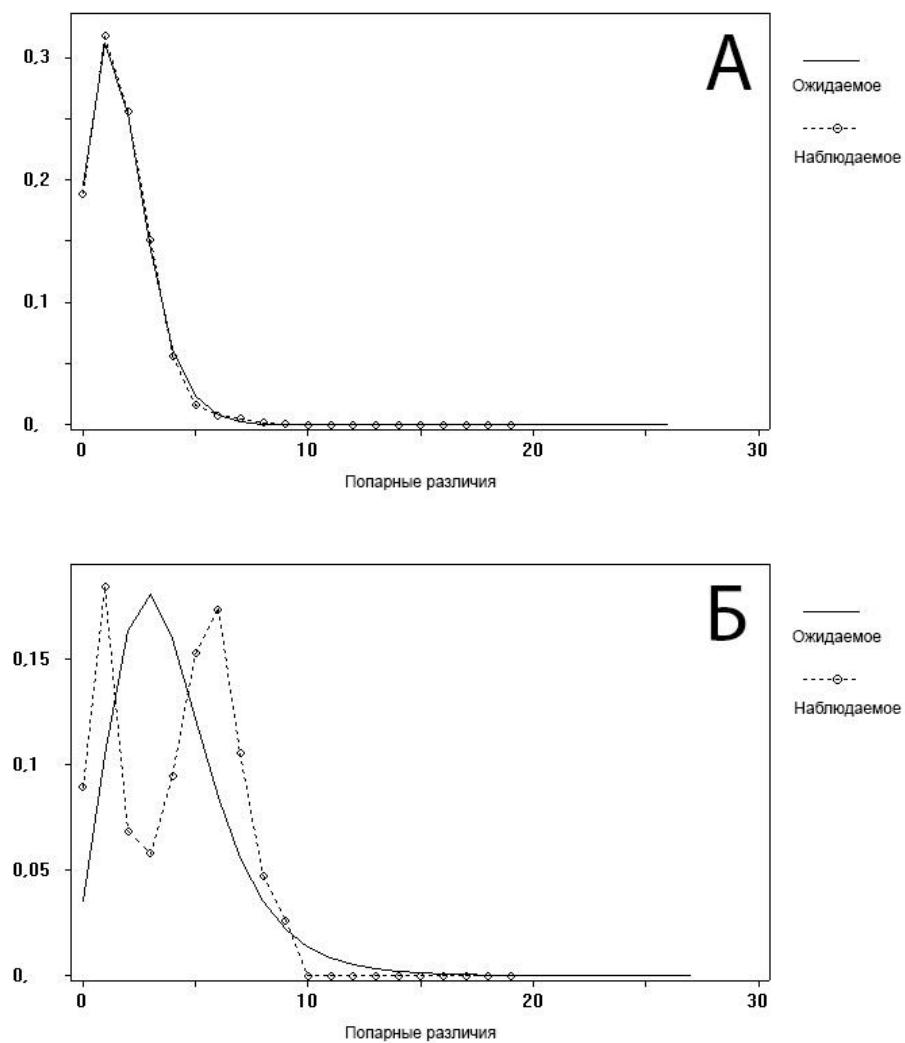


Рис. 3.11. Распределение частот попарных различий между гаплотипами бурого медведя двух генетических подгрупп: А – для подгруппы 3а, Б – для подгруппы 3б. Линии графика – ожидаемая и наблюдаемая частота попарных различий. По оси абсцисс – число попарных различий между последовательностями, по оси ординат – частота различий

### ***3.3.2. Анализ изменчивости последовательностей контрольного региона (D-петли) митохондриальной ДНК***

Для 10 исследованных нами экземпляров бурого медведя Дальнего Востока России были получены нуклеотидные последовательности контрольного региона митохондриальной ДНК длиной 957 пн. Последовательности содержали 21 вариабельный сайт (2,19%) (табл. 3.16), среди которых 6 были информативны. Всего обнаружено 9 различных гаплотипов, 2 из которых в данной выборке были уникальны (номера Kh100, P96). Гаплотипическое ( $h \pm SD$ ) и нуклеотидное ( $\pi \pm SD$ ) разнообразие для данной выборки составило  $0,978 \pm 0,054$  и  $0,00595 \pm 0,00194$ , соответственно. Средняя попарная дистанция ( $D \pm SE$ ) внутри группы составила  $0,006 \pm 0,001$ .

Для анализа взаимоотношений между гаплотипами, с помощью программы NetWork 4.6.1.2. (Fluxus Technology Ltd., 2004 - 2015), была построена филогенетическая сеть «максимальной парсимонии» (MP). Реконструкция филогенетических отношений исключительно между нашими образцами, построенная с помощью MP сети на основании анализа участка контрольного региона длиной 957 п.н., показывает деление имеющихся у нас образцов на две группы (рис. 3.12). Наличие замкнутого цикла означает некоторую неопределенность в путях переходов между гаплотипами.

Таблица 3.16.

Позиции вариабельных сайтов в участке контрольного региона митохондриальной ДНК исследованных экземпляров бурого медведя

Гаплотип	Позиция нуклеотида																			
	55	89	147	260	267	274	337	354	535	630	656	688	733	734	735	743	744	745	837	949
P28	T	A	C	G	G	A	A	T	T	T	A	T	G	T	C	G	T	T	C	A
P96	C	G	T	C	C	G	G	C	C	A	C	G	.	A	C	.	.	.	.	T
P111	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	T	A	C	.	.
S70	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	.	A	.	.	.
A13	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	.	.	.	.	.
Kh16	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	.	A	G	.	A
Kh100	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	A	C	.	.	.	.	.
S104	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	C	T	A	C	G	.
P1259	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.

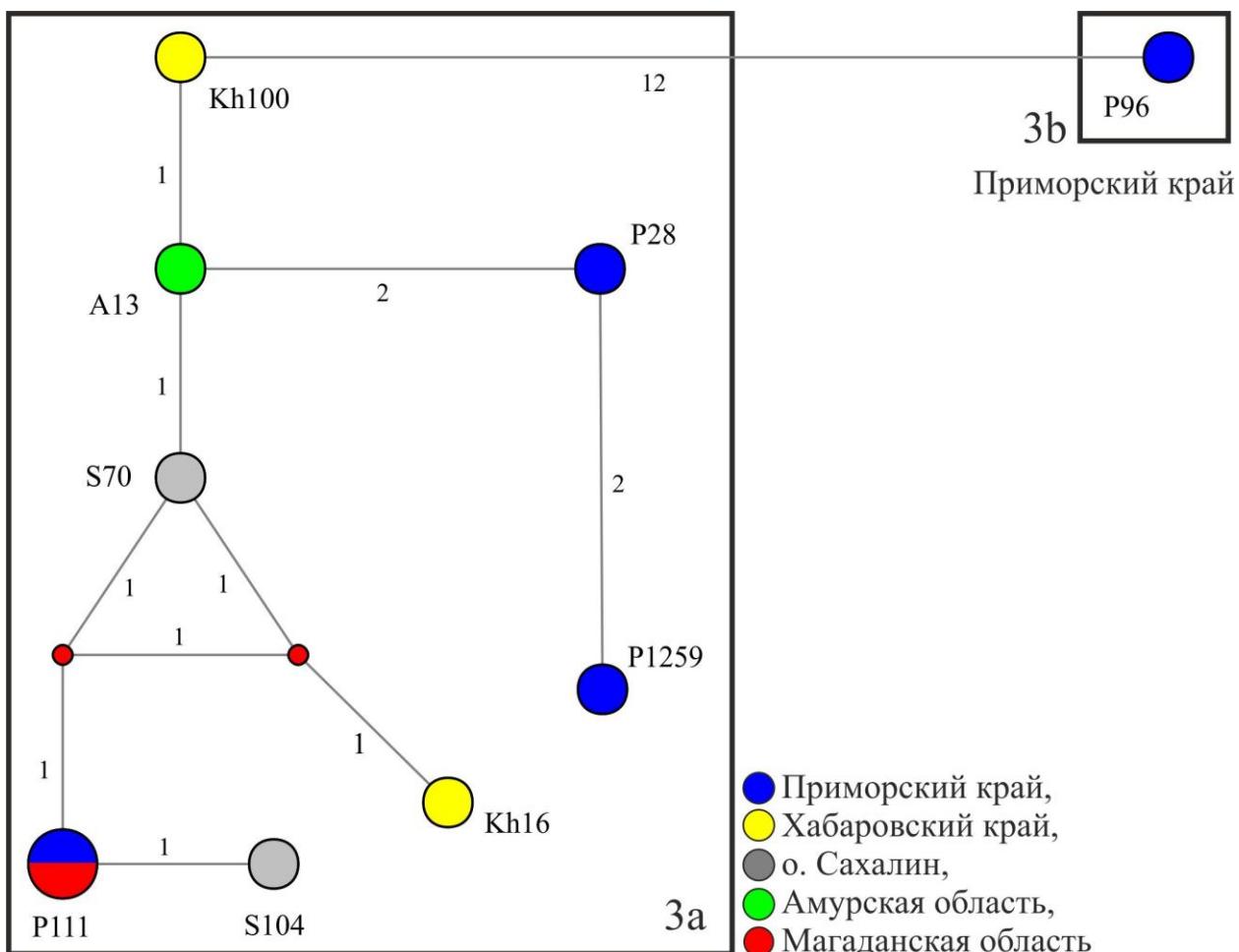


Рис. 3.12. МР филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя *Ursus arctos*, полученная на основе анализа последовательностей участка контрольного региона митохондриальной ДНК. Названия подгрупп (3a и 3b) даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). На ветвях сети отмечено количество замен между гаплотипами

Для более полного анализа изменчивости бурого медведя в дополнение к нашим образцам были добавлены последовательности, депонированные в GenBank/NCBI в количестве 304 сиквенсов. Реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами исследованных бурых медведей, выделяемыми на основании последовательностей участка контрольного региона митохондриальной ДНК и построенные различными методами (NJ, ME, ML), привели к идентичной топологии дерева (рис. 3.13). Для построения филогенетических реконструкций выбрана двухпараметрическая модель Кимуры (K2P) с учетом и транзиций, и трансверсий и независимо от позиции нуклеотида. Для подбора модели построения ML дерева был проведён ModelTest в программе MEGA 5.05. Наиболее оптимальной моделью оказалась K2P+G+I (двуихпараметрическая модель Кимуры+G+I).

Для анализа филогенетических отношений между гаплотипами исследованных образцов бурых медведей были построены также филогенетические сети «максимальной парсимонии» (Maximum parsimony, MP) в программе NetWork 4.6.1.2. на основании имеющихся в распоряжении наборов последовательностей длиной 619 и 957 п.н., соответственно (рис. 3.14, 3.15).

Представленные филогенетические сети также демонстрируют разделение исследованных нами гаплотипов на две подгруппы – За и 3в (рис. 3.12, 3.14, 3.15). Эти подгруппы различаются по 8 и более нуклеотидным заменам. Примечательно, что сеть, построенная с использованием более короткого фрагмента (619 п.н.), дает нам более крупную выборку, но при этом насыщает подгруппу За большим количеством альтернативных связей. Напротив, использование более длиной последовательности обнаруживает увеличение числа циклов в группе 3в. Удлинение исследуемого фрагмента до 957 п.н. заметно снижает количество последовательностей в анализе, но лучше разрежает внутригрупповые взаимоотношения. Количество уникальных гаплотипов возрастает.

В целом, сети, построенные на основании анализа разных участков митохондриальной ДНК, дают сходную картину распределения гаплотипов между группами.

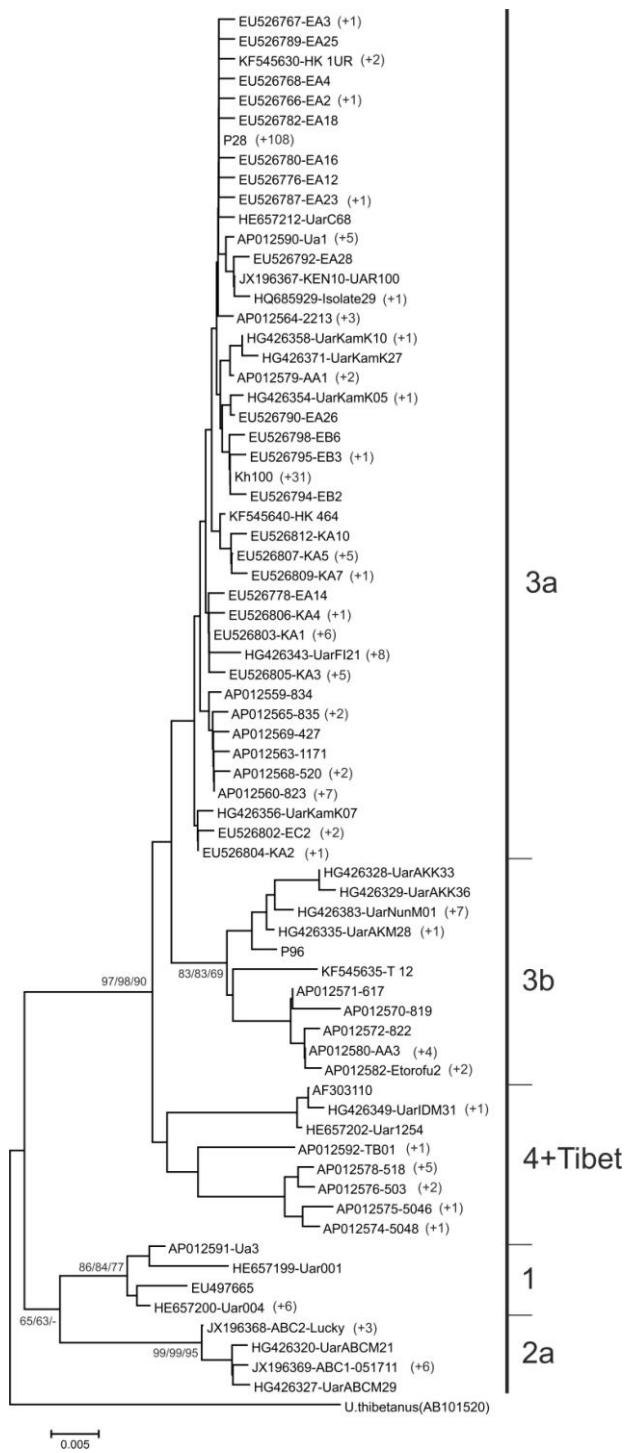


Рис. 3.13. NJ филогенетическое дерево гаплотипов ( $n=70$ ) бурого медведя *Ursus arctos*, полученное на основе анализа последовательностей участка контрольного региона митохондриальной ДНК длиной 619 п.н. В узлах ветвления указаны бутстреп-значения (NJ/ME/ML). Обозначения: Р – Приморский край, Kh – Хабаровский край. Обозначения образцов из GenBank/NCBI даны по первоисточникам. Обозначения групп и подгрупп даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). В скобках приведено количество идентичных гаплотипов. В качестве внешней группы взят гаплотип *Ursus thibetanus* из базы GenBank/NCBI под номером AB101520 (Ishibashi, Saitoh, 2004)

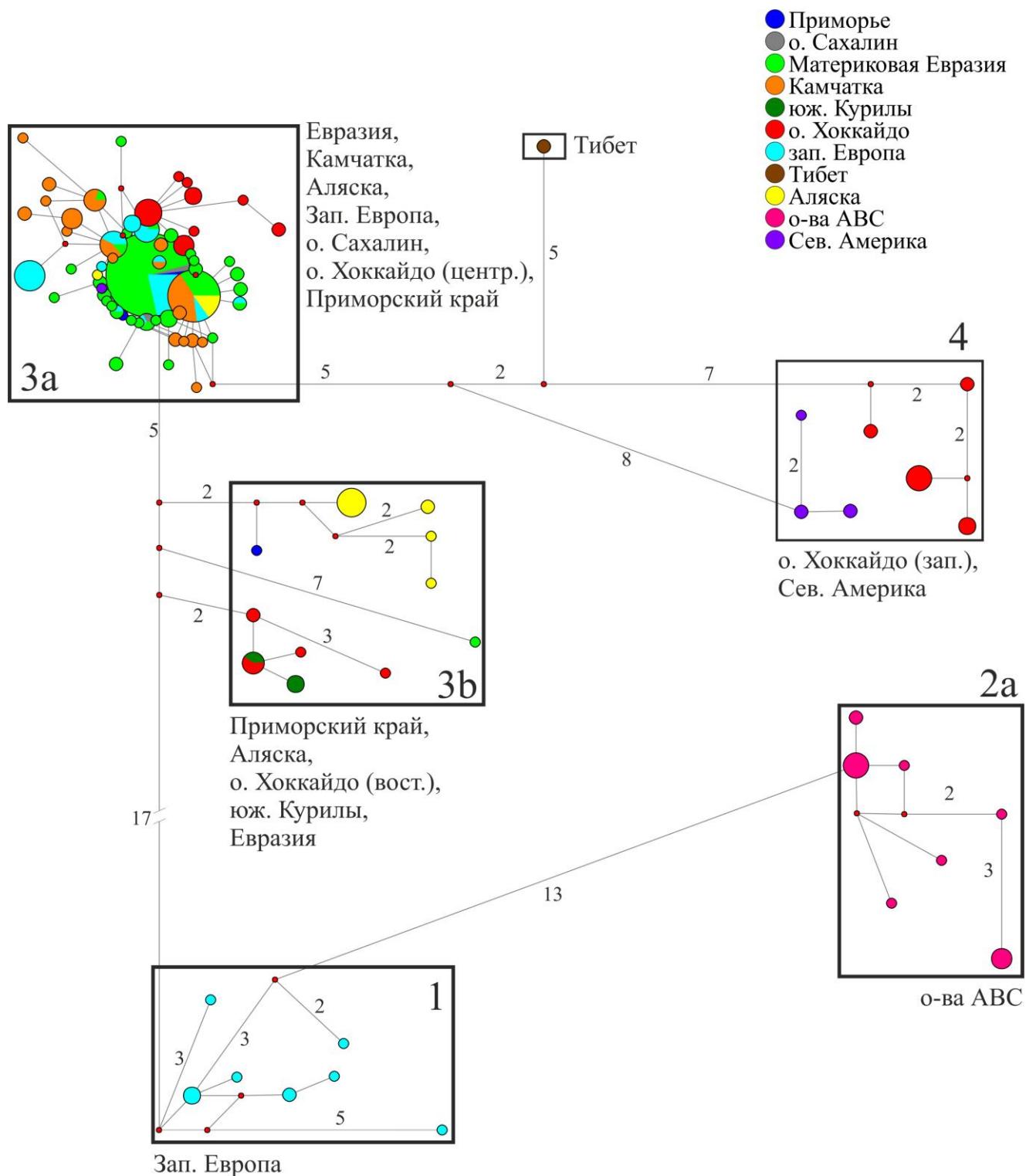


Рис. 3.14. МР филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя *Ursus arctos*, полученная на основе анализа последовательностей участка контрольного региона митохондриальной ДНК длиной 619 п.н. (n=313). Названия групп и подгрупп даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). На ветвях сети отмечено количество замен между основными группами гаплотипов

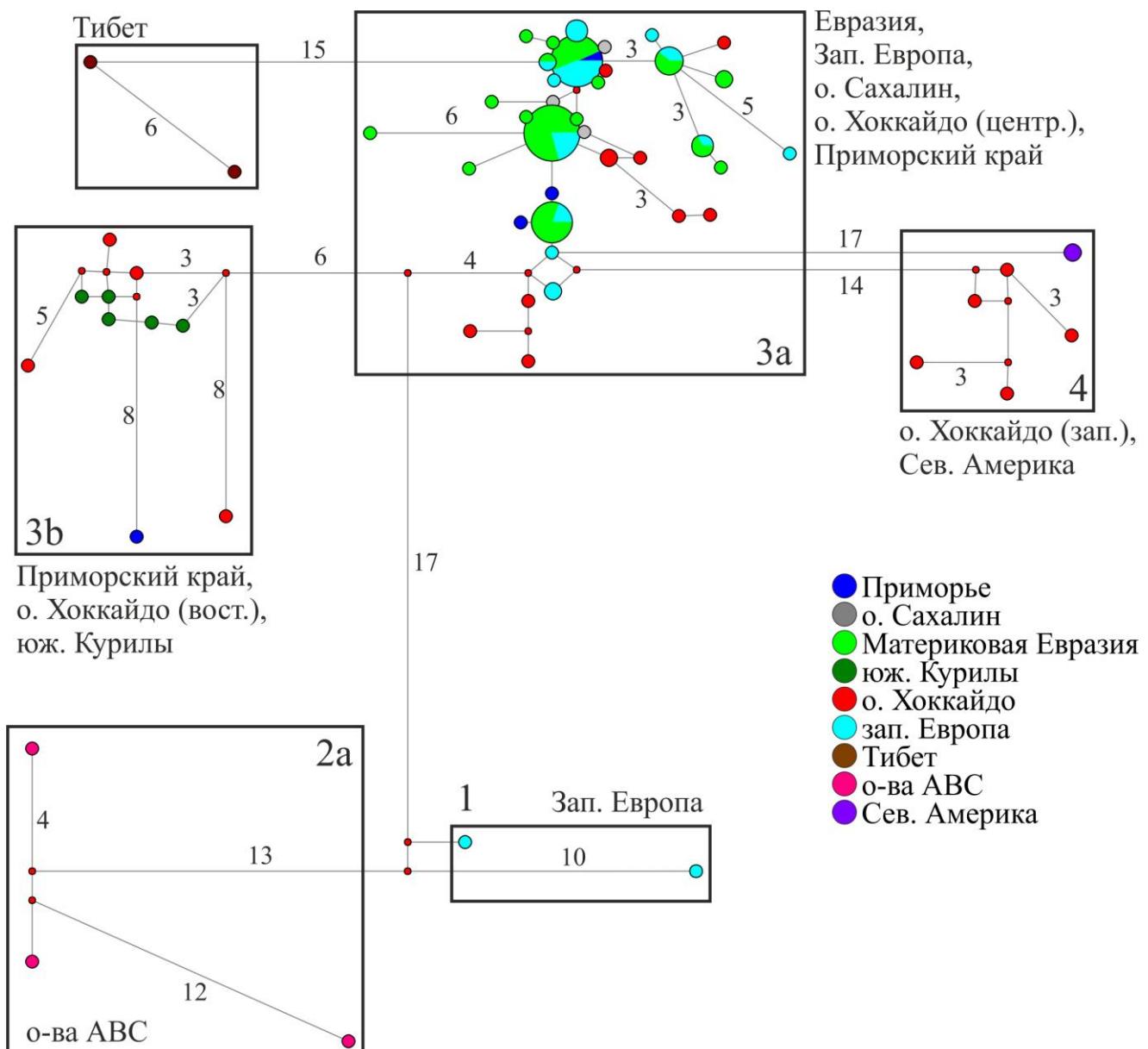


Рис. 3.15. МР филогенетическая сеть гаплотипов бурого медведя *Ursus arctos*, полученная на основе анализа последовательностей участка контрольного региона митохондриальной ДНК длиной 957 п.н. (n=114). Названия групп и подгрупп даны по Леонарду с соавт. (Leonard et al., 2000). На ветвях сети отмечено количество замен между основными группами гаплотипов

### 3.3.3. Краткое заключение

В результате анализа изменчивости последовательностей и гена цитохрома *b*, и контрольного региона мтДНК бурого медведя, обитающего на Дальнем Востоке России, нами выявлено наличие двух генетических подгрупп (см. рис. 3.8-3.10, 3.12-3.15). Эти подгруппы соотносятся с описанными ранее линиями А и В с острова Хоккайдо (Tsuruga et al., 1994; Masuda et al., 1998, 2001; Matsuhashi et al., 1999; 2001) и двумя подклластерами – основным За и редким 3b, описанными Корстеном и соавт. (Korsten et. al., 2009). Основная часть обнаруженных нами гаплотипов относится к линии А или подклластеру За. При этом большинство экземпляров бурого медведя из этой подгруппы имеют одинаковый гаплотип, описанный ранее как основной для большей части ареала. Множество гаплотипов остальных особей из подгруппы За отличались всего на одну замену. Снижение гаплотипического разнообразия в дальневосточной выборке можно объяснить, прежде всего, ее небольшим объемом.

Для Приморского края мы обнаружили три уникальных гаплотипа, ранее нигде не отмеченных. Всего было отмечено четыре гаплотипа у семи особей, которые соответствуют линии В с острова Хоккайдо (Tsuruga et al., 1994; Masuda et al., 1998, 2001; Matsuhashi et al., 1999, 2001) или подклластеру 3b с Хоккайдо и вост. Аляски (Korsten et. al., 2009). На дальневосточной части материкового ареала данный тип гаплотипов отмечен впервые.

В ходе анализа было выяснено, что подгруппа гаплотипов 3b имеет более древнее происхождение. Это подтверждается наличием у особей этой группы нуклеотидной и аминокислотной замены, характерной для видов и групп, отделившихся в более раннем периоде. Соответственно, получается, что подгруппа За является наиболее молодой. В ходе становления современных границ ареала, особи этой подгруппы претерпели резкое увеличение численности с последующим быстрым расселением, что подтверждается данными по разнообразию (нуклеотидному и гаплотипическому), показателям нейтральности и распределением частот попарных различий между гаплотипами.

## Глава 4. Обсуждение

В качестве подготовительного необходимого этапа для последующего морфологического анализа географической изменчивости нами была составлена и представлена новая схема определения возраста бурого медведя. Данная методика была апробирована на морфологическом материале, который мы использовали в своей работе. Она позволяет определять возраст медведя с точностью до нескольких лет и является достаточно надежной, так как использует множество различных параметров черепа. Немаловажно, что она полностью исключает деструктивное воздействие на череп. При проведении морфологического анализа мы учитывали данные о возрасте исследуемых черепов. Как оказалось, использовать черепа бурого медведя младше шести лет в краинометрическом анализе нежелательно т.к. до этого возраста еще происходит оформление половых признаков (Юдин, 1991).

Результатом краинометрического анализа стали выявленные нами два морфологических кластера для черепов бурого медведя старше шести лет из северо-восточной Азии. Эти кластеры были обнаружены как для самцов, так и для самок, но для первых имели более значимую статистическую поддержку. Вероятно, это может быть связано с вступлением самок в репродуктивный период, где часть «энергии» затрачивается на вынашивание потомства. В первый кластер вошли особи, имеющие меньшие параметры черепа, чем особи второго кластера. Данный анализ и деление на кластеры не было основано на отнесении того или иного черепа к определенному подвиду или региону. Черепа анализировались независимо от этих параметров для большей чистоты эксперимента. В итоге, при последующем сравнении с распределением подвидов на территории Дальнего Востока (по Аристов, Барышников, 2001; Барышников, 2007) оказалось, что достоверной корреляции с каким-либо подвидом на данной территории не наблюдается. С другой стороны, при описании подвидов в современной зоологии используются не только данные краинометрического анализа, но также колористические, размерные, весовые и прочие параметры,

анализ которых не входил в наши задачи. На данном этапе наш анализ может с большой долей вероятности отнести конкретный череп к определенной группе подвидов. Так, особи из кластера I в большем проценте встречаются в подвидах *U. a. arctos* и *U. a. jeniseensis*, обитающих на обширной территории от европейской части России на западе до Амурской и Магаданской областей на востоке. Особи кластера II были чаще встречены в подвидах *U. a. lasiotus* и *U. a. piscator*, обитающих в Приморье и Приамурье, на о. Сахалин, а также на п-ове Камчатка и Шантарских островах. Выборка из левобережья р. Амур (Амурская область и Хабаровский край) содержала в равной степени особей из каждого кластера. На основании этого можно предположить наличие здесь некоей зоны перехода между подвидами бурого медведя (*U. a. arctos*, *U. a. jeniseensis* и *U. a. lasiotus*), что, например, показано для дальневосточной полевки *Microtus fortis* (Шереметьева, 2007). Также это может подтверждаться тем, что в этой зоне присутствует стыки различных фаун – Приамурской, Даурско-монгольской и Восточносибирской (Куренцов, 1959, 1965, 1974; Фрисман и др., 2013).

Конкретной географической привязки к определенному региону полученные нами кластеры также не имели. Изменялся лишь процент преобладания одного кластера над другим в той или иной области.

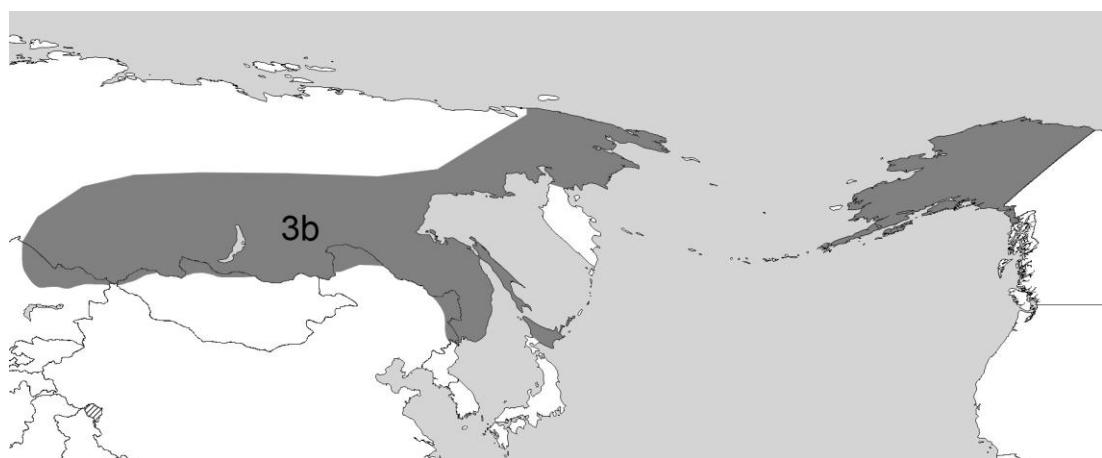
Недавно Барышников с соавт. (Baryshnikov et al., 2004; Барышников, Пузаченко, 2009) провели морфологический анализ черепов медведя для территории острова Хоккайдо, где было ранее обнаружено подразделение популяции бурого медведя на три группы по генетическим признакам – А, В, и С (Tsuruga et al., 1994; Masuda et al., 1998, 2001; Matsuhashi et al., 1999, 2001). Отечественные авторы подтвердили наличие на острове трех краинометрических групп данного вида. Параметрически эти группы имели следующие различия: группа А была самой крупной по средним значениям промеров черепа, группа В – средней, а группа С – имела наименьшие средние промеры. Исходя из факта деления популяции бурого медведя на группы на о. Хоккайдо, можно было предположить наличие схожего деления и для материковой части ареала медведя. Но как такового его обнаружено не было. Материковая мегапопуляция делится на

две группы, но данные группы не соответствуют данным по распределению генетических линий, как это показано для Хоккайдо.

При рассмотрении генетической структуры популяции бурого медведя дальневосточного региона основной массив образцов был отнесен к основному типу галотипов (3а), распространённому на большей части ареала (Korsten et al., 2009; Davison et al., 2011). Данный тип гаплотипов соотносится с ранее описанной группой А с о. Хоккайдо (Tsuruga et al., 1994; Masuda et al., 1998, 2001; Matsuhashi et al., 1999, 2001). Небольшая часть образцов была отнесена к редкой, ранее обнаруженной только на Аляске и востоке Хоккайдо подгруппе 3в (группа В) (Leonard et al., 2000; Matsuhashi et al., 1999, 2001). Интересно, что на основании анализа полной последовательности гена цитохрома *b* данная группа образцов впервые была обнаружена на материковой части азиатского ареала и только на территории Приморского края (Гуськов и др., 2013). Данная группа, несомненно, является более древней, нежели группа 3а, что доказывают анализ аминокислотных последовательностей, а также демографические исследования (Гл. 3, раздел 3.3). На данном этапе исследования популяции бурого медведя дальневосточного региона не наблюдается корреляции морфологических и генетических данных, в отличие от ситуации с японскими медведями (Matsuhashi et al., 1999; Барышников, Пузаченко, 2009). Для решения данной проблемы следует провести сравнительный анализ морфологических и генетических параметров на одних и тех же образцах. В своем распоряжении мы имели в наличии всего несколько образцов для такого анализа, поэтому подтвердить гипотезу о возможном соотнесении морфологических и генетических групп не удалось ввиду малого количества материала для данного типа исследования.

Параллельно с нами московские ученые, занимающиеся филогеографией бурого медведя, обнаружили в Томской области, Красноярском крае и на острове Кунашир особей, несущих гаплотип контрольного региона мтДНК, схожий с таковым из восточной группы с о-ва Хоккайдо (3в) (Саломашкина и др., 2014). Исходя из этого, можно предположить, что ранее особи с гаплотипами 3в были распространены на большей территории (рис. 4.1А).

А



Б



В

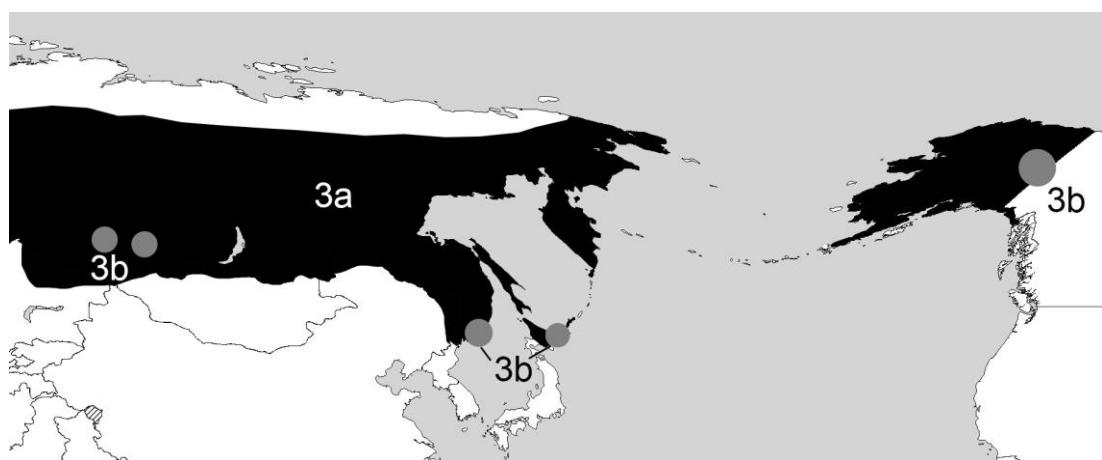


Рис. 4.1. Карта возможных путей расселения бурого медведя. А – возможное распространение гаплотипов группы 3b; Б – давление со стороны новых вселенцев 3a после окончания ПЛМ; В – более позднее распространение гаплотипов группы 3a и остаточные рефугиумы гаплотипов 3b

Факт наличия небольшого числа слабо различающихся гаплотипов на обширной территории, наряду с низким нуклеотидным и высоким гаплотипическим разнообразием для вида в целом, указывает на то, что бурый медведь в результате последнего этапа своей истории испытывал серьезные снижения численности с последующим быстрым расселением по территории современного ареала. Это подтверждено рядом популяционно-демографических статистик на основании анализа протяженного участка митохондриального генома (Korsten et al., 2009). В данной работе указывается, что после отделения подгруппы гаплотипов 3а (~26000 лет назад), она испытала серьезное расширение, которое произошло сразу после окончания последнего ледникового максимума (примерно 22000 – 17000 лет назад) (рис. 4.1). Причем популяция основатель прошла серьезное демографическое изменение путем «бутылочного горлышка» перед расселением.

Найдка редкого на сегодняшний день типа гаплотипов на территории Приморского края частично проясняет пути расселения бурого медведя в плейстоценовый период на дальневосточной части ареала и дает более широкую картину генетического разнообразия евразийской материковой популяции. Принимая во внимание современное распространение похожих гаплотипов (территория Аляски и о. Хоккайдо), был сделан вывод, что бурый медведь подгруппы 3а мог расселиться из северных и центральных областей ареала в Азии к южной его периферии, а также на восток до Северной Америки (Барышников, 2007). Это могло быть результатом демографических событий (например, рост численности популяции) и палеогеографических факторов, поэтому популяции группы 3в были вытеснены из центральной части ареала последующей волной заселения (Matsuhashi et al., 1999, 2001; Miller et al., 2006; Korsten et al., 2009). Давление со стороны новых вселенцев (гаплотипы подгруппы 3а) оттеснило особей со старым типом гаплотипов (подгруппа 3в) в некие рефугиумы, где они и остаются до сих пор (рис. 4.1Б, 4.1В). Хотя и не стоит исключать тот факт, что особи бурого медведя подгруппы 3а могли также расселиться из лесных рефугиумов к югу от «холодных территорий» (Lattin, 1957), обладая, возможно,

большим селективным преимуществом перед подгруппой 3в (рис. 4.1Б). И в результате, сегодня мы можем наблюдать присутствие гаплотипов подгруппы 3в исключительно в краевых популяциях (Korsten et al., 2009; Davison et al., 2011; Гуськов и др., 2013).

Вероятнее всего, на юге Дальнего Востока в позднем плейстоцене и сформировался такой рефугиум, наличие которого проиллюстрировано в генетических работах на растениях и животных (Крюков, 2010; Sakka et al., 2010; Kim et al., 2013; и др.). Особи со «старым» типом гаплотипов были вытеснены туда расширяющейся волной особей с «новым» типом – 3а, которые активно заселяли эту территорию и формировали современные границы ареала (рис. 4.1Б). Данные предположения о наличии некоего рефугиума у медведя на территории юга Дальнего Востока России высказывались и раньше (Korsten et al., 2009; Davison et al., 2011), но для их обоснования не хватало материала с этой территории. При рассмотрении палеографических данных для южной части российского Дальнего Востока (гл. 2), мы видим, что события периода последнего ледникового максимума (ПЛМ) (26 000 лет назад), могли дать толчок к формированию зоны переживания на южной периферии современного дальневосточного ареала бурого медведя.

В пользу гипотезы о подобном распространении гаплотипов группы 3а можно привести еще одно замечание. В работах на других видах млекопитающих, таких как темная полевка *Microtus agrestis* (Jaarola, Searle, 2002), обыкновенная летяга *Pteromys volans* (Oshida et al., 2005), а также малая и обыкновенная бурозубки *Sorex minutus* и *Sorex araneus* (Bilton et al., 1998), выявлены филогеографические модели, схожие с описанной нами в том числе. Как и в случае с бурым медведем, современные популяции этих видов обладают выраженным материнским (основным) гаплотипом, широко распространенным в северной континентальной Евразии (рис. 4.2).

Сходства, найденные между картинами филогеографии всех этих пяти видов, указывают, что эта модель может представлять собой более общую модель филогеографии млекопитающих в северной континентальной Евразии: быстрое

расширение материнской линии на обширной территории северной Евразии из единого рефугиума без каких-либо серьезных препятствий для распространения.

Кроме того, аналогичные результаты были получены для нескольких видов птиц: большой пестрый дятел *Dendrocopos major* (Zink et al., 2002), береговушка *Riparia riparia* (Pavlova et al., 2008), перевозчик *Actitis hypoleucos* (Zink et al., 2008) и растений (дриада восьмилепестная, *Dryas octopetala*, Skrede et al., 2006), подчеркивая общность этой филогеографической модели распространения для многих видов животных и растений.

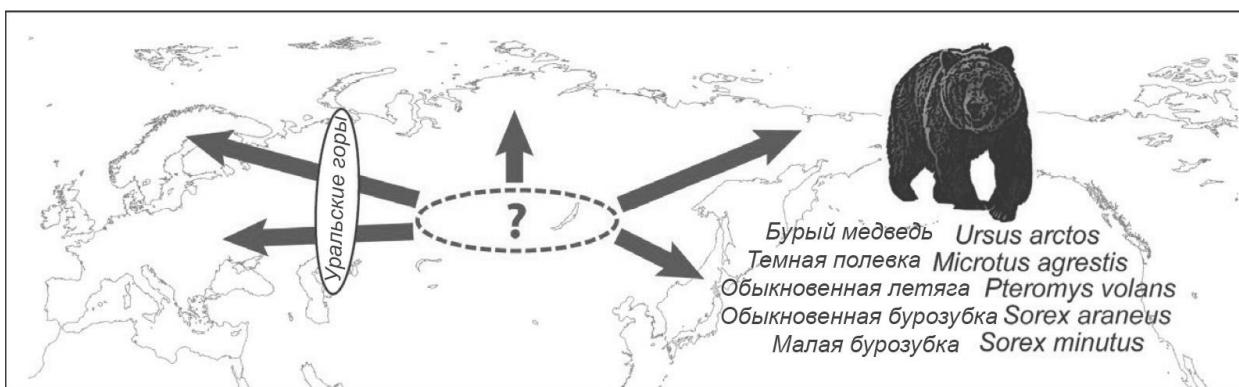


Рис. 4.2. Схематическое представление послеледниковой модели миграции для млекопитающих в северной континентальной Евразии. Стрелки указывают приблизительные пути миграции из ледниковых рефугиумов в Европе и Азии. Точные места рефугиумов в Азии неизвестны, поэтому участки изображены вопросительным знаком и не имеют конкретных географических привязок. Перечислены виды, обладающие аналогичной моделью расселения (по Korsten et al., 2009)

Ранее в исследованиях по филогеографии бурого медведя указывалось, что некоторые особи из удаленных друг от друга мест обитания филогенетически ближе друг к другу, чем особи из одного региона (Matsuhashi et al., 2001). В упомянутой работе отмечено, что родство медведей Аляски и Японии может указывать на их миграцию из Евразии через Берингов мост на Аляску. При этом часть животных из этой линии могли мигрировать через Сахалин на Хоккайдо

(рис. 4.3). На основании присутствия на Хоккайдо трех генетических групп, Матсухаши с соавт. (Matsuhashi et al., 2001) предположили, что заселение происходило тремя волнами и каждый раз через Сахалин. Часть животных из мигрировавшей через Сахалин линии могли отделиться и остаться в Приморском крае. Причем на филогенетических реконструкциях приморские образцы лежат ближе к образцам с Аляски, нежели к японскими. Данная модель миграции не уникальна для бурого медведя. Например, для обыкновенной летяги *Pteromys volans* (Oshida et al., 2005), сибирского бурундука *Tamias sibiricus* (Lee et al., 2008) и соболя *Martes zibellina* (Kinoshita et al., 2015) также описаны схожие схемы миграции на японские острова через о. Сахалин.

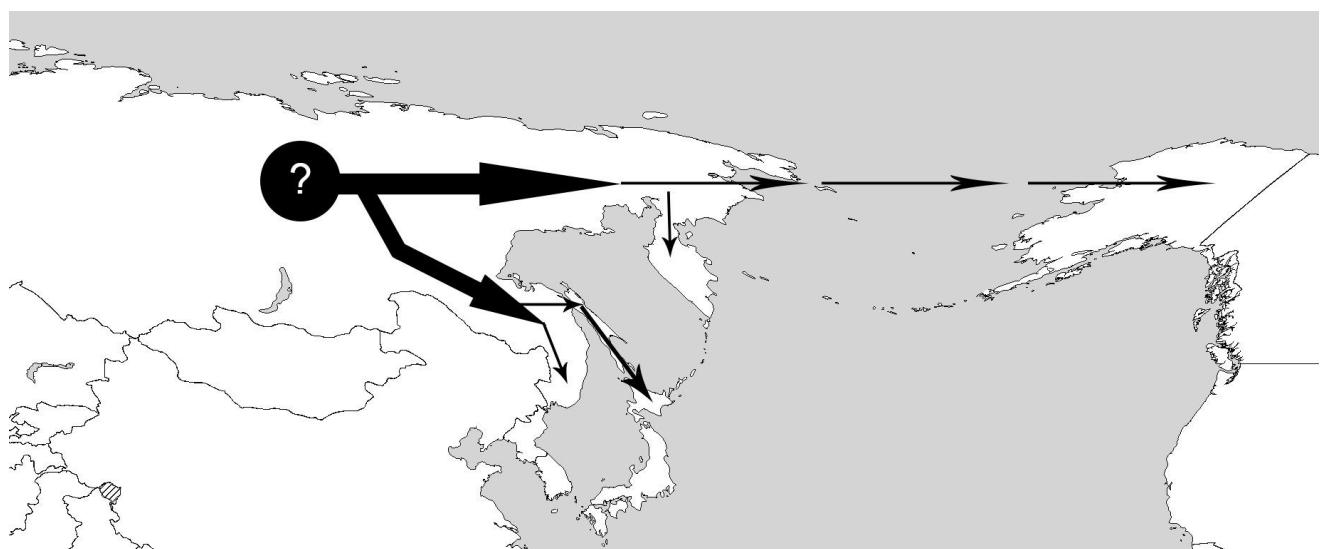


Рис. 4.3. Схематическое изображение предполагаемых путей распространения бурого медведя в восточной части ареала и отделение южной ветви от основного миграционного потока в Северную Америку (по Matsuhashi et al., 2001 с собственными дополнениями)

Следует отметить еще и тот факт, что вселение медведей на Камчатку не очень хорошо изучено (Korsten et al., 2009; Саломашкина и др., 2014). Отмечается, что во время последнего ледникового максимума (ПЛМ) Камчатка была в основном покрыта льдом (Bigg et al., 2008), поэтому данная область была

непригодной для проживания там бурых медведей в то время. После ПЛМ, когда экологические условия стали более благоприятными для медведя, часть евразийской популяции заселила Камчатку. Особи, ставшие впоследствии гаплотипами-основателями популяции, вероятно, быстро заняли большую часть зон обитания и при этом были ограничены в дальнейшем притоке генов из евразийской популяции. В целом, на сегодняшний день, мы видим присутствие на филогенетических реконструкциях собственной группы гаплотипов полуострова Камчатка, а также особей с основным гаплотипом из евразийской популяции или близким к нему (Korsten et al., 2009). Вероятнее всего они происходят от общего предка и их расхождение связано с различными путями миграций и условиями отбора после последнего ледникового максимума (Korsten et al., 2009). Хотя наличие двух типов гаплотипов на полуострове может означать наличие в прошлом двух волн вселения. По другой точке зрения, п-ов Камчатка не весь был покрыт ледником (рис. 4.4) (Lattin, 1957). На побережье лед никогда не заступал и там могли сохраниться относительно более «древние» гаплотипы медведей из евразийской популяции, пришедшие туда раньше, а ледник мог ограничить приток генов. Впоследствии ледник отступил, и на полуостров вновь вселились медведи с новыми гаплотипами.

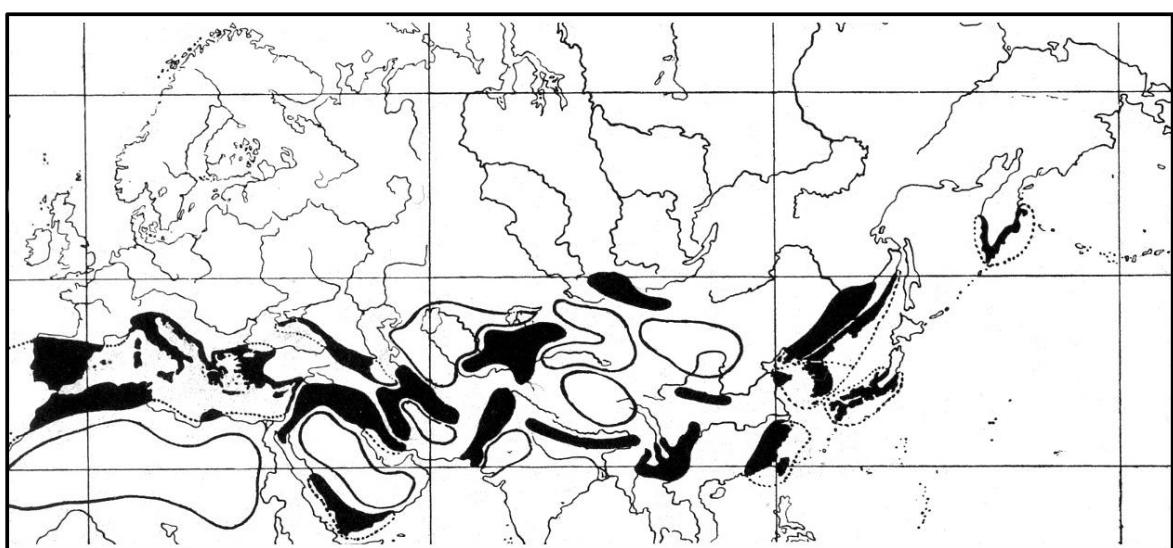


Рис. 4.4. Лесные рефугиумы Голарктики во время ПЛМ (отмечены черным) (Lattin, 1957)

Бореальные виды имеют сложную историю колонизации островов западной части Тихого океана. Фауна Сахалина, Хоккайдо и южных Курильских островов схожа с таковой континентальной части российского Дальнего Востока, а сухопутные мосты, появлявшиеся в течение большинства ледниковых периодов, позволяли множеству организмов мигрировать на эти острова (Dobson, 1994; Millien-Parra et al., 1999; Kawamura, 2007). Так или иначе, большинство видов животных мигрировало либо в период конца среднего плейстоцена (например, белка-летяга *Pteromys volans*, красно-серая полевка *Myodes rufocanus*, заяц-беляк *Lepus timidus*), либо в эпоху позднего плейстоцена (например, соболь *Martes zibellina*, восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae*). Но большая часть обследованных видов претерпевала лишь одну колонизацию Хоккайдо, в то время как описано несколько волн заселения этого острова в среднем и позднем плейстоцене для обыкновенной лисицы *Vulpes vulpes* (Inoue et al., 2007) и бурого медведя *Ursus arctos* (Matsuhashi et al., 1999, 2001; Korsten et al., 2009; Hirata et al., 2013). Примечательно, что для Сахалина все же приводятся виды, которые претерпели вторичную колонизацию на этот остров (например, красно-серая полевка *Myodes rufocanus*, восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae*, крошечная буровзубка *Sorex minutissimus*), но по каким-либо причинам не смогли заселить повторно Хоккайдо (Павленко, 1989; Iwasa et al., 2000; Serizawa et al., 2002; Sakka et al., 2010; Abramson et al., 2012; Ohdachi et al., 2012). Аналогичная картина сосуществования на Сахалине «старых» мигрантов и «новых» приводится для сибирского углозуба *Salamandrella keyserlingii* (Matsui et al., 2008; Poyarkov, Kuzmin, 2008; Malyarchuk et al., 2011, 2013) и черной вороны *Corvus corone* (Kryukov et al., 2012). Таким образом, мы видим, что для многих современных популяций бореальных видов было характерно несколько событий миграции и колонизации.

С другой стороны, в результате нашего анализа на о. Сахалин были найдены следы только одной из трех волн заселения, известных для центрального Хоккайдо, что может подтвердить пока лишь последнюю волну вселения медведя на Хоккайдо через этот остров. Мы не нашли на о. Сахалин гаплотипов кластера

3b, что можно объяснить скорее малой выборкой с этого острова, чем мало вероятным исчезновением их из значительной по размерам островной популяции по случайным причинам, таким как дрейф генов. Заселение Хоккайдо через о. Сахалин подтверждается наличием бурого медведя на о-ве Хоккайдо и южных Курилах и его отсутствием на южных японских островах. Хотя, по данным палеонтологов, по крайней мере 17 тыс. лет назад бурый медведь мог быть на острове Хонсю (Ohdachi et al., 2009). Это подтверждается находками в районе озера Ножири (Nojiri), которые относятся к позднему плейстоцену. Хотя и не стоит исключать тот факт, что подобные останки могло занести туда течением, как это было описано для находок останков мамонтов (Takahashi et al., 2006) (рис. 4.5). Возможно, что изучение генетического разнообразия и палеонтологических находок на о-ве Сахалин сможет дать ответы на вопросы относительно расселения бурых медведей в данной части ареала.

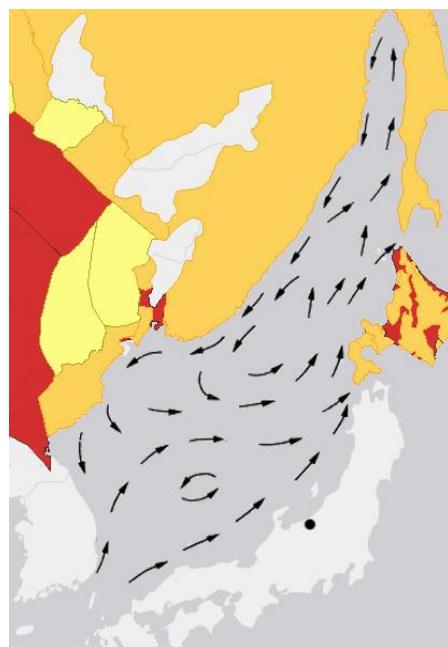


Рис. 4.5. Течения в Японском море и карта современного ареала бурого медведя юга Дальнего Востока. Точкой отмечено место находки ископаемых останков медведя на острове Хонсю (Ohdachi et al., 2009). Цветом отмечены зоны ареала: оранжевый – современное распространение, желтый – возможное обитание, красный – исторические местообитания (по данным IUCN Red List, 2015)

Сравнивая наши генетические данные с результатами крациометрического исследования, мы не наблюдаем никакой корреляции между ними. По данным строения мтДНК образцы делятся на свои группы, а по морфологическим - на свои. Схожего распределения не наблюдается, в области распространения одной группы гаплотипов могут находиться ареалы нескольких подвидов, и наоборот, на территории обитания одного подвида может быть несколько групп митохондриальных гаплотипов. На филогенетических реконструкциях также не выделяется монофилетических групп, соответствующих какому-либо одному подвиду дальневосточной части ареала.

Сравнение полученных генетических данных с нынешним распределением подвидов на Дальнем Востоке России оставляет много вопросов. Если принять, что генетические признаки для такого крупного вида на данной территории подвержены меньшей изменчивости, чем морфологические критерии, и строить систематику с учетом генетических признаков, следует пересмотреть всю таксономическую систему бурого медведя на дальневосточной части и на всем ареале и дополнить новыми диагнозами уже существующие описания подвидов. И это не первое предложение по ревизии подвидовой системы для бурого медведя. С течением времени, наработкой новых данных, развитием молекулярно-генетических технологий в систематике и изменением концепции подвида число подвидов медведя сократилось до 16 для всего ареала (Wilson, Reeder, 2005; Wozencraft, 2005). Хотя ранее только для одной Северной Америки выделяли до 90 подвидов (Merriam, 1918).

Не стоит пренебрегать еще и тем фактом, что морфологические признаки зависят не от митохондриального генома, а от ядерного, в большинстве отражающего адаптации. Поэтому несовпадение картины по митохондриальным гаплотипам и морфологии не удивительно. Анализ изменчивости ядерных генов может дать лучшее сравнение с морфологическими критериями, нежели мтДНК. В нашей же работе основной задачей было выяснение филогеографической структуры популяции бурого медведя на дальневосточной части ареала.

Выбранные нами митохондриальные маркеры прекрасно подходят для изучения генетического разнообразия, в том числе хорошо отражают события изоляции и расселения. Поэтому большинство генетических работ на медведе выполнено именно на этих маркерах и в генетических банках имеется множество материала для сравнения, который мы также использовали в работе.

В соответствии с проведенными исследованиями и полученными данными можно сделать заключение о том, что распределение разных морфологических и генетических форм бурого медведя по ареалу не соответствует друг другу. Сопоставлять эти данные напрямую не представляется возможным. Единственным способом проверки положения о соответствии морфологических и каких-либо генетических показателей было бы проведение сквозного морфогенетического исследования на одних и тех же образцах с использованием не только митохондриальных, но и ядерных генов.

Описанная ранее модель распространения бурого медведя в северной континентальной Евразии не претерпела больших изменений. Доподлинно известно, что бурый медведь испытывал серьезное изменение численности в позднем плейстоцене, приведшее к активному расширению ареала обитания. При этом на юго-восточной части азиатского ареала заселение островов происходило в несколько волн и каждый раз через Сахалин. К сожалению, мы не имели материала с Шантарских островов, поэтому не можем делать выводы об их заселении. Часть животных из этих миграционных волн заселяли и южную часть материкового Дальнего Востока, что и сформировало современный облик популяции.

Обнаружение новой, ранее неизвестной (для этой части ареала) группы митохондриальных гаплотипов бурого медведя на юге Приморского края еще раз подтверждает значимость исследования данного региона. Это ставит новые задачи как сохранения современного разнообразия геномов медведя в Приморье, так и более тщательного изучения палеонтологического материала и "древней" ДНК. Это позволит прояснить историю формирования генетической структуры популяции медведей, а также построить современную гипотезу его

распространения в этой части ареала. Дальнейшие исследования этого региона могут дать более четкую картину морфологического и генетического разнообразия и предоставить новые данные о заселении бурым медведем материковых областей востока России и островов западной части Тихого океана.

## Выводы

1. В результате разработки схемы определения возраста бурого медведя по краинологическим характеристикам исследованные черепа были разделены на шесть возрастных групп. Для изучения географической изменчивости должны использоваться только особи старше шести лет.

2. Независимо от подвида и географического региона для бурого медведя Дальнего Востока России выявлены две краинометрические группы. Процентное соотношение морфологических групп было индивидуально для разных подвидов и разных регионов. Данные группы характерны как для самцов, так и для самок, но для первых различия выражены сильнее, что вероятно обусловлено вступлением самок в репродуктивный период, связанный с вынашиванием потомства.

3. Анализ последовательностей гена цитохрома *b* и участка контрольного региона мтДНК выявил присутствие на территории Приморского края особей, несущих гаплотипы редкой подгруппы 3b, обнаруженные на материковой части дальневосточного ареала впервые. Установлено повышение генетического разнообразия медведя на юге Сихотэ-Алиня по сравнению с остальной дальневосточной территорией.

4. Общие закономерности изменчивости по краинометрическим и генетическим признакам у медведя Дальнего Востока отсутствуют и не могут быть использованы для подвидовой диагностики.

5. Заселение бурым медведем южной части материкового Дальнего Востока проходило в два этапа, причем в позднем плейстоцене на территории Приморского края существовал рефугиум, что подтверждается присутствием древних гаплотипов в южной части Сихотэ-Алиня.

## Список литературы

1. Абрамсон, Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н.И. Абрамсон // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11. – 307–331.
2. Абрамсон, Н.И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов / Н.И. Абрамсон // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. – 2009. – С. 185–198.
3. Абрамсон, Н.И. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию / Н.И. Абрамсон // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2. – 2013. – С. 219–229.
4. Адольф, Т.А. 1949. Рост и развитие медвежат по наблюдениям в Московском зоопарке в 1940 г. / Т.А. Адольф // Тр. Московского зоопарка. – Вып. 4. – С. 78–99.
5. Александров, С.М. Остров Сахалин / С.М. Александров // М.: Наука. – 1973. – 183 с.
6. Александрова, А.Н. Плейстоцен Сахалина / А.Н. Александрова // М.: Наука. – 1982. – 192 с
7. Алексеева, Э.В. Ископаемые кости медведей из пещер острова Сахалин / Э.В. Алексеева // Краеведческий бюллетень. – 1996. – № 1. – С. 80–84.
8. Аристов, А.А., Барышников, Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и Ластоногие / А.А. Аристов, Г.Ф. Барышников // СПб. – 2001. – 560 с.
9. Банникова, А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А.А. Банникова // Журнал Общей биологии. – 2004. – Т. 65. – № 4. – С. 278–305.
10. Барышников, Г.Ф. Медвежьи (Carnivora, Ursidae) / Г.Ф. Барышников // С-Пб: Наука. – 2007. – 541 с.
11. Барышников, Г.Ф., Пузаченко, А.Ю. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, Carnivora) с

Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил / Г.Ф. Барышников, А.Ю. Пузаченко // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2009. – Т. 313. – № 2. – С. 119–142.

12. Барышников, Г.Ф. Изменчивость морфологических признаков бурого медведя (*Ursus arctos*) Евразии во времени и пространстве / Г.Ф. Барышников // Матер. IV Междунар. мамонтовой конф. Якутск: Изд-во «АРГО». – 2010. – С. 115–121.

13. Боескоров, Г.Г., Пузаченко, А.Ю. Географическая изменчивость черепа и рогов лосей (*Alces*, *Arthiodactyla*) Голарктики / Г.Г. Боескоров, А.Ю. Пузаченко // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80. – Вып. 1. – С. 97–110.

14. Велижанин, А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого Океана / А.Г. Велижанин // Доклады АН СССР. – 1976. – Т. 231. – № 1. – С. 205–207.

15. Вшивцев, В.П. Некоторые сведения о буром медведе Сахалинской области и прилегающих территорий / В.П. Вшивцев // Экология, морфология, охрана и использование медведей. М.: Наука. – 1972. – С. 29–32.

16. Гальцев-Безюк, С.Д. О соединении Сахалина с материком и о. Хоккайдо в четвертичное время / С.Д. Гальцев-Безюк // Изв. АН СССР. Сер. географ. – Вып. 1. – 1964. – С. 56–62

17. Гептнер, В.Г. Млекопитающие Советского Союза. Ч. 1. Морские коровы и хищные / В.Г. Гептнер, Н.П. Наумов и др. // М.: Высшая школа. – 1967. – Т. 2. – 1004 с.

18. Голубева, Л.В., Караурова, Л.П. Растительность и климатография плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР / Л.В. Голубева, Л.П. Караурова // М.: Наука. – 1983. – 144 с.

19. Гуськов, В.Ю. Молекулярно-генетические особенности бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 Сихотэ-Алиня / В.Ю. Гуськов, И.Н. Шереметьева, И.В. Серёдкин, А.П. Крюков // Матер. Междунар. мол. конф. «Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы». (Томск, 24–27 сентября 2012). Томск. – 2012. – С. 38–44.

20. Гуськов, В.Ю. Изменчивость митохондриального гена цитохрома  $b$  бурого медведя (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) юга Дальнего Востока России / В.Ю. Гуськов, И.Н. Шереметьева, И.В. Серёдкин, А.П. Крюков // Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 12. – С. 1392–1397.
21. Гуськов, В.Ю. Методика определения возраста бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 по черепу // Успехи наук о жизни. – 2014. – Вып. 8. – № 2. – С. 137-141.
22. Дависон, М. Многомерное шкалирование. Методы наглядного представления данных / М. Дависон // М.: Финансы и статистика. – 1988. – 253 с.
23. Данилов, П.И. Хищные звери Северо-запада СССР / П.И. Данилов, О.С. Русаков, И.Л. Туманов // Л.: Наука – 1979. – 162 с.
24. Завацкий, Б.П. Краниометрическая характеристика енисейской популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) / Б.П. Завацкий // Зоол. журн. – 1978. – Т. 57. – Вып. 2. – С. 308-311.
25. Завацкий, Б.П. К вопросу о продолжительности жизни и сроках наступления половой зрелости бурого медведя // Экология, морфология и охрана медведей в СССР / Б.П. Завацкий // М. – 1981. – С. 19–21.
26. Завацкий, Б.П. Индивидуальная изменчивость и половой диморфизм бурого медведя средней Енисейской тайги / Б.П. Завацкий // Экология, морфология и охрана медведей в СССР. М. – 1981.
27. Завацкий, Б.П. Бурый медведь Енисейской тайги / Б.П. Завацкий // Автореф. канд. дисс. М. –1986. – 24 с.
28. Завацкий, Б.П. Темпы роста бурого медведя в связи с наступлением половой зрелости / Б.П. Завацкий // Экология медведей. Новосибирск: Наука. – 1987. – С. 115–119.
29. Каревская, И.А. Субширотная дифференциация растительности на Дальнем Востоке России в неоплейстоцене (по палинологическим данным) / И.А. Каревская // Актуальные проблемы палеогеографии и стратиграфии плейстоцена. Тезисы Всероссийской научной конференции «Марковские чтения 2010 года». М.: Географический факультет МГУ. – 2010. – С. 38–39.

30. Клевезаль, Г.А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях / Г.А. Клевезаль // М.: Наука. – 1988. – 285 с.
31. Клевезаль, Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих / Г.А. Клевезаль // М.: Т-во научных изданий КМК. – 2007. – 283 с.
32. Корытин, Н.С. Анализ изменчивости размеров годичных слоев в цементе клыка у волка / Н.С. Корытин, В.Н. Габченко // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск. – 1988. – С. 32-33.
33. Короткий, А.М. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен) / А.М. Короткий, Т.А. Гребенникова, В.С. Пушкарь, Н.Г. Разжигаева, В.Г. Волков, Л.А. Ганзей, Л.М. Мохова, В.Б. Базарова, Т.Р. Макарова // Владивосток: Изд-во ДВГУ. – 1996. – 56 с.
34. Кривошеев, В.Г. Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель / В.Г. Кривошеев // М.:Наука. – 1984. – 360 с.
35. Крускал, Дж.Б. Многомерное шкалирование и другие методы поиска структуры / Дж.Б. Крускал // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. – 1986. – С. 301–347.
36. Крюков, А.П. Сравнительная филогеография некоторых позвоночных восточной Палеарктики [Kryukov A.P. Comparative Phylogeographic Patterns of Several Vertebrates in the East Palearctic] / А.П. Крюков // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология [Moscow University Biological Sciences Bulletin]. – 2010. – Т. 65. – № 4. – С. 62–64 [184–186].
37. Куренцов, А.И. Животный мир Приамурья и Приморья / А.И. Куренцов // Хабаровск: Книжное издательство. – 1959. – 263 с.
38. Куренцов, А.И. Зоогеография Приамурья / А.И. Куренцов // М.-Л.: Наука. – 1965. – 156 с.
39. Куренцов, А.И. Зоогеография Дальнего востока СССР на примере распространения чешуекрылых – *Rhopalocera* / А.И. Куренцов // Наука. – 1974. – 160 с.

40. Лазутков, Г.И. Плейстоцен территории СССР: учебное пособие для студентов географических специальностей вузов / Г.И. Лазутков // М.: Высшая школа. – 1989. – 319 с.
41. Лукашов, В.В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ / В.В. Лукашов // М.: БИНОМ. – 2009. – 256 с.
42. Лухтанов, В.А. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики / В.А. Лухтанов, В.Г. Кузнецова // Журнал Общей Биологии. – 2009. – Т. 70. – № 5. – С. 415–437.
43. Лухтанов, В.А. Принципы реконструкции филогенезов: признаки, модели эволюции и методы филогенетического анализа / В.А Лухтанов // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Приложение №2. – С. 39–52.
44. Майр, Э. Популяции, виды, эволюция / Э. Майр // Мир. – 1974. – 460 с.
45. Мазин, А.И. Традиционные верования и обряды эвенков-орочонов (кон. XIX – нач. XX вв.) / А.И. Мазин // Новосибирск. – 1984.
46. Маниатис, Т. Молекулярное клонирование / Т. Маниатис, Э. Фрич, Дж. Сэмбрук // М.: Мир. – 1984. – 474 с.
47. Мейер, М.Н. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевок (род *Microtus*) / М.Н. Мейер // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47. – Вып. 6. – С. 850–859.
48. Мельникова, Е.Н. Филогеография, история расселения и внутривидовая структура европейской рыжей полевки (*Rodentia, Cricetidea*) / Е.Н. Мельникова // Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб. – 2014. – 141 с.
49. Мина, М.В. Рост животных / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль // М.: Наука. – 1976. – 291 с.
50. Назаренко, А.А. О фаунистических циклах (вымирание-расселение-вымирание...). На примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики / А.А. Назаренко // Журнал общей биологии. – 1982. – Т. 43. – № 6.– С. 823-835.

51. Назаренко, А.А. Орнитофаунистический обмен между Южной и Северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл / А.А. Назаренко // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 1. – С. 89–106.
52. Ней, М. Молекулярная эволюция и филогенетика / М. Ней, С. Кумар // Киев: Изд-во КВІЦ. – 2004. – 418 с.
53. Нечаев, В.А. Птицы острова Сахалин / В.А. Нечаев // Ленинград, изд. «Наука». – 1991. – 748 с.
54. Овсякова, Н.Э. Федеральные заказники России / Н.Э. Овсякова, А.К. Федосенко // М.: Центрохоконтроль. – 2001. – 179 с.
55. Огнев, С.И. Звери восточной Европы и северной Азии. Хищные млекопитающие / С.И. Огнев // М.: Главнаука. – 1931. – Т. 2. – 776 с.
56. Павленко, М.В. Внутривидовая дифференциация и геногеография трансферринов восточноазиатской мыши *Apodemus peninsulae* / М.В. Павленко // Современные подходы к изучению изменчивости. – Владивосток. – 1989. – С. 61–73.
57. Павлинов, И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики / И.Я. Павлинов // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Зоологические исследования. Москва: Изд-во МГУ. – 2008. – Т. 49. – С. 343–388
58. Пажетнов, В.С. Бурый медведь / В.С. Пажетнов // М.: Агропромиздат. – 1990. – 215 с.
59. Попова, У.Г. О пережитках культа медведя (уркачак) среди эвенков Магаданской области / У.Г. Попова // История и культура народов Севера Дальнего Востока. М.: Наука. – 1967. – С. 174–181.
60. Пузаченко, А.Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов / А.Ю. Пузаченко // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80. – Вып. 3. – С. 343–357.

61. Пузаченко, Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях / Ю.Г. Пузаченко // М.: Издательский центр "Академия". – 2004. – 416 с.
62. Пузаченко, А.Ю. Изменчивость черепа у слепышей рода *Nannospalax* (Spalacidae, Rodentia) / А.Ю. Пузаченко // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85. – Вып. 2. – С. 235–253.
63. Саломашкина, В.В. Анализ изменчивости контрольного региона мтДНК бурых медведей Сибири: предварительные результаты / В.В. Саломашкина, О.Ю. Тютеньков, Н.С. Москвитина, М.В. Холодова // Мат. Междунар. молодеж. конф. "Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы". Томск. – 2012. – С. 99–102.
64. Саломашкина, В.В. Новые данные о филогеографии и генетическом разнообразии бурого медведя *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 северо-восточной Евразии (анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК) / В.В. Саломашкина, М.В. Холодова, О.Ю. Тютеньков, Н.С. Москвитина, Н.Г. Ерохин // Известия РАН. Серия биологическая. – 2014. – № 1. – С. 30-39.
65. Синицын, В.М. Палеогеография Азии / В.М. Синицын // М.-Л.: Изд-во АН СССР, – 1962. – 268 с.
66. Строганов, С.У. Звери Сибири. Хищные / С.У. Строганов // М.: Изд-во АН СССР. – 1962. – 459 с.
67. Сулимова, Г.Е. ДНК – маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения / Г.Е. Сулимова // Успехи современной биологии. – 2004. – Т. 124. – № 3. – С. 260–271.
68. Тавровский, В.А. Млекопитающие Якутии / В.А. Тавровский, О.В. Егоров, В.Г. Кривошеев, М.В. Попов, Ю.В. Лабутин // М.: Наука. – 1971. – 670 с.
69. Тарасов, С.А. Особенности развития скелета полевок (*Lagurus lagurus*, *Stenocranius gregalis*) / С.А. Тарасов // Зоол. журн. – 1965.– Т. 44. – Вып. 9. – С. 1376–1381.

70. Тарасов, С.А. Определение возраста полевок рентгенологическим методом / С.А. Тарасов // Зоол. журн. – 1966. – Т. 45 – Вып. 8. – С. 1247–1250.
71. Тюляндин, Е.А. Бурый медведь (*Ursus arctos*) Верхневолжья и оптимизация использования его ресурсов / Е.А. Тюляндин // Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб. – 2009. – 163 с.
72. Уиллиамс, У.Т. Методы иерархической классификации / У.Т. Уиллиамс, Д.Н. Ланс // Статистические методы для ЭВМ. М.: Наука. – 1986. – С. 269–301.
73. Фрисман, Л.В. Родентофауна Среднеамурской низменности и прилежащих низкогорий / Фрисман Л.В., Капитонова Л.В., Поляков А.В. // Региональные проблемы. – 2013. – Т. 16. – № 2. – С. 47–53.
74. Холодова, М.В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление / М. В. Холодова // Молекулярная биология. – 2009. – Т. 43. – № 5. – С. 910–917.
75. Чернявский, Ф.Б. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) на Северо-Востоке Сибири / Ф.Б. Чернявский, М.А. Кречмар // Магадан: ИБПС СВНЦ ДВО РАН. – 2001. – 93 с.
76. Шереметьева, И.Н. Географическая изменчивость краинометрических параметров дальневосточной полевки, *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) / И.Н. Шереметьева // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86. – № 6. – С. 751–760.
77. Шереметьева, И.Н. Экотипы, популяции и подвиды сибирской косули, *Capreolus pygargus* Pall., 1771 (Artiodactyla, Cervidae) на дальневосточной части ареала / И.Н. Шереметьева, И.С. Шереметьев // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – № 4. – С. 488–497.
78. Юдин, В.Г. Особенности морфологии бурого медведя Дальнего Востока / В.Г. Юдин // Медведи в СССР. Новосибирск. – 1991. – С. 219–233.
79. Юдин, В.Г. Сахалин и Курильские острова / В.Г. Юдин // Медведи – Bears. Москва. – 1993. – С. 403–419.
80. Abramson, N.I. Phylogeography of the gray red-backed vole *Crassomys rufocanus*. (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from

nonrecombining molecular markers / N.I. Abramson, T.V. Petrova, N.E. Dokuchaev, E.V. Obolenskaya, A.A. Lissovsky // Russian Journal of Theriology. – 2012. – Vol. 11. – P. 137–156.

81. Ahnlund, H. Age determination in the European badger, *Meles meles* L. / H. Ahnlund // Ztschr. Säugetierk. – 1976. – Bd. 41. – № 2. – S. 120-125.
82. Aljanabi, S.M. Universal and rapid salt extraction of high quality genomic DNA for PCR based techniques / S.M. Aljanabi, I. Martinez // Nucl. Acids Res. – 1997. – Vol. 25. – No. 22. – P. 4692–4693.
83. Arbogast, B.S. Mitochondrial DNA phylogeography of the New World flying squirrels (*Glaucomys*): implications for Pleistocene biogeography / B.S. Arbogast // Journal Mammalogy. – 1999. – Vol. 80. – P. 142–155.
84. Arbogast, B.S. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography / B.S. Arbogast, G.J. Kenagy // Journal of Biogeography. – 2001. – Vol. 28. – P. 819–825.
85. Avise, J.C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics / J.C. Avise, J. Arnold, R. Ball et al. // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1987. – Vol. 18. – P. 489–522.
86. Avise, J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species / J.C. Avise // Harvard University Press, Cambridge, MA. – 2000. – 447 p.
87. Awadalla, Ph. Linkage Disequilibrium and Recombination Hominid Mitochondrial DNA / Ph. Awadalla, A. Eyre-Walker, J.M. Smith // Science. – 1999. – Vol. 286. – P. 2524–2525.
88. Bandelt, H.J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H.J. Bandelt, P. Forster, A. Rohl // Mol. Biol. Evol. – 1999. – Vol. 16. – P. 37–48.
89. Barnes, I. Dynamics of Pleistocene population extinctions in Beringian brown bears / I. Barnes, P. Matheus, B. Shapiro, D. Jensen, A. Cooper // Science. – 2002. – Vol. 295. – P. 2267–2270.
90. Baryshnikov, G.F. Taxonomic differentiation of *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) from south Okhotsk Sea islands on the basis of morphometrical analysis of

skull and teeth / G.F. Baryshnikov, T. Mano, R. Masuda // Russian Journal of Theriology. – 2004. – Vol. 3. – No. 2. – P. 77–88.

91. Bidon, T. Brown and polar bear Y chromosomes reveal extensive male-biased gene flow within brother lineages / T. Bidon, A. Janke, S.R. Fain, H.G. Eiken, S. Hagen, U. Saarma, B.M. Hallstroem, N. Lecomte, F. Hailer // Mol. Biol. Evol. – 2014. In press.

92. Bilton, D.T. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization / D.T. Bilton, P.M. Mirol, S. Mascheretti, K. Fredga, J. Zima, J.B. Searle // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 1998. – Vol. 265. – P. 1219–1226.

93. Bigg, G.R. A last glacial ice sheet on the Pacific Russian coast and catastrophic change arising from coupled ice-volcanic interaction / G.R. Bigg, C.D. Clark, A.L.C. Hughes // Earth and Planetary Science Letters. – 2008. – Vol. 265. – P. 559–570.

94. Bon, C. Deciphering the complete mitochondrial genome and phylogeny of the extinct cave bear in the Paleolithic painted cave of Chauvet / C. Bon, N. Caudy, M. de Dieuleveult, P. Fosse, M. Philippe, F. Maksud, E. Beraud-Colomb, E. Bouzaid, Kefi, R., C. Laugier, B. Rousseau, D. Casane, J. van der Plicht, J.M. Elalouf // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2008. – Vol. 105. – No. 45. – P. 17447–17452.

95. Bondarenko, O.V. Quantification of Calabrian climate in southern Primorye, Far East of Russia – An integrative case study using multiple proxies / O.V. Bondarenko, U.I. Blochina, T. Ultesher // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. – 2013. – Vol. 386. – P. 445–458.

96. Bothma, J. du P. Growth and age determination of the cottontail in south Texas / J. du P. Bothma, J.G. Teer, Ch.E. Gates // J. Wildl. Manag. – 1972. – Vol. 36. – No. 4. – P. 1209–1221.

97. Brown, W.M. Mitochondrial DNA sequences of primates: Tempo and mode of evolution / W.M. Brown, E.M. Prager, A. Wang, A.C. Wilson // Journal of Molecular Evolution. – 1982. – Vol. 18. – P. 225–239.

98. Caboń-Raczyńska, K. Studies on the European hare. III. Morphological variation of the skull / K. Caboń-Raczyńska // Acta Theriol. – 1964. – Vol. 9. – No. 17. – P. 249–285.
99. Cattell, R.B. The scree test for the number of factors / R.B. Cattell // Multivariate Behavioral Research. – 1966. – No. 1. – C. 245–276.
100. Cavalli-Sforza, L.L. Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures / L.L. Cavalli-Sforza, A.W. Edwards // Am. J. Hum. Genet. – 1967. – Vol. 19. – P. 233–257.
101. Cracraft, J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation / J. Cracraft // Sinauer Associates, Sunderland. – 1989. – P. 28–59.
102. Dagg, A.I. Fusion of the distal femoral epiphysis in male and female marten and fisher / A.I. Dagg, D. Leach, G. Sumner-Smith // Canad. J. Zool. – 1975. – Vol. 53. – P. 1514–1518.
103. Daly, J.C. Growth, reproduction, and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* pocket gophers / J.C. Daly, J.L. Patton // J. Mammal. – 1986. – Vol. 67. – No. 2. – P. 256–265.
104. Davison, J. Late Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species / J. Davison, S.Y. Ho, S.C. Bray et al. // Quat. Sci. Rev. – 2011. – Vol. 30. – P. 418–430.
105. Davis, M. Hybrids of the polar and Kodiak bear / M. Davis // J. Mammal. – 1950. – Vol. 31. – P. 449–450.
106. Dayhoff, M.O. A model of evolutionary change in proteins. In atlas of protein sequence and structure / M.O. Dayhoff, R.M. Schwartz, B.C. Orcutt // National Biomedical Research Foundation, Silver Spring, MD. – 1978. – P. 345–352.
107. Delisle, I. Conserved primers for rapid sequencing of the complete mitochondrial genome from carnivores, applied to three species of bears / I. Delisle, C. Strobeck // Mol. Biol. Evol. – 2002. – Vol. 19. – No. 3. – P. 357–361.

108. Demboski, J.R. Further perspectives on the Haida Gwaii glacial refugium / J.R. Demboski, K.D. Stone, J.A. Cook // Evolution. – 1999. – Vol. 53. – No. 6. – P. 2008–2012.
109. Dobson, M. Patterns of distribution in Japanese land mammals / M. Dobson // Phylogenetic relationships of Crocidura. Mammal Review. – 1994. – Vol. 24. – P. 91–111.
110. Eck, R.V. Atlas of Protein Sequence and Structure / R.V. Eck, M.O. Dayhoff // Washington, USA: Biomedical Research Foundation. – 1966.
111. Eyre-Walker, A. Does human mtDNA recombine? / A. Eyre-Walker, Ph. Awadalla // Journal of Molecular Evolution. – 2001. – Vol. 53. – P. 430–435.
112. Felsenstein, J. Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuos characters / J. Felsenstein // Am. J. Hum. Genet. – 1973. – Vol. 25. – P. 471–492.
113. Felsenstein, J. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach / J. Felsenstein // Journal of Molecular Evolution. – 1981. – Vol. 17. – P. 368–376.
114. Filatov, D.A. ProSeq: A software for preparation and evolutionary analysis of DNA sequence data sets / D. A. Filatov // Molecular Ecology Notes. – 2002. – Vol. 2. – P. 621–624.
115. Fitch, W.M. On the problem of discovering the most parsimonious tree / W.M. Fitch // Am. Nat. – 1977. – Vol. 111. – P. 223–257.
116. Friend, M. A review of research concerning eye-lens weight as a criterion of age in animals / M. A Friend // N.Y. Fish and Game J. – 1967. – Vol. 14. – No. 2. – P. 152–165.
117. Fu, Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection / Y.X. Fu // Genetics. – 1997. – Vol. 147. – P. 915–925.
118. Gay, S.W. Age-related variation in skull of the puma (*Puma concolor*) / S.W. Gay, T.L. Best // J. Mammal. – 1996. – Vol. 77. – No. 1. – P. 191–198.

119. Gray, A.P. Mammalian hybrids: a check-list with bibliography / A.P. Gray // Commonw. Bur. Animal Breeding Genet., Edinburgh Techn. Communic. – 1972. – No. 10. – P. 1–262.
120. Gyllensten, U. Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice / U. Gyllensten, D. Wharton, A. Josefsson, A.C. Wilson // Nature. – 1991. – Vol. 352. – P. 255–257.
121. Habermehl, K.H. Alterbestimmung bei Wild- und Pelztieren / K.H. Habermehl // Verlag Paul Parey-Hamburg, Berlin. – 1985. – 223 S.
122. Hailer, F. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage / F. Hailer, V.E. Kutschera, B.M. Hallstrom, D. Klassert, S.R. Fain, J.A. Leonard, U. Arnason, A. Janke // Science. – 2012. – Vol. 336. – P. 344–347.
123. Hall, E.R. The mammals of North America / E.R. Hall, R.K. Kelson // New York: Ronald Press Comp. – 1959. – P. 345–1083.
124. Hall, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T.A. Hall // Nucl. Acids. Symp. Ser. – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
125. Harris, S. Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) – an evalution of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes / S. Harris // J. Zool. – 1978. – Vol. 184. – P. 91–117.
126. Hirata, D. Molecular Phylogeography of the Brown Bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia Based on Analyses of Complete Mitochondrial DNA Sequences / D. Hirata, T. Mano, A.V. Abramov, G.F. Baryshnikov, P.A. Kosintsev, A.A. Vorobiev, E.G. Raichev, H. Tsunoda, Y. Kaneko, K. Murata, D. Fukui, R. Masuda // Mol. Biol. Evol. – 2013. – Vol. 30. – No. 7. – P. 1644–1652.
127. Heaton, T.H. An Ice Age refugium for large mammals in the Alexander Archipelago, southeastern Alaska / T.H. Heaton, S.L. Talbot, G.F. Shields // Quaternary Research. – 1996. – Vol. 46. – P. 186–192.
128. Hewitt, G.M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary / G.M. Hewitt // Philosophical Transactions the Royal Society London Biological science. – 2004. – Vol. 359, № 1442. – P. 183–195.

129. Hudson R.R. Gene genealogies and the coalescent process / R.R. Hudson // Oxford Surveys in Evolutionary Biology. – 1991. – Vol. 7. – P. 1–44.
130. Hwang, D.S. A comprehensive analysis of three Asiatic black bear mitochondrial genomes (subspecies *ussuricus*, *formosanus* and *mupinensis*), with emphasis on the complete mtDNA sequence of *Ursus thibetanus ussuricus* (Ursidae) / D.S. Hwang, J.S. Ki, D.H. Jeong, B.H. Kim, B.K. Lee, S.H. Han, J.S. Lee // Mitochondrial DNA. – 2008. – Vol. 19. – No. 4. – P. 418–429.
131. Igarashi, Y. Climate and vegetation change during the late Pleistocene and early Holocene in Sakhalin and Hokkaido, northeast Asia / Y. Igarashi, A.E. Zharov // Quaternary International. – 2011. – Vol. 237. – P. 24–31.
132. Innan, H. Recombination or mutational hot spots in human mtDNA? / H. Innan, M. Nordborg // Molecular Biology and Evolution. – 2002. – Vol. 19. – P. 1122–1127.
133. Inoue, T. Mitochondrial DNA phylogeography of the red fox (*Vulpes vulpes*) in northern Japan / T. Inoue, N. Nonaka, A. Mizuno, Y. Morishima, H. Sato, K. Katakura, Y. Oku // Zoological Science. – 2007. – Vol. 24. – P. 1178–1186.
134. Ishibashi, Y. Phylogenetic relationships among fragmented Asian black bear (*Ursus thibetanus*) populations in western Japan / Y. Ishibashi, T. Saitoh // Conserv. Genet. – 2004. – Vol. 5. – P. 311–323.
135. Iwasa, M.A. Geographic patterns of cytochrome *b* and *Sry* gene lineages in the gray red backed vole *Clethrionomys rufocanus* from Far East Asia including Sakhalin and Hokkaido / M.A. Iwasa, Y. Utsumi, K. Nakata, I.V. Kartavtseva, I.A. Nevedomskaya, N. Kondoh, H. Suzuki // Zoological Science. – 2000. – Vol. 17. – P. 477–484.
136. Jaarola, M. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences / M. Jaarola, J.B. Searle // Molecular Ecology. – 2002. – Vol. 11. – P. 2613–2621.
137. James F.C. Multivariate analysis in ecology and systematic: panacea or Pandora's box? / F.C. James, C.E. McCulloch // Annu. Rev. Ecol. Sys. – 1990. – Vol. 21. – P. 129–166.

138. Kawamura, Y. Last glacial and Holocene land mammals of the Japanese islands: their fauna, extinction and immigration / Y. Kawamura // The Quaternary Research. – 2007. – Vol. 46. – P. 171–177.
139. Keis, M. Complete mitochondrial genomes and a novel spatial genetic method reveal cryptic phylogeographical structure and migration patterns among brown bears in north-western Eurasia / M. Keis, J. Remm, S.Y.W. Ho, J. Davison, E. Tammeleht, I.L. Tumanov, A.P. Saveljev, P. Mannil, I. Kojola, A.V. Abramov, T. Margus, U. Saarma // J. Biogeogr. – 2013. – Vol. 40. – No. 5. – P. 915–927.
140. Kim, S.-I. Phylogeography of Korean raccoon dogs: implications of peripheral isolation of a forest mammal in East Asia / S.-I. Kim, S.-K. Park, H. Lee, T. Oshida, J. Kimura, Y.-J. Kim, S. T. Nguyen, M. Sashika, M.-S. Min // Journal of Zoology. – 2013. – Vol. 290. – P. 225–235.
141. King, C.M. A review of age determination methods for the stoat *Mustela ermine* / C.M. King // Mamm. Rev. – 1991. – Vol. 21. – No. 1. – P. 31–49.
142. Kinoshita, G. Colonization history of the sable *Martes zibellina* (Mammalia, Carnivora) on the marginal peninsula and islands of northeastern Eurasia / G. Kinoshita, J.J. Sato, I.G. Meschersky, S.L. Pishchulina, L.V. Simakin, V.V. Rozhnov, B.A. Malyarchuk, M.V. Derenko, G.A. Denisova, L.V. Frisman, A.P. Kryukov, T. Hosoda, H. Suzuki // Journal of Mammalogy. – 2015. – Vol. 96 – No. 1. – P. 172–184.
143. Klingenberg, C.P. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms / C.P. Klingenberg // Gene. – 2002. – Vol. 287. – P. 3–10.
144. Korsten, M. Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: a general demographic model for mammals? / M. Korsten, S.Y.W. Ho, J. Davison, B. Pähn, E. Vulla, M. Roht, I.L. Tumanov, I. Kojola, Z. Andersone-Lilley, J. Ozolins, M. Pilot, Y. Mertzanis, A. Giannakopoulos, A.A. Vorobiev, N.I. Markov, A.P. Saveljev, E.A. Lyapunova, A.V. Abramov, P. Männil, H. Valdmann, S.V. Pazetnov, V.S. Pazetnov, A.M. Rõkov, U. Saarma // Mol. Ecol. – 2009. – Vol. 18. – P. 1963–1979.

145. Kleppe, K. Studies on polynucleotides: Repair replication of short synthetic DNA's as catalyzed by DNA polymerases / K. Kleppe, E. Ohtsuka, R. Kleppe, I. Molineux, H.G. Khorana // Journal of Molecular Biology. – 1971. – Vol. 56. – P. 341–361.
146. Klevezal, G.A. Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history / G.A. Klevezal // A.A. Balkema, Rotterdam. – 1996. – 274 p.
147. Kondo, R. Incomplete maternal transmission of mitochondrial DNA in *Drosophila* / R. Kondo, Y. Satta, E.T. Matsuura, H. Ishiwa, N. Takahata, S.I. Chigusa // Genetics. – 1990. – Vol. 126. – P. 657–663.
148. Kruskal, J.B. Multidimensional scaling / J.B. Kruskal, M. Wish // Sage University Paper Series: Qualitative Applications in the Social Sciences. – 1978. – No. 11. Sage Publications, Beverly Hills.
149. Kumar, S. MEGA3: Integrated Software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and Sequence Alignment / S. Kumar, K. Tamura, M. Nei // Briefings in Bioinformatics. – 2004. – Vol. 5. – P. 150–163.
150. Kurten, B. Pleistocene mammals of North America / B. Kurten, E. Anderson // New York: Columbia University Press. – 1980. – 443 p.
151. Kutschera, V.E. Bears in a forest of gene trees: phylogenetic inference is complicated by incomplete lineage sorting and gene flow / V.E. Kutschera, T. Bidon, F. Hailer, J.L. Rodi, S.R. Fain, A. Janke // Molecular Biology and Evolution. – 2014. – Vol. 31. – No. 8. – P. 2004–2017.
152. Kvist, L. Paternal leakage of mitochondrial DNA in the great tit (*Parus major*) / L. Kvist, J. Martens, A.A. Nazarenko, M. Orell // Molecular Biology and Evolution. – 2003. – Vol. 20. – P. 243–247.
153. Kryukov, A. Comparative phylogeography of the two crow species, jungle crow *Corvus macrorhynchos* and carrion crow *Corvus corone* / A. Kryukov, L. Spiridonova, S. Nakamura, E. Haring, H. Suzuki // Zoological Science. – 2012. – Vol. 29. – P. 484–492.

154. Lambeck, K. Links between climate and sea levels for the past three million years / K. Lambeck, T.M. Esat, E.-K. Potter // *Nature*. – 2002. – Vol. 419. – P. 199–206.
155. Lattin, de G. Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt / G. de Lattin // *Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Hamburg*. – 1957. – P. 380.
156. Lee, M.Y. Mitochondrial cytochrome *b* sequence variations and population structure of Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*) in Northeastern Asia and population substructure in South Korea / M.Y. Lee, A.A. Lissovsky, S.K. Park, E.V. Obolenskaya, N.E. Dokuchaev, Y.P. Zhang, L. Yu, Y.J. Kim, I. Voloshina, A. Myslenkov, T.Y. Choi, M.S. Min, H. Lee // *Mol. Cells*. – 2008. – Vol. 26 – P. 566–575.
157. Leonard, J.A. Population genetics of ice age brown bears / J.A. Leonard, R.K. Wayne, A. Cooper // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. – 2000. – Vol. 97. – P. 1651–1654.
158. Librado, P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // *Bioinformatics*. – 2009. – Vol. 25. – P. 1451–1452.
159. Lindqvist, C. Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear / C. Lindqvist, S.C. Schuster, Y. Sun, S.L. Talbot, J. Qi, A. Ratan, L.P. Tomsho, L. Kasson, E. Zeyl, J. Aars, W. Miller, O. Ingolfsson, L. Bachmann, O. Wiig // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2010. – Vol. 107. – No. 11. – P. 5053–5057
160. Lønø, Odd. The polar bear (*Ursus maritimus* Ph.) in the Svalbard area / Odd. Lønø // *Norsk Polarinst. Skrifter*. – 1970. – Vol. 149. – P. 1–103.
161. Loreille, O. Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages / O. Loreille, L. Orlando, M. Patou-Mathis, M. Philippe, P. Taberlet, C. Hanni // *Curr. Biol.* 2001. – Vol. 11. – No. 3. – P. 200–203.
162. Malyarchuk, B. A. Polymorphism of the mitochondrial cytochrome *b* gene, phylogeography, and molecular adaptation of the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) / B. A. Malyarchuk, D. I. Berman, M. V.

Derenko, M. A. Perkova, N. A. Bulakhova, T. Grzybowski, A. N. Leirikh // – Biology Bulletin Reviews. – 2011. – Vol. 1. – No. 4. – P. 366–380.

163. Malyarchuk, B. Phylogeny and genetic history of the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Dybowski, 1870) inferred from complete mitochondrial genomes / B. Malyarchuk, M. Derenko, G. Denisova // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2013. – Vol. 67. – P. 348–354.

164. Mandryk, C. Late Quaternary paleoenvironments of Northwestern North America: implications for inland versus coastal migration routes / C. Mandryk, H. Josenhans, D. Fedje, R. Mathews // Quaternary Science Reviews. – 2001. – Vol. 20. – P. 301–314.

165. Marks, S.T. Age determination in black bear / S.T. Marks, A.W. Erickson // J. Wildl. Manag. – 1966. – Vol. 30. – No. 2. – P. 389–410.

166. Masuda, R. Phylogenetic status of brown bears *Ursus arctos* of Asia: a preliminary result inferred from mitochondrial DNA control region sequences / R. Masuda, K. Murata, A. Aiurzaniin, M.C. Yoshida // Hereditas. – 1998. – Vol. 128. – P. 277–280.

167. Masuda, R. Ancient DNA analysis of brown bear (*Ursus arctos*) remains from the archeological site of Rebun Island, Hokkaido, Japan / R. Masuda, T. Amano, H. Ono // Zool. Sci. – 2001. – Vol. 18. – No. 5. – P. 741–751.

168. Matsui, M. Phylogenetic relationships of two *Salamandrella* species as revealed by mitochondrial DNA and allozyme variation (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) / M. Matsui, N. Yoshikawa, A. Tominaga, T. Sato, S. Takenaka, S. Tanabe, K. Nishikawa, S. Nakabayashi // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – Vol. 48. – P. 84–93.

169. Matsuhashi, T. Microevolution of the mitochondrial DNA control region in the Japanese brown bear (*Ursus arctos*) population / T. Matsuhashi, R. Masuda, T. Mano, M.C. Yoshida // Mol. Biol. Evol. – 1999. – Vol. 16. – P. 676–684.

170. Matsuhashi, T. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear *Ursus arctos* / T. Matsuhashi, R. Masuda, T. Mano et al. // Zool. Sci. – 2001. – Vol. 18. – P. 1137–1143.

171. McLellan, B., Reiner, D.C. A review of bear evolution / B. McLellan, D.C. Reiner // Int. Conf. Bear Res. and Manage. – 1994. – Vol. 9. – No. 1. – P. 85–96.
172. Mead, R.A. Age determination in the spotted skunk / R.A. Mead // J. Mammal. – 1967. – Vol. 48. – No. 4. – P. 606–616.
173. Merriam, C.H. Review of the grizzly and big brown bears of North America (genus *Ursus*) with description of a new genus, *Vetularctos* / C.H. Merriam // North American Fauna. US Fish & Wildlife Service. – 1918. – P. 1–137.
174. Millien-Parra, V. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of relict fauna / V. Millien-Parra, J. J. Jaeger // Journal of Biogeography. – 1999. – Vol. 26. – P. 959–972.
175. Miller, C.R. Phylogeography and mitochondrial diversity of extirpated brown bear (*Ursus arctos*) populations in the contiguous United States and Mexico / C.R. Miller, L.P. Waits, P. Joyce // Mol. Ecol. – 2006. – Vol. 15. – P. 4477–4485.
176. Miller, W. Polar and brown bear genomes reveal ancient admixture and demographic footprints of past climate change / W. Miller, S.C. Schuster, A.J. Welch, A. Ratan, O.C. Bedoya-Reina, F. Zhao, H.L. Kim, R.C. Burhans, D.I. Drautz, N.E. Wittekindt, L.P. Tomsho, E. Ibarra-Laclette, L. Herrera-Estrella, E. Peacock, S. Farley, G.K. Sage, K. Rode, M. Obbard, R. Montiel, L. Bachmann, O. Ingolfsson, J. Aars, T. Mailund, O. Wiig, S.L. Talbot, C. Lindqvist // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2012. – Vol. 109. – No. 36. – P. E2382–E2390.
177. Mullis, K.B. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction / K.B. Mullis, F.A. Faloona // Methods Enzymol. – 1987. – Vol. 155. – P. 335–350.
178. Nei, M. The bottleneck effect and genetic variability in populations / M. Nei, T. Maruyama, R. Chakraborty // Evolution. – 1975. – P. 1–10.
179. Ohdachi, S. Growth, sexual dimorphism, and geographical variation of skull dimensions of the brown bear *Ursus arctos* in Hokkaido / S. Ohdachi, T. Aoi, T. Mano, T. Tsubota // Journal of Mammalian Society of Japan. – 1992. – Vol. 17. – No. 1. – P. 27–47.

180. Ohdachi, S.D. The wild mammals of Japan / S.D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M.A. Iwasa, T. Saitoh // Kyoto: Shoukadoh Book Sellers. – 2009. – 544 p.
181. Ohdachi, S. Intraspecific phylogeny and nucleotide diversity of the least shrews, the *Sorex minutissimus*-*S. yukonicus* complex, based on nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene and the control region / S. D. Ohdachi, K. Yoshizawa, I. Hanski, K. Kawai, N. E. Dokuchaev, B. I. Sheftel, A.V. Abramov, I. Moroldoev, A. Kawahara // Mammal Study. – 2012. – Vol. 37. – P. 281–297.
182. Oshida, T. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): implication of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia / T. Oshida, A. Abramov, H. Yanagawa, R. Masuda // Molecular Ecology. – 2005. – Vol. 14. – P. 1191–1196.
183. Pavlova, A. Pleistocene evolution of closely related sand martins *Riparia riparia* and *R. diluta* / A. Pavlova, R.M. Zink, S.V. Drovetski, S. Rohwer // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – Vol. 48. – P. 61–73.
184. Pearson, A.M. The northern interior grizzly bear *Ursus arctos* L. / A.M. Pearson // Canadian Wildlife Service. Report Series. – 1975. – No. 34. – 86 p.
185. Poyarkov, N.A. Phylogeography of the Siberian Newt Salamandrella keyserlingii by mitochondrial DNA sequence analysis / N.A. Poyarkov, S.L. Kuzmin // Russian Journal of Genetics. – 2008. – Vol. 44. – P. 1089–1100.
186. Rausch, R.L. Morphogenesis and age-related structure of permanent canine teeth in the Brown Bear, *Ursus arctos* L., in Arctic Alaska / R.L. Rausch // Ztschr. Morph. Tiere. – 1969. – Bd. 66. – S. 167–188.
187. Riddle, B.R. The molecular phylogeographic bridge between deep and shallow history in continental biotas / B.R. Riddle // Trends in Ecology and Evolution. – 1996. – Vol. 11, №5. – P. 207–211.
188. Rozas, J. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods / J. Rozas, J.C. Sánchez-DelBarrio, X. Messeguer, R. Rozas // Bioinformatics. – 2003. – Vol. 19. – P. 2496–2497.

189. Rzhetsky, A. Theoretical foundation of the minimum-evolution method of phylogenetic inference / A. Rzhetsky, M. Nei // Mol. Biol. Evol. – 1993. – Vol. 10. – P. 1073–1095.
190. Sanderson, G.C. The lens as an indicator of age in the raccoon / G.C. Sanderson // Amer. Midland Natur. – 1961. – Vol. 65. – No. 2. – P. 481–485.
191. Saitou, N. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees / N. Saitou, M. Nei. // Mol. Biol. Evol. – 1987. – Vol. 4. – P. 406–425.
192. Saitou, N. Relative efficiencies of the Fitch-Margoliash, maximum-parsimony, maximum-likelihood, minimum-evolution, and neighbor-joining methods of phylogenetic tree construction in obtaining the correct tree / N. Saitou, T. Imanishi // Mol. Biol. Evol. – 1989. – Vol. 6. – P. 514–525.
193. Sakka, H. Comparative phylogeography of four *Apodemus* species (Mammalia: Rodentia) in the Asian Far East: evidence of Quaternary climatic changes in their genetic structure / H. Sakka, J.P. Quere, I. Kartavtseva, M. Pavlenko, G. Chelomina, D. Atopkin, A. Bogdanov, J. Michaux // Biological Journal of the Linnean Society. – 2010. – Vol. 100. – No. 4. – P. 797–821.
194. Schwartz, M. Paternal inheritance of mitochondrial DNA / M. Schwartz, J. Vissing // The New England Journal of Medicine. – 2002. – Vol. 347. – P. 576–580.
195. Serizawa, K.A spatial aspect on mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia / K.A. Serizawa, H. Suzuki, M.A. Iwasa, K. Tsuchiya, M.V. Pavlenko, I.V. Kartavtseva, G.N. Chelomina, N.E. Dokuchaev, S.-H. Han // Biochemical Genetics. – 2002. – Vol. 40. – P. 149–161.
196. Sheremetev, I.S. Irreversible microevolutionary changes in genotypic composition of sika deer *Cervus nippon* populations in response to vegetation degradation and food shortage / I.S. Sheremetev, I.N. Sheremeteva // Acta Theriol. – 2010. – Vol. 55. – No. 1. – P. 9–26.
197. Sheremeteva, I.N. Skull variation in the Siberian roe deer *Capreolus pygargus* from the Far East: A revision of the distribution of the subspecies / I.N.

Sheremetyeva, I.S. Sheremetyev // European Journal of Wildlife Research. – 2008. – Vol. 54. – P. 557–569.

198. Sheremetyeva, I.N. Morphometric analysis of intraspecific variation in *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in relation to chromosomal differentiation with reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin, 1988, stat. nov. / I.N. Sheremetyeva, I.V. Kartavtseva, L.L. Voyta, A.P. Kryukov, E. Haring // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2009. – Vol. 47. – No. 1. – P. 42–48.

199. Skrede I. Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.) / I. Skrede, P.B. Eidesen, R.P. Portela, C. Brochmann // Molecular Ecology. – 2006. – Vol. 15. – P. 1827–1840.

200. Sládek, J. Možnosti rozlišovania pohlavia a veku medveľa hnedého podľa lebkových a zubných znakov / J. Sládek // Folia Venator. – 1992. – Vol. 22. – P. 175–190.

201. Slatkin, M. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations / M. Slatkin, R.R. Hudson // Genetics. – 1991. – Vol. 129. – P. 555–562.

202. StatSoft, Inc. STATISTICA for Windows (Computer Program Manual). Tulsa, OK: StatSoft, Inc. – 1995.

203. Stewart, J.R. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time / J.R. Stewart, A.M. Lister, I. Barnes, L. Dalén // Proceedings Royal Society B. – 2010. – Vol. 277. – No. 1682. – P. 661–671.

204. Suminski P.P. Der Penisknochen als Altersmerkmal des Raubwildes // Tagungsber. Dtsch. Acad. Landwirtschaftswiss. Berlin. – 1968. – Bd. 104. – S. 205–209.

205. Tajima, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism / F. Tajima // Genetics. – 1989. – Vol. 123. – P. 585–595.

206. Tajima, F. Measurement of DNA polymorphism. In: N. Takahata and A.G. Clark (Eds.) / F. Tajima // Mechanisms of Molecular Evolution. Sinauer Associates, Sunderland, MA. – 1993. – P. 37–59.
207. Talbot, S.L. Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the *Ursidae* / S.L. Talbot, G.F. Shields // Mol. Phyl. Evol. – 1996. – Vol. 5. – P. 477–494.
208. Talbot, S.L. A Phylogeny of the bears (*Ursidae*) inferred from complete sequences of three mitochondrial genes / S.L. Talbot, G.F. Shields // Mol. Phyl. Evol. – 1996. – Vol. 5. – No. 3. – P. 567–575.
209. Takahashi, K. The chronological record of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) in Japan, and its temporary replacement by *Palaeoloxodon naumanni* during MIS 3 in Hokkaido (northern Japan) / K. Takahashi, Y. Soeda, M. Izuho, G. Yamada, M. Akamatsu, C.-H. Chang // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2006. – Vol. 233. – P. 1–10.
210. Tamura, K. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods / K. Tamura, D. Peterson, N. Peterson et al. // Mol. Biol. Evol. – 2011. – Vol. 28. – P. 2731–2739.
211. Thomsen, H.P. Bone growth as an age criterion in the cotton-tail rabbit / H.P. Thomsen, O.A. Mortensen // J. Wildl. Manag. – 1946. – Vol. 10. – No. 2. – P. 171–174.
212. Townsend, J.H. 'Cryptic diversity in Chortis Highland moss salamanders (Caudata: Plethodontidae: Nototriton) revealed using mtDNA barcodes and phylogenetics, with a new species from eastern Honduras / J.H. Townsend, M. Medina-Flores, J.L. Murillo, J.D. Austin // Systematics and Biodiversity. – 2011. – Vol. 9. – No. 3. – P. 275–287.
213. Tsaousis, A.D. Recombination in published animal mtDNA sequences widespread / A.D. Tsaousis, D.P. Martin, E.D. Ladoukakis, D. Posada, E. Zouros // Molecular Biology and Evolution. – 2005. – Vol. 22. – P. 925–933.

214. Tsuruga, H. Estimate of genetic variation in Hokkaido brown bears (*Ursus arctos yesoensis*) by DNA fingerprinting / H. Tsuruga, T. Mano, M. Yamanaka // Jpn. J. Vet. Res. – 1994. – Vol. 42 (3–4). – P. 127–136.
215. Waits, L.P. Mitochondrial DNA phylogeography of the North American brown bear and implications for conservation / L.P. Waits, S.L. Talbot, R.H. Ward, G.F. Shields // Conservation Biology. – 1998. – Vol. 12. – P. 408–417.
216. Walton, K.C. The baculum as an age indicator in the polecat *Putorius putorius* / K.C. Walton // J. Zool. – 1968. – Vol. 156. – No. 4. – P. 533–536.
217. Williams, M. Quaternary Environments / M. Williams, D. Dunkerley, P. De Deckker, P. Kershaw, J. Chappel // Oxford University Press, New York. – 1998. – 329 p.
218. Wilson, A.C. Biochemical evolution. / A.C. Wilson, R.L. Cann, T.J. White. // Annu. Rev. Biochem. – 1977. – Vol. 46. – P. 573–639.
219. Wilson, D.E. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference / D.E. Wilson, D.A. Reeder // 3 rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press. – 2005. – 2142 p.
220. Wozencraft, W.C. Order Carnivora. In Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (eds.) Mammal Species of the World, Third Edition / W.C. Wozencraft // The Johns Hopkins University Press, Baltimore. – 2005. – P. 532–628.
221. Yoneda, M. Sexual dimorphism and geographic variation in the skull of the Ezo brown bear (*Ursus arctos yesoensis*) / M. Yoneda, H. Abe // Memoirs of Faculty of Agriculture Hokkaido University. – 1976. – Vol. 9. – P. 265–276.
222. Zink, R.M. Bird species diversity / R.M. Zink // Nature. – 1996. – Vol. 381. – P. 566.
223. Zink, R.M. Phylogeographic patterns in the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* across Eurasia / R.M. Zink, S.V. Drovetski, S. Rohwer // Journal of Avian Biology. – 2002. – Vol. 33. – P. 175–178.
224. Zink, R.M., Mitochondrial phylogeographies of five widespread Eurasian bird species / R.M. Zink, A. Pavlova, S.V. Drovetski, S. Rohwer// Journal of Ornithology. – 2008. – Vol. 149. – P. 399–413.

**Приложение. Информация к морфологическому материалу черепов.**

Таблица 1.

Места сбора, пол и возраст образцов, коды и коллекционные номера музеев, в которых хранится материал

Порядковый номер	Код	Коллекционный номер	Пол	Возраст	Места сбора образцов
1	V	322	M	12-14	—
2	V	167	—	12-14	—
3	Tom	177	—	15-18	—
4	Tom	—	—	4-6	—
5	Tom	—	—	4-6	—
6	SPb	16912	F	6-11	—
7	V	318	—	6-11	—
8	Tom	—	—	—	—
9	Tom	—	—	—	—
10	T	79	—	6-11	—
11	N	22814(2219)	F	4-6	Ленинградская обл., окр. Тихвина
12	N	22815(4121)	—	15-18	Новосибирская обл., р. Ичи, прав. Прит. Р. Тары
13	N	22654(4126)	—	15-18	Новосибирская обл., р. Томчатка
14	N	13913	—	15-18	Новосибирская обл., Северный р-он
15	N	60686	—	4-6	Новосибирская обл., Тогучинский р-он, Саланрский кряж, Пихтовый гребень
16	N	54211	—	6-11	Новосибирская обл., Удинский р-он, окр. Оз. Удинское
17	Tom	172 (38)	F	4-6	Томская обл., Томск, окр. Воронов. р.
18	Tom	34 или 168 или 3599	—	6-11	Томская губ., Кузнецкий уезд, в 15 в. от с. Крапивенского, Мунгодской волости
19	Tom	178 (Н310)	—	12-14	Томская губ., Кузнецкий уезд, д. Кузедеево
20	N	22822(4516)	F	4-6	Томская обл. Нарым, ср. теч. р. Васюгана

Продолжение таблицы 1.

21	N	22823	F	12-14	Томская обл. р. Вартовская
22	N	22824	—	6-11	Томская обл., р. Васюган
23	Ru	10	—	15-18	Томская обл., Бакчарский р-н
24	Ru	—	—	15-18	Томская обл., Бакчарский р-н
25	Ru	68	—	15-18	Томская обл., Бакчарский р-н
26	Ru	62	—	15-18	Томская обл., Бакчарский р-н
27	Ru	61	—	15-18	Томская обл., Бакчарский р-н
28	Tom	43813	M	15-18	Томская обл., д. Пудино
29	Tom	—	M	6-11	Томская обл., Зырянский район
30	Tom	№ 4	M	15-18	Томская обл., Зырянский район, окр. д. Тукая
31	Ru	—	—	15-18	Томская обл., Кожевниковский район
32	Ru	—	—	6-11	Томская обл., Кожевниковский район
33	Ru	—	—	15-18	Томская обл., Кожевниковский р-н
34	Tom	165	—	12-14	Томская обл., Колпашевский р-он, р. Елтырева
35	Tom	—	—	4-6	Томская обл., Парабельский район, дер. Талиновка
36	Tom	—	M	15-18	Томская обл., Первомайский район
37	Tom	—	M	15-18	Томская обл., Первомайский район
38	Tom	№ 5	M	4-6	Томская обл., Первомайский р-н, дер. Калмаки
39	Tom	—	M	15-18	Томская обл., Тегульдетский р-н, пос. Красный Яр
40	Ru	—	—	15-18	Томская обл., Томский р-он
41	Tom	43815	—	4-6	Томская обл., пос. 86 квартал
42	Tom	№ 9	M	6-11	Томская обл., Чайнский р-н, окр. пос. Сухой Лог, СПК «Иксинское»
43	Tom	6373 или 203	F	4-6	Томская обл., д. Ущерб в 45 верстах от г. Томск
44	Tom	3297 (Н318)	—	4-6	Томская обл., Окр. г. Томска
45	Tom	2629	—	12-14	Томская обл., Колпашевский р-он, долина р. Шудельки, окр. Яковлевки
46	Tom	2627	—	6-11	Томская обл., Колпашевский р-он, р. Шуделька
47	N	10775	—	4-6	Алтай, Верхняя Угала, прав. Прит. Р. Пыжи

Продолжение таблицы 1.

48	N	10773	M	15-18	Алтай, п. Кандюрино
49	N	10772	M	15-18	Алтай, п. Кандюрино, прав. бер. Р. Пыжи
50	N	10774(№2)	M	15-18	Алтай, п. Кандюрино, ср. теч. Р. Пыжи
51	N	22813	M	4-6	Алтай, р. Нырна, приток Уйменя
52	M	S34940	M	15-18	Алтай, Телецкое оз., пос. Яйлю
53	N	22651	M	12-14	Алтай, Телецкое озеро
54	N	22657	—	15-18	Алтай, Телецкое озеро
55	N	4150	M	4-6	Алтай, Телецкое озеро
56	N	4435	—	4-6	Алтай, Телецкое озеро
57	N	22648	—	15-18	Алтай, Телецкое озеро, уроч. Турочан
58	N	10776	—	15-18	Алтайский край
59	N	10771	M	15-18	Алтайский край р. Кыгу, приток р. Абакан
60	SPb	31514	M	15-18	Алтай, Телецкое оз.
61	M	S34971	F	15-18	Алтай, Телецкое оз., устье р. Камги
62	M	S34972	M	4-6	Алтай, Верховья р. Сары-Кол, истоки Кыги (ок. 30 км к В от юж. конца Телецкого оз.)
63	N	47133	F	15-18	Хакасия (Красноярский край) вер. Р. Большой Абакан
64	N	13570	M	15-18	Хакасия, верх. Р. Большой Абакан, уроч. Деве
65	N	22830(4529)	M	15-18	Хакасия, дол. Р. Абакан
66	N	22831(3539)	F	4-6	Хакасия, р. Абакан
67	N	59373	M	6-11	Хакасия, Таштынский р-он, верх. Р. Еринат, гора Кос-Бажи
68	Tom	21-1	—	4-6	Тыва, высота 1900 метров над у.м.
69	N	22826	—	6-11	Тыва, ср.теч. Р. Бий-Хем
70	N	22915(4807)	—	4-6	Красноярский край
71	N	22918	F	6-11	Красноярский кр., Ермаковский р-он, р. Кузпаевка, лев. Пр. р. Танзыбей
72	M	S34952	—	15-18	Красноярский кр., тайга по р. Бирюсе
73	N	22832	M	6-11	Красноярский кр., Усинский р-он, хр. Игарки

Продолжение таблицы 1.

74	Tom	?	—	15-18	Красноярский кр., р. Сым
75	M	S113733	—	15-18	Красноярский кр., Эвенкия, Ванавара
76	N	22916	F	12-14	Красноярский кр., Таймырский авт. округ, Енисей, Дудинка
77	N	22827(4149)	—	15-18	Красноярский кр., Таймырский авт. округ, ср. теч. Р. Соленой, пр.пр. р. Б. Хеты (левобер. Енисея)
78	N	22829(3433)	M	4-6	Красноярский кр., Восточные Саяны, прит. р. Агула
79	N	22813(2213)	M	6-11	Таджикистан, Гиссарский р-он, хр. Ванзоб
80	N	22820	M	4-6	Таджикистан, Гиссарский хр. Ущелье Кандара
81	N	22656(2553)	F	6-11	Киргизия, Александровский хр., ущ. Ак-Су
82	N	22821(4109)	M	12-14	Киргизия, Таласский Ала-Тау, р. Аксу
83	N	10811	—	15-18	Забайкальский кр., Бурятия, Кабанский р-он, ниж.теч. р. Выдриной
84	N	10816	F	6-11	Забайкальский кр., Бурятия, хр. Б. Хамар-Дабан, р. Сохокто
85	N	10814	—	4-6	Забайкальский кр., Бурятия, хр. Б. Хамар-Дабан, р. Ушановка
86	N	10813?	M	12-14	Забайкальский кр., Бурятия, хр.М. Хамар-Дабан, Джидинский р-он, р. Барун-Сикохта
87	N	10813?	—	12-14	Забайкальский кр., Бурятия, хр.М. Хамар-Дабан, Селенгинский р-он, р. Ехинигто
88	N	22653	—	4-6	Забайкальский кр., хр. Яблоновый
89	M	S105188	M	15-18	Якутия, Оленёкский р-он, озеро Эйк
90	M	S84887	—	12-14	Якутия, пос. Эльгяй
91	M	S84886	—	4-6	Якутия, пос. Эльгяй
92	M	S91763	—	15-18	Якутия, пос. Эльгяй, Сунтарский р-он.
93	M	S95774	M	15-18	Якутия, р. Тюкян
94	M	S95775	M	4-6	Якутия, р. Тюкян
95	V	141	M	12-14	Чукотский авт.окр., с. Марково, Анадырь
96	SPb	6148	M	15-18	Чукотский авт.окр., зал Св. Креста
97	V	16	M	15-18	Магаданская обл., берег Тауйской губы, р. Челомд-жа
98	N	32222	M	6-11	Магаданская обл., Провиденский р-он, уст.р. Эргувээм (берег моря)

Продолжение таблицы 1.

99	Tom	—	—	15-18	Магаданская обл.
100	SPb	21664	M	4-6	Магаданская обл., Ольский р-н, окр. Ямска
101	SPb	28215	—	4-6	Магаданская обл., Охотское море, бух. Пестрая Дресва
102	SPb	28213	—	4-6	Магаданская обл., Колымский хр., р.Букич
103	SPb	28214	M	6-11	Магаданская обл., Колымский хр., сред. теч. р.Туманы
104	UK1	—	—	—	Камчатка
105	M	S1369	—	12-14	Камчатка
106	V	238	M	4-6	Камчатка
107	M	S1714	F	6-11	Камчатка
108	M	S1364	—	6-11	Камчатка
109	M	S1366	—	6-11	Камчатка
110	M	S40572	—	12-14	Камчатка, Кроноцкий зап., бухта Ольга
111	M	S40570	—	15-18	Камчатка, Кроноцкий зап., бухта Ольга
112	M	S40584	M	6-11	Камчатка, Кроноцкий зап., р.Ольга
113	M	S40587	M	6-11	Камчатка, Кроноцкий зап., устье Татьяны
114	M	S6038	—	15-18	Камчатка, мыс Лопатка, найден в тундре у Большого озера
115	M	S93368	F	6-11	Камчатка, оз.Курильское
116	M	S112477	M	6-11	Камчатка, окр. Шивелуч-???
117	M	S93339	F	4-6	Камчатка, Тигильский р-он, р.Утхолок
118	N	25621	M	15-18	Камчатка, Усть-Камчатский р-он, оз. Культучное
119	M	S34957	—	12-14	Амурск.обл., р.Горюн, прит. Амура
120	M	S34956	—	4-6	Амурск.обл., р.Горюн, прит. Амура, близ стойбища Кондон
121	V	172	F	12-14	Амурская обл, Шимановский район
122	V	92	M	12-14	Амурская обл, Шимановский район
123	V	94	M	12-14	Амурская обл, Шимановский район
124	V	267	M	12-14	Амурская обл, Шимановский район
125	V	276	M	12-14	Амурская обл, Шимановский район
126	V	278	M	12-14	Амурская обл, Шимановский район

Продолжение таблицы 1.

127	V	101	—	12-14	Амурская обл, Шимановский район
128	V	240	F	4-6	Амурская обл, Шимановский район
129	V	265	F	6-11	Амурская обл, Шимановский район
130	V	242	M	6-11	Амурская обл, Шимановский район
131	V	262	M	6-11	Амурская обл, Шимановский район
132	M	S122534	—	15-18	Хабаровский кр., Николаевский р-он, окр. пос. Кульги
133	M	S113030	M	15-18	Хабаровский кр., р-он имени П.Осипенко, 52 км от пос. П.Осипенко
134	M	S122533	M	6-11	Хабаровский кр., Тугуро-Чумиканский р-н, ТМС "Бурукан"
135	SPb	27137	M	12-14	Хабаровский кр., зап. скл. Джук-Джура, р.Мая
136	SPb	15147	F	6-11	Хабаровский кр., р.Хор, м. Буге
137	SPb	8791	M	6-11	Хабаровский кр., лиман р. Амур
138	SPb	1781	M	15-18	Хабаровский кр., Ниж. теч. р. Амур, прит. Гарик, дер. Пахеле
139	SPb	27135	—	6-11	Хабаровский кр., Охотское побер., бухта Тукчи
140	SPb	20487	—	15-18	Хабаровский кр., Охотское побер., окр. порта Аян
141	SPb	8779	M	6-11	Хабаровский кр., Татарский пролив, зал Де Кастро
142	M	S14911	—	6-11	Шантарские о-ва, о. Б.Шантар
143	M	S34933	—	6-11	Шантарские о-ва, о. Б.Шантар, верховья р. Средней
144	M	S34931	F	12-14	Шантарские о-ва, о. Б.Шантар, мыс Радужный
145	M	S34930	F	12-14	Шантарские о-ва, о. Б.Шантар, мыс Радужный
146	M	S14912	—	15-18	Шантарские о-ва, о. Б.Шантар, мыс Радужный
147	M	S34935	M	15-18	Шантарские о-ва, о. Б.Шантар, р. Б.Анаур
148	M	S14913	M	15-18	Шантарские о-ва, о. Б.Шантар, устье р. Амуки
149	M	S34928	F	6-11	Шантарские о-ва
150	M	S37603	—	6-11	Шантарские о-ва
151	V	182	F	12-14	Сахалинская обл., о.Сахалин
152	V	220	F	12-14	Сахалинская обл., о.Сахалин
153	V	215	M	12-14	Сахалинская обл., о.Сахалин
154	M	S80867	M	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин

Продолжение таблицы 1.

155	V	183	—	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин
156	V	187	—	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин
157	V	221	—	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин
158	SPb	18388	—	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин
159	SPb	6160	F	4-6	Сахалинская обл., о.Сахалин
160	V	219	M	4-6	Сахалинская обл., о.Сахалин
161	V	230	M	4-6	Сахалинская обл., о.Сахалин
162	SPb	29162	M	4-6	Сахалинская обл., о.Сахалин
163	SPb	6173	—	4-6	Сахалинская обл., о.Сахалин
164	SPb	6198	—	4-6	Сахалинская обл., о.Сахалин
165	SPb	6199	—	6-11	Сахалинская обл., о.Сахалин
166	V	193	M	6-11	Сахалинская обл., о.Сахалин
167	SPb	29163	M	6-11	Сахалинская обл., о.Сахалин
168	V	198	—	6-11	Сахалинская обл., о.Сахалин
169	SPb	6229	M	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин, окр. Тарайха
170	SPb	6209	—	12-14	Сахалинская обл., о.Сахалин
171	SPb	30885	—	12-14	Сахалинская обл., о.Сахалин, п-ов Шмидта, р. Тумь (устье)
172	SPb	30886	—	12-14	Сахалинская обл., о.Сахалин, п-ов Шмидта, р. Тумь (устье)
173	V	257	M	6-11	Сахалинская обл., о.Сахалин, пос. Александровский
174	V	176	F	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин, с. Тымовское
175	V	177	M	15-18	Сахалинская обл., о.Сахалин, с. Тымовское
176	S	2	—	6-11	Сахалинская обл., Смирныховский район, р. Венгери в 1 км выше устья кл. Кривого.
177	S	3	—	6-11	Сахалинская обл., Смирныховский район, р. Венгери
178	S	5	F	6-11	Сахалинская обл., Смирныховский район, р. Венгери, устье
179	S	1	—	4-6	Сахалинская обл., Смирныховский район, река Пурш-Пурш в 3 км выше устья
180	N	32221	—	4-6	Курильские о-ва

Продолжение таблицы 1.

181	M	S60148	—	6-11	Курильские о-ва
182	M	S60147	F	4-6	Курильские о-ва, о. Парамушир
183	SPb	29109	M	6-11	Курильские о-ва, о.Парамушир
184	M	S60144	M	12-14	Курильские о-ва, о. Итуруп
185	M	S60145	F	6-11	Курильские о-ва, о. Итуруп, к/к Косатка
186	N	22816(304)	F	4-6	Курильские о-ва, о. Итуруп
187	SPb	29161	M	6-11	Курильские о-ва, о.Итуруп
188	SPb	36205	—	15-18	Курильские о-ва, о.Кунашир, р.Болышева (приток р.Филатовка), окр. Кордона Филатовский
189	SPb	36204	—	15-18	Курильские о-ва, о.Кунашир, р.Болышева (приток р.Филатовка), окр. Кордона Филатовский
190	V	13 (4)	M	12-14	Приморский кр., Дальнереченский район
191	V	295	M	12-14	Приморский кр., Анучинский район
192	V	109	F	6-11	Приморский кр., Анучинский район
193	SPb	18294	F	4-6	Приморский кр., бассейн р. Иман, р. Колумбэ, 34 км выше устья
194	SPb	18295	F	12-14	Приморский кр., бассейн р. Иман, Сидатун на р. Имане
195	SPb	1230	F	12-14	Приморский кр., Верх. Уссури, р.Сунгачи, близ. оз. Ханка
196	SPb	1430	M	12-14	Приморский кр., Верх. Уссури, р.Сунгачи, близ. оз. Ханка
197	SPb	1231	F	4-6	Приморский кр., Верх. Уссури, р.Сунгачи, близ. оз. Ханка
198	V	312	M	15-18	Приморский кр., Верховья р. Бикин
199	T	9	M	6-11	Приморский кр., Дальнегорский р-н, кл.Правый Толпышев (бас.Джигитовки)
200	V	70	M	6-11	Приморский кр., Дальнереченский район, р.Малиновка
201	V	90	M	12-14	Приморский кр., Дальнереченский район, с. Пожига
202	V	UA5	F	15-18	Приморский кр., Кировка
203	V	UA6	M	—	Приморский кр., кл.Дорофеев, р.Ноти
204	V	309	M	6-11	Приморский кр., Красноармейский район, верховья р. Иман
205	T	20	F	6-11	Приморский кр., Красноармейский р-н, бас. Б.Уссурки, р.Измайлиха

Продолжение таблицы 1.

206	V	268	M	15-18	Приморский кр., Лазовский район
207	V	106	M	15-18	Приморский кр., Ольгинский район
208	V	75	F	4-6	Приморский кр., Ольгинский район
209	V	84	M	12-14	Приморский кр., Ольгинский р-н, с. Фурманово
210	V	83	M	15-18	Приморский кр., Ольгинский р-н, с. Фурманово
211	V	74	F	4-6	Приморский кр., р. Бикин, с. Верхний Перевал
212	V	73	F	6-11	Приморский кр., р. Бикин, с. Верхний Перевал
213	SPb	1223	M	12-14	Приморский кр., р. Уссури
214	SPb	1225	—	12-14	Приморский кр., р. Уссури, близ. дер. Бурри
215	SPb	15148	F	12-14	Приморский кр., р. Хор, устье р. Сукпая
216	SPb	15149	F	4-6	Приморский кр., р. Хор, устье р. Сукпая
217	SPb	1224	M	6-11	Приморский кр., р. Сунгачи, близ. оз. Ханка
218	M	S91718	—	12-14	Приморский кр., Сихотэ-Алинский з-к
219	M	S69161	M	15-18	Приморский кр., Сихотэ-Алинский з-к
220	M	S69162	M	4-6	Приморский кр., Сихотэ-Алинский з-к
221	M	S69159	M	15-18	Приморский кр., Сихотэ-Алинский з-к, р. Фата
222	M	S69164	F	4-6	Приморский кр., Сихотэ-Алинский з-к, р. Фата
223	M	S424663	—	15-18	Приморский кр., Судзухинский зап., б/х Судзухэ
224	V	234	—	12-14	Приморский кр., Тернейский район
225	V	250	—	6-11	Приморский кр., Тернейский район
226	M	S124070	—	15-18	Приморский кр., Тернейский р-н
227	T	32	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н
228	T	35	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н
229	T	10	—	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н
230	T	73	—	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н
231	T	24	M	15-18	Приморский кр., Тернейский р-н
232	T	42	F?	15-18	Приморский кр., Тернейский р-н
233	T	34	M	15-18	Приморский кр., Тернейский р-н

Продолжение таблицы 1.

234	T	8	—	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н
235	T	51	—	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н
236	T	53	—	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н
237	T	54	—	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н
238	T	50	—	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н
239	T	48	F?	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н
240	T	38	M	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н
241	T	49	—	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н
242	T	55	—	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н
243	T	33	M	—	Приморский кр., Тернейский р-н
244	T	41	—	—	Приморский кр., Тернейский р-н
245	T	4	—	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, бас.р.Курума.
246	T	25	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, бас.р.Самарга, р.Пухи, кл.Чирчик
247	T	47	M	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н, бас.р.Серебрянки, кл.Петлёвочный
248	T	40	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, бас.р.Серебрянки, кл.Петлёвочный
249	T	39	—	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, бас.р.Серебрянки, кл.Петлёвочный
250	T	74	—	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, бас.р.Серебрянки, р.Ясная, ур.Майса
251	T	12	—	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, бух.Уполномоченная
252	V	1260	M	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, д. и р. Максимовка
253	T	22	M	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н, кл. Ивановка (приток Амгу)
254	T	21	M	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, кл. Ивановка (приток Амгу)
255	T	27	—	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Амгу
256	T	37	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Амгу, кл.Комсомольский
257	T	31	—	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Кема (сред.теч.)
258	T	46	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Кема, пер.Лунный
259	T	26	M	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Кема, пер.Таёжный
260	T	72	—	4-6	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Серебрянка, кл.Второй в бас.кл.Серебряного

## Продолжение таблицы 1.

261	Т	67	F	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Серебрянка, ур.Чернековка
262	Т	66	M?	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Таёжная
263	Т	36	F	6-11	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Таёжная
264	Т	69	—	—	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Таёжная
265	Т	71	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Таёжная, Корейский
266	Т	68	M	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, р.Таёжная, пер.Берёзовый
267	Т	84	F	12-14	Приморский кр., Тернейский р-н, р. Севастьяновка (бас. Максимовки)
268	V	22	M	6-11	Приморский кр., Ханкайский район, р. Арсеньевка
269	V	28	M	6-11	Приморский кр., Ханкайский район, с. Дворянка
270	V	273	F	4-6	Приморский кр., Чугуевский район
271	V	68	F	6-11	Приморский кр., Чугуевский район
272	V	168	F	6-11	Приморский кр., Чугуевский район, с. Б. Фадеево
273	V	UA3	M	—	Приморский кр., Чугуевский р-н, Кокшаровка
274	V	UA4	M	—	Приморский кр., Чугуевский р-н, Кокшаровка
275	V	UA1	M	—	Приморский кр., Чугуевский р-н, р.Медведка
276	V	UA2	M	—	Приморский кр., Чугуевский р-н, р.Медведка
277	V	UA7	M	—	Приморский кр., Чугуевский р-н, с.Заветное, кл.Дорофеев, р.Торга
278	V	179	F	12-14	Приморский кр., Яковлевский район
279	V	180	M	6-11	Приморский кр., Яковлевский район
280	M	S35000	—	12-14	Приморский кр.
281	M	S34962	—	15-18	Приморский кр.
282	M	S35001	—	15-18	Приморский кр.

Примечание: возраст определяли по собственной методике (Гл. 3, Раздел 3.1).

Таблица 2.

Промеры осевого черепа образцов, использованных в морфологическом анализе. Отсутствующие номера не имели промеров

Порядковый номер	Параметры																			
	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	L9	W10	W11	W12	W13	W14	W15	W16	W17	W18	W19	H20
1	39,8	37,2	35,1	22,6	20,22	15,8	19,33	13,7	7,89	24,05	—	8,8	9,62	7,06	19,26	5,23	9,3	8,53	5,67	12,55
2	33,5	32	30	19,05	17,35	13,6	16,5	12,6	7,53	21,33	11,3	7,7	7,8	6,74	14,87	5,05	9,06	7,58	4,15	9,5
3	34,8	31,3	39,3	19,7	17,6	12,8	16,8	12,2	7,1	21,9	10	7,6	8,3	6,6	16,7	5,1	9,2	7,9	5,1	9,7
4	—	—	—	—	19,1	14,3	17,8	12,8	7,2	20,3	—	7,9	7,1	—	16,2	4,8	8,9	8,1	5,1	—
5	39,6	34,4	32,8	23,5	19,8	15,5	18,9	13,1	7,5	21,5	—	—	8,3	7,7	17,5	5	8,8	7,5	4,9	11,5
6	34	30,1	28,7	19,55	17,73	13,41	16,77	12,07	6,9	19,23	10,17	7,05	6,94	6,61	15,8	4,18	7,7	7,34	4,8	9,5
7	39,5	36,2	—	22,9	19,53	16,55	17,97	14,04	7,74	24,15	11,3	8	9,24	—	18,53	5,61	9,78	9	5,43	11,25
10	33,2	31,2	29,2	18,75	16,7	12,8	16,2	12,76	7,94	20,1	11	7,59	7,58	7,33	15,8	4,8	9,43	7,36	4,8	10,53
11	30,1	—	—	15,5	16,1	12	15,3	11,5	7,2	17,7	9,8	6,7	6,6	—	13,6	4,2	8,1	6,5	4,4	—
12	—	29	—	—	15,4	11,8	—	11,6	7	—	—	—	7,6	—	—	—	8,2	6,8	4,9	—
13	35,6	32,6	30,7	20,5	18,2	13,8	17,4	12,5	7,1	21,6	10,1	7,1	7,5	6,8	16,7	4,3	8,1	7,7	5,3	10,6
14	38,9	—	—	23,8	17,4	13,4	18,2	13	7,7	25,8	10,2	7,8	9,4	—	20,7	4,7	9	8,3	5,5	—
15	37,1	34,3	31,7	20,3	19,3	14,8	18,2	13,5	7,9	18,6	11	7	6,9	7,8	15,9	4,7	8,6	8	5,3	11
16	—	—	—	—	15,3	11,8	14,7	11,8	7,6	—	—	—	6,1	—	—	3,9	7,9	6,7	3,9	—
17	28,9	27,5	25,6	18,2	14,7	10,9	14,3	10,9	7,2	—	9,8	7	6,5	6,3	12,4	3,5	7,8	6,7	4,1	8,2
18	38,9	36,6	34,2	21,1	20	15,3	19,3	14,2	8,1	21,9	—	8,2	9,2	7,6	18,5	4,6	9,2	8,4	4,6	11,1
19	37,3	34,6	32,7	20,1	20,3	14,9	17,7	12,5	7,4	19,7	10,4	7,7	7,7	—	—	4,6	8,7	7,8	5,2	10,2
20	27,3	26,1	24,5	14,2	15,1	10,9	14,1	10,7	7	14,7	9	6,2	5,9	5,5	10,5	3,5	7,4	5,9	4,2	8,2
21	30,1	27,2	25,9	16,6	16,2	11,9	15,5	10,9	6,2	18,3	9,8	7,4	7,2	5,7	13,8	5	7,7	6,4	4,6	8,6
22	—	—	—	15,6	—	11,6	15	11,2	6,9	17	10	7,7	—	—	12,2	4,2	8	6,6	—	—
23	37,8	—	—	21,7	18,5	14	—	—	—	24,3	10,7	7,6	9,5	—	19,4	—	—	8,4	5,7	—
24	39	36,2	—	22,2	20	14,5	—	—	—	24,2	10,6	7,8	8,2	6,9	19,2	—	—	8,6	5,9	10,8

Продолжение таблицы 2.

25	38,3	—	—	22,4	18,5	14	—	—	—	24,5	10,6	7,4	8,3	7,5	18,5	—	—	8,8	5,4	—
26	39	33,9	31,8	23,3	19,6	14,4	17,1	13,1	7,1	25	10,1	7,8	9	7,1	20,2	5,7	10	8,8	5,1	11,3
27	—	—	—	—	19,8	14,4	17,2	13,2	7,5	25,2	—	7,6	9,2	—	—	5,4	8,8	8,2	5,8	—
28	37,4	33,8	32	21,5	18,7	14	17,1	13,2	8,1	24,4	10,1	7,9	9	7,8	18,6	4,7	9,3	8,1	5,2	11,5
29	39	—	—	22,4	19,6	16,8	18,6	13	7,3	23,3	—	7,8	8,8	—	—	5	9,8	8,5	5,8	—
30	39,8	—	—	23,8	20,7	15,2	17,8	13,4	7,5	—	—	7,8	9,3	—	—	4,9	8,9	7,9	6	—
31	38,5	34,2	31,7	22,3	19,7	14,1	17,3	13,4	7,2	24,2	10,2	8,1	8,9	7,2	18,6	5,2	9,1	8,3	5,4	11,3
32	34,7	30,4	28,6	19,9	17,6	13	15,5	12,1	7,2	21,1	9,7	7,4	7,9	7	17,4	4,6	8,6	7,5	4,7	10,1
33	40,6	—	—	23,4	20,1	15,4	—	14	7,7	24,7	10,5	7,3	—	—	—	—	9,7	9	5,4	—
34	37,4	33,5	32	21,2	18,9	14,3	18	12,9	7,7	22,6	10,1	7,6	8	7	17	4,5	9,1	8,2	5,1	12,5
35	32,3	30,2	28,5	17,6	16,7	12,6	15,7	11,7	7,2	19,2	10,4	6,8	6,5	6,4	14,9	4,8	8,4	7,1	4,9	9,6
36	37,7	—	—	21,6	19,2	14,2	17,9	13,3	7,6	23,6	10,8	—	8,6	—	18,9	5,1	9,1	7,7	5,5	—
37	—	—	—	—	19,9	14,6	18,4	13,4	7,3	21,5	10,9	7,6	7,8	—	18,9	5,1	9,2	7,7	4,8	—
38	35	32,7	30,7	20	17,3	13,4	17,3	12,6	7,4	20,9	10,3	7,9	9	7	17,1	5,3	9,4	7,8	4,8	11,2
39	—	—	—	—	18,1	13,7	16,8	12,4	7,1	23,9	11,5	8,1	10,2	—	—	4,9	9,3	8,3	5,6	—
40	38,9	—	—	22,4	19,4	14	—	—	—	22,8	10,4	8	8	—	19,9	4,8	9,3	8,1	5,4	—
41	31,3	29,2	27,4	17	16,3	12,3	15,4	11,7	7,3	18,6	10,2	6,9	6,7	6,9	14,3	4,9	8,2	6,7	4,6	9,4
42	—	—	—	—	18,7	14,6	18,8	13,6	7,4	—	—	—	8,1	—	—	4,4	8,9	7,7	5,4	—
43	—	—	—	—	17,3	—	16,3	12,3	7	—	—	—	—	—	—	4,6	8,5	7,5	4,5	—
44	33,4	31,1	29,4	18,2	17,2	13,3	16,5	12,3	6,8	20	10	7,3	8,2	—	15,1	4,8	8,5	7,2	4,7	9,2
45	31,6	28,8	27,4	17,8	16,7	12,6	16,2	12	7,3	19,9	9,6	7	7,2	6	13,5	4,5	8,8	7,5	4,5	8,9
46	31,5	29,4	28	17,1	16,6	12,9	15,4	12,2	7,4	19,4	10,1	7,5	7,8	6,1	15,6	4,9	8,7	6,9	3,2	9,6
47	28,2	—	—	14,6	15	11,5	14,3	11	6,9	—	9,7	7,4	6,2	—	—	4	7,9	6,1	—	6,1
48	—	—	—	—	17,9	13,6	17,1	14	8,3	23,5	—	—	8,7	—	—	5,8	9,8	8,9	5,5	—
49	39,4	—	—	22,8	18,6	14,5	18,5	12,9	6,8	25,2	—	7,4	8,5	—	—	4,9	8,7	8,5	5,1	—
50	38,7	34,2	32,5	22,6	18,5	13,9	17,9	13,2	7,5	24,2	10,5	7	8,6	7,3	17,6	4,6	9,2	8,4	5,2	11,3
51	35,6	—	—	20	18,5	14,1	16,5	12,4	7,6	21,3	10,3	8,3	8,9	—	—	4,9	8,9	8,1	4,9	—

Продолжение таблицы 2.

52	34,3	31,4	30	19,44	16,86	12,23	16,46	12,16	7,26	22,83	10,44	7,2	7,35	5,97	16	4,66	8,43	—	5,51	11,15
53	37,8	35	33,2	21,4	18,4	14,8	18,6	14,2	8,1	22,7	10,4	7,3	9,3	7,3	17	5	9,3	8,3	5	11,1
54	37,1	32,8	31,1	20,4	19,3	14,8	18,2	12,8	7,2	22	11	7,9	8,5	6,8	17,1	4,5	8,4	7,9	4,9	11,9
55	37	34,3	32	18,7	20,7	13,9	17,3	12	7,1	22,6	10,9	8,6	8,6	7,4	17,8	4,9	9,1	8,2	5,5	10,8
56	29,6	28,7	26,9	15,4	15,5	11,6	14,5	11,7	7,3	15,7	9,2	6,7	6,2	6,1	12,7	4	7,7	6,5	4,1	8,1
57	40,1	36,6	34,2	22,6	20,1	15,5	18,1	13,4	7,5	25,1	11,5	8	9,1	7,2	18	5,6	9,6	9,2	5,5	11,7
58	37,4	—	—	21,3	18,4	13,7	—	12,7	7	25,1	11,3	8,5	9,5	—	—	—	—	—	5,7	—
59	37,9	34,7	32,8	21,3	18,6	13,9	18,4	13,5	7,8	23,6	10,2	7,5	8,3	7,2	17,1	4,6	9,6	9	5,6	11,5
60	37,3	33,8	31,9	20,95	19,34	15,02	16,87	13,44	7,82	23,26	10,5	7	7,8	7,04	18,04	4,5	9,17	8,55	5,05	11,07
61	31,5	29,4	27,7	17,33	16,38	12,9	15,42	11,51	6,74	19,2	10,07	7,4	7,58	6,58	13,97	4,8	8,24	7,15	4,9	10,58
62	32,5	30,6	28,8	18,36	16,58	12,34	16,28	11,83	6,46	17,85	10	6,98	7,25	6,45	13,98	4,79	7,76	6,72	4,61	9,5
63	30,4	29,4	27,3	16,7	15,4	11,8	15,2	12	7,2	20	9,9	7,1	7,3	6,5	14	4,7	8,7	7,1	4,5	9,2
64	37	33,6	31,1	21,2	18,4	13,8	17,5	13	7,5	22,8	10,4	7,7	7,9	7,4	18,4	5	8,8	7,8	5,7	11,8
65	—	—	—	—	20,9	15,8	19	14,5	8	24,4	11,3	9	9,8	—	—	5	9,8	9,1	4,5	—
66	28,2	26,2	25,4	15,5	13,8	10,8	14,8	10,6	6,3	16,8	9,1	6,1	6,2	5,6	12,1	4	7,5	6	4	8,7
67	35,3	32,5	31	19,7	17,8	13,8	17,7	12,8	7,5	22,3	10,8	7,2	8,7	6,9	16,6	4,8	9,1	7,8	5,4	10,3
68	30,9	29,4	27,8	16,4	16,3	12,2	15,1	12,1	6,9	—	10,3	7,2	7	6,5	—	4,6	8,1	6,9	4,7	8,5
69	31,3	29,4	27,8	17,6	15,7	12,1	15,2	11	6,8	18,8	10,3	7,3	7,6	6,5	14,5	4,4	8,4	6,9	4,7	9,5
70	32,5	30	29,3	18	16,7	12,4	15,4	11,8	6,6	18,1	10,5	8	7,9	6,2	17,7	4,8	8,2	7	4,6	8,9
71	33,4	30,9	29,3	18,1	17,4	13,2	16,7	12,7	7,5	19,9	10,1	7,1	7,2	6,8	14,5	4,2	8,4	7,3	5	9,1
72	39,2	36	34	22,04	20	15,3	18,8	14,18	7,94	25	10,4	7,2	9,57	8,17	20,88	5,52	9,42	9,08	5,66	13,3
73	37,1	34,4	32,5	20,3	18,7	13,9	17,8	12,8	7,7	20,6	9,7	7,3	8	7,7	16	5,2	9	8	5,1	10,6
74	33,7	31,2	30	19,9	16,9	13	15,9	12,2	7,5	23,1	9,9	7,6	8,5	7	16,1	4,8	8,7	7,6	4,8	10,2
75	33,6	31,6	29,3	19,93	17,02	12,9	16,36	12,33	7,3	21,76	10,4	6,75	7,76	7,12	17,23	4,43	8,14	7,39	4,86	10,5
76	34,3	31,5	29,3	19,4	17,4	12,6	16	12	6,8	20	10	—	8,2	6,9	15,7	4,9	—	6,8	5	10,1
77	36,1	32,7	31	20,4	17,7	13,4	17,2	12,3	6,8	21,7	10,5	7,1	7,4	6,6	16,5	4,5	8,1	7,6	4,9	10,7
78	31,3	29,9	28,2	16,9	16,6	12,4	15,8	12,3	8,1	17,5	9,9	6,9	6,6	6,5	13,1	4,4	8,8	7,1	4,7	8,9

Продолжение таблицы 2.

79	—	—	—	—	16,3	11,9	15,7	11,9	7,5	17,6	10,2	7,4	6,7	—	—	3,8	7,7	6,8	5,2	—
80	31,7	29,1	27,5	18,1	16,4	11,9	15,6	11,3	7,1	17,4	9,8	7	6,3	6,2	13,5	4,5	8,3	7,1	4,9	9,4
81	29,5	27,7	26	16,3	15,2	11	15	10,6	7	16	9,5	6,8	6	5,8	11,3	3,8	7,7	6,3	4,2	9,3
82	33,9	30,1	28,4	19,9	17,6	12,9	15,7	11,3	6,6	19,7	9,2	6,7	7,5	6,5	14,2	4,5	7,9	7,3	4,7	9,9
83	39,7	37,1	34,8	23,5	18,8	14,6	18,7	14	8,2	26,4	10,9	8,5	9,8	7,8	19,7	5,4	9,8	8,2	5,7	12,3
84	32,3	—	—	17,6	16,2	12,8	15,9	12,5	7,3	—	—	—	7,3	—	—	—	8,3	6,7	4,4	—
85	34,1	33,2	31	19,4	16,3	12,9	17,5	12,6	7	19,5	10,2	7,2	7,8	7,2	16,1	4,5	8,7	7,7	4,6	10,6
86	36,6	—	—	21,7	17,1	13,3	17,4	12,3	7,1	22,7	—	8	8,6	—	—	5,2	9,4	7,8	5,1	—
87	29,4	28	26,3	16,1	14,8	11,5	15	11,7	7	—	9,5	6,4	6,6	5,9	12,2	4,5	8,2	6,8	4,5	9,2
88	31,6	29,9	28,1	17,9	15,9	11,7	15,3	11,7	6,8	19	9,8	6,9	7,3	6,7	14,3	4,5	7,8	6,9	4,7	9,2
89	33,6	30,9	29	19,4	17,26	13,39	15,53	12,3	7,42	—	9,9	7,12	7,66	7,34	—	4,7	8,63	7,82	4,92	9,45
90	29,5	26,7	25,1	16,5	15,13	11,52	12,8	11,1	6,64	—	9,8	6,68	6,7	5,48	—	4,17	7,83	6,72	4,08	9,32
91	31,8	30,8	28,9	17,73	16,53	12,27	16	11,36	6,83	20,36	10,12	7,37	8,08	6,88	15,3	4,27	8,95	7,03	4,77	9,9
92	32,9	—	28,4	19,45	16,54	12,46	14,62	11,85	7	21,18	—	6,93	7,5	—	16,05	4,58	8,22	—	4,74	—
93	34	31,1	29,6	19,46	17,1	13,05	15,08	12,07	7,29	20,92	10,23	7,03	7,48	5,94	15,07	4,55	7,66	7,66	4,95	11,25
94	35,2	33,1	31,3	19,54	17,76	12,84	17,43	12,08	7,05	22,27	11,14	7,52	7,54	6,95	17,78	5,35	8,4	7,46	5,35	10,5
95	—	33,7	31,8	22,64	—	—	17,4	13,3	7,9	23,5	10,9	7,5	8,18	7,17	—	5,27	9,2	—	5,32	11
96	—	32,7	30,9	20,14	18,76	13,9	17,07	12,75	7,58	23,61	10,94	7,4	8,4	6,66	16,78	4,44	9,42	8,64	4,18	11,2
97	35,1	31,8	29,9	21,18	16,98	13,26	17,02	11,86	6,8	21,44	10,74	7,17	7,71	7,23	17,87	4,58	8,15	7,94	4,94	10,54
98	38,2	34,6	32,6	22,5	18,9	17,3	18,1	13	7,4	22,6	11,2	7,8	7,9	7,2	19,2	5	9,2	8,3	5,3	11,7
99	34,4	31,2	29,3	18,7	18	13,1	16,5	12,1	7,3	21,3	10,2	6,9	7,4	6,7	15,6	4,6	7,7	7,5	4,9	9,8
100	35,1	32	30,6	19,56	18,39	13,56	15,33	12,34	7,56	—	—	7,47	7,34	6,9	15,2	4,54	8	7,44	5,1	10,2
101	28,9	—	—	16	14,77	11,36	13,3	10,44	6,57	18	—	—	6,07	—	13,25	4,17	7,76	—	4,7	—
102	34,2	31,4	29,8	19,54	16,9	12	15,75	11,88	7,13	20,54	9,8	8	8,4	6,66	15,5	5,04	9,28	7,8	5,17	11,17
103	36	—	—	20,9	17,42	12,97	16,44	12,36	7,03	20,63	11	7,83	8,64	—	—	4,8	8,27	7,37	5,03	—
104	39	36	33,5	21,5	21	15,5	18,8	13	8	20,6	11,6	8,5	12,2	8,1	16,8	5,1	9,9	8,5	5,7	12,2
105	40,4	37,3	35,4	23,53	20,8	15,61	17,87	13,5	7,5	26,49	11,26	7,9	10,24	7,9	20,28	5,64	9,57	9,4	6,22	14,3

Продолжение таблицы 2.

106	—	—	—	17,47	—	—	16,34	11,96	7,22	18,9	10,6	7,78	—	—	15,2	4,56	8,3	7,46	4,76	—
107	31,4	29,9	28,4	17,4	15,95	12,24	14,94	11,64	6,9	19,85	10,16	7,67	7,92	6,5	14,95	4,45	8	7,31	4,55	9,27
108	39,3	35,9	33,8	22,33	20,2	14,97	17,75	13,07	7,87	23,86	11,14	7,67	8,76	7,72	20,1	4,97	9,39	8,6	4,7	13,76
109	38,94	36,2	34,1	22,07	19,64	14,72	18,17	12,69	7,35	23,45	11,12	7,41	9,2	8,04	18,78	4,53	9,48	9,13	5,88	13,57
110	38,7	35,7	33,8	21,95	19,7	14,67	17,42	13,5	8,42	—	11,2	8,4	9,36	7,92	20	5,17	9,47	—	5,78	12,94
111	34,1	32	30,3	18,58	18,6	13,65	16,08	12,5	7,57	20,5	10,25	7,37	8,58	7,2	16,56	3,98	8,4	8,31	5,13	11,01
112	39,8	36,9	35	22,25	20,56	15,15	17,38	13,4	7,68	—	11,17	—	—	8,43	—	5,62	9,4	9,1	6,02	13,72
113	33,8	32,6	30,7	19,7	16,78	12,93	16,76	12,2	6,83	23	10,87	7,9	8,23	6,83	17,47	4,8	8,3	7,9	5,05	10,59
114	40,7	36,9	35	22,58	21,4	15,8	17,68	13,7	7,75	26,92	12	7,92	10,14	8,02	21,15	5,04	9,64	9,42	5,67	13
115	34,5	31,6	29,9	19,2	18,2	13,16	15,69	12,4	6,97	—	10,9	7,57	7,47	7,17	15,81	4,45	8,75	7,65	4,5	10,98
116	40	—	34,9	22,98	20,2	14,97	19,1	13,22	7,34	26	11,85	9,1	10,53	8,2	20,63	5,4	9,46	—	5,64	13,71
117	32,9	31,2	29,4	18,42	17,3	12,35	15,5	11,37	6,5	20,05	10,4	7,45	7,77	6,8	14,3	4,95	8,75	7,29	5,3	10,1
118	40,6	37,1	35	21,9	20,6	16	19,5	13,7	7,4	26,5	11,1	8,4	9,5	8,2	19,8	5,3	9,3	9,4	5,7	12,2
119	37,2	34,6	32,4	21,58	18,96	13,9	17,56	12,83	7,5	24	11,2	7,4	8,1	6,74	17,94	5,24	9,43	8,3	5,63	10,9
120	38,6	35,9	33,8	21,74	19,94	15,24	18,8	13,54	7,6	21,5	11,1	8,36	8,43	7,45	17,55	4,68	8,7	8,44	5,3	11,12
121	34,7	—	—	18,9	18,57	14,95	17,42	12,7	6,9	19,77	—	7,43	7,77	—	14,56	5,42	8,77	7,15	4,76	—
122	40,1	—	—	23,6	20,9	16,48	18,56	13,44	7,93	24,65	11,36	8,85	9,34	—	19,16	5,66	9,55	8,25	5,16	—
123	36,2	—	—	20,75	18,93	14,75	16,58	13,14	7,27	22,38	10,87	7,25	7,54	—	16,68	5,42	8,93	—	5,28	—
124	40,8	36,7	34,1	23,36	20,3	16,5	19	13,98	7,94	24,88	—	—	8,79	8,14	19,5	6,21	9,86	8,92	5,78	12,9
125	—	—	—	—	18,64	15,45	17,34	13,6	8,2	22,58	—	7,87	8,4	—	—	5,32	9,54	8,53	5	—
126	41,1	37,4	34,9	33,44	20,96	17,2	19,46	14,2	8,07	23	—	8,16	9,54	7,72	—	5,75	9,77	8,52	5,76	11,8
127	38	34,5	32,5	21,94	18,94	15,8	17,46	13,05	7,16	—	—	—	8,94	6,65	18,55	4,9	9,3	8,25	5	11,1
128	35	33	30,9	19,4	18,72	14,87	17,39	13,36	8,05	17,97	10,5	7,34	6,8	7,38	14,98	4,97	8,6	7,22	4,63	9,7
129	33,1	31,7	30,1	17,85	17,77	14,85	17,19	12,81	7,9	18,27	10,4	7,83	7,63	—	14,83	4,58	8,78	7,3	4,86	10,46
130	35	32,6	30,2	20,85	16,9	13,95	17,45	12,45	7,12	22,4	10,8	7,94	7,65	6,8	16,4	4,56	8,54	7,45	4,46	11,43
131	31,6	29,4	27,9	17,19	17,25	13,72	15,77	11,99	7,7	—	10,3	7	6,38	6,69	13,71	4,37	8,12	6,74	4,56	10
132	35,4	—	30,4	20,09	17,83	13,57	16,82	12,5	7,3	22,86	10,4	7,28	7,67	—	16,49	4,54	8,55	7,83	5	—

## Продолжение таблицы 2.

133	36,3	33,4	31,5	21,28	18,05	13,36	16,16	12,62	7,24	24,42	10,66	7,51	7,93	7,07	18,49	4,5	8,84	8,04	5,78	10,74
134	—	32,6	30,5	—	18,87	14,06	15,82	13	7,63	21,56	10,74	7,41	7,57	6,9	17,29	5,1	—	—	5,46	—
135	33,8	—	—	19,6	17,1	13,4	14,83	12,5	7,2	21,05	10,65	7,54	8,3	—	15,8	4,5	8,26	7,44	5,12	—
136	32,2	31,1	29,4	17,91	17,78	14,06	15,7	12,4	7,27	19,04	—	6,73	6,44	6,74	14,25	4,48	8,37	7,13	4,66	9,1
137	—	34,7	32,6	21,1	19,8	14,9	17,7	13,4	8,07	—	—	7,47	8,35	7,6	—	4,85	8,9	8	5,5	11,7
138	—	35,2	33,3	20,64	18,34	14,19	18,63	13,26	7,56	22,67	11,06	7,4	7,65	7,59	18,16	4,7	8,96	—	5,14	11,05
139	37	34,5	32,5	20,8	18,8	14,12	17,1	12,35	7,4	20,82	11,85	7,14	7,4	7,8	16,34	4,68	8,67	7,85	5,23	11,02
140	33,2	31	29,3	19,3	16,85	12,8	16,27	11,74	6,54	20,72	10,2	6,83	7,3	6,5	16	4,76	—	—	4,7	10,74
141	—	—	—	19,2	19,6	15,3	17,5	12,63	7,1	19,46	10,69	7	7,28	—	16,55	4,44	8,5	7,36	5,45	—
142	—	37,2	35,2	—	21,34	16,6	18,32	14,02	7,7	22,38	10,45	7,6	8,4	7,2	18,37	5,12	8,91	—	5,42	13,4
143	39	36,1	—	22,6	20,27	16,08	—	12,87	7,22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,28	11,18
144	30,6	28,6	27,1	16,3	16,74	12,4	15,27	11,33	6,73	—	9,6	6,95	6,3	6,17	12,6	4,42	7,44	6,26	4,4	9,16
145	—	—	—	—	17,2	13,72	14,8	11,67	6,62	—	—	—	7,37	—	—	4,35	7,72	6,57	4,54	—
146	—	29,7	28,3	—	16,56	12,17	14,5	11,5	6,66	—	9,56	6,24	6,34	6,26	—	4,64	7,6	6,88	4,37	—
147	—	—	—	—	18,25	13	16,14	12,55	7,37	—	—	—	—	—	4,9	8,86	7,9	4,74	—	
148	—	—	—	—	19,42	14,65	17,36	13,5	7,47	—	—	—	8,7	—	18,2	—	9,15	—	4,94	—
149	30,9	—	26,7	16,96	15,83	11,8	13,68	11,32	6,71	18,28	9,92	6,73	6,37	—	—	4,06	7,77	6,73	4,36	—
150	—	37,3	—	—	19,91	15,98	—	—	7,83	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,36	—
151	—	27,9	26,6	—	—	—	15,16	—	6,5	18,5	10,3	6,67	6,36	6,27	13,87	4,47	8,1	—	4,4	9,28
152	29,8	27,9	26,3	16	15,69	13,1	15,2	—	7,27	—	9,6	7	6,54	6,1	12,5	4,06	7,77	—	4,5	8,7
153	—	30,7	28,9	19,58	—	—	16,04	—	7,17	21,4	10,3	8	7,53	6,12	15,9	4,3	8,92	—	4,72	11,4
154	38	34,7	32,6	22,6	19,2	14,26	17,2	13,1	7,6	22,28	10,6	7,77	9,2	7,1	16	4,77	8,4	—	4,66	11,83
155	34,7	32	30,3	20,02	16,7	13,9	16,5	12,24	7,46	21,84	10,8	7,06	8	7	16,61	4,55	8,22	—	5,1	11,68
156	—	31,1	29,5	19,75	—	—	16,66	—	7,1	21,9	10,2	7,71	7,9	6,43	15,7	4,87	8,58	—	4,83	11,1
157	35,9	33,3	31,9	20,18	18,64	15,85	17,7	—	7,27	23,12	11,1	7,43	8,25	6,92	18,06	4,87	—	—	5,37	11,68
158	41,6	36,7	34,7	23,68	21,06	15,9	18,7	13,9	7,86	25,75	11,72	7,64	9,26	7,97	20,45	5,65	9,77	9,58	5,8	14,1
159	32,9	—	—	17,53	17,34	13	—	11,76	7,3	18,53	10,18	7,44	6,8	—	14,5	—	8,1	7,02	5,03	—

Продолжение таблицы 2.

160	31,2	29,6	28	17,4	16,7	13,87	15,56	—	7,04	19,27	10,4	7,2	7,9	6,45	15,05	4,45	8,25	—	4,63	10,64
161	35,2	33	31,4	19,12	18,2	15,2	17,88	—	7,66	21,2	10,6	7,23	7,4	6,77	16,6	4,77	8,96	—	5,35	10,37
162	39,4	37,8	35,3	21	20,67	15,25	19,35	14,38	7,92	21,84	10,9	6,94	7,94	7,8	16,96	4,9	9,53	8,36	4,3	11,77
163	30,9	—	—	16,8	16,1	12	15,85	11,76	7,2	18,23	10,02	6,63	7,22	—	14	4,4	7,68	6,74	4,5	—
164	33,2	31,2	29,4	17,8	17,94	13,56	15,2	12,17	7,35	—	10,12	6,9	7,16	6,9	—	4,3	8,2	7,1	4,8	10,12
165	31,9	30,3	28,6	17,54	16,34	12,75	15,9	11,7	6,85	18,5	9,96	7,04	7,7	6,65	13,8	3,9	7,78	6,97	4,53	9,3
166	—	31,3	29,8	—	—	—	16,8	—	7,32	22,22	10,8	7,7	7,86	6,5	15,88	4,36	8,5	—	5,15	10,5
167	41,8	37,1	35,2	23,86	21,14	16,3	18,27	13,64	6,8	24,3	11,4	7,76	9,18	7,37	20,9	5,14	8,9	9,27	5,77	13,33
168	36,8	33,1	31,2	21,3	18,86	16,77	17,1	—	7,36	21,23	11,1	7,2	7,82	6,96	—	4,9	8,75	—	5,1	12,2
169	38,5	36,3	34,6	20,53	19,86	15,25	18,6	13,72	7,84	22,06	10,83	6,72	7,42	7,1	18,44	4,4	8,08	8,44	5,34	12,08
170	39,2	35,9	34,3	21,47	20,9	16,17	18,2	13,64	7,56	—	11,2	8	9,44	—	—	5,08	9,06	—	5,29	11,68
171	35,1	33,8	31,9	20,66	18,03	13,76	17,4	12,08	7,16	—	11	7,45	8,25	—	18,2	4,92	—	—	5,96	11,4
172	34,6	33,7	31,8	19,85	18,5	13,94	16,97	12,7	7,8	—	10,63	7,85	8,6	6,55	17,56	4,5	—	—	5,4	10,73
173	36,8	33,8	31,7	20,57	18,64	14,64	18,13	13,26	7,94	—	10,8	7,76	7,32	7,55	16,86	4,56	8,6	7,58	5,17	11,1
174	30,6	28,4	26,9	16,43	16,23	13,1	14,86	11,94	7,35	17,03	9,8	6,76	7	6,6	13,35	3,94	7,7	6,48	4,58	9,04
175	35	—	28,9	19,9	18,1	14,8	17,6	12,37	6,85	22,13	11,2	7,63	8,2	—	18,2	4,48	8,7	8,2	5,8	—
176	29,75	28,62	27	15,4	14,3	—	15,89	11,5	7,13	—	9,62	—	—	6,07	—	4,1	8,11	6,61	4,5	—
177	29,9	28,9	27,23	16	14	9,6	14,3	11,12	6,82	18,02	10,17	7,02	9,83	6,24	13,3	4,11	8,15	6,84	4,51	9,8
178	31,9	30,8	28,3	16,35	15,55	10,8	16,1	11,9	6,97	18,65	10,3	7,04	9,4	6,27	13,52	4,15	7,5	6,82	4,6	9,3
179	32,5	31,85	30	17,1	15,4	12,1	15,95	12,2	7,34	—	10	7,45	11,14	6,65	13,7	4,51	8,67	6,73	4,64	12
180	29,2	26,8	25	17	14,2	10,7	14	10,5	6,7	18,8	9,2	6,9	6,5	6,5	13,8	4,6	8,2	6,9	4,6	8,8
181	31,5	—	—	18,3	16,14	12,07	14,04	11,3	6,9	19,5	10,04	7,5	6,94	—	14,55	4,3	8,07	7,19	4,9	—
182	32,3	30,2	28,4	17,7	17,6	12,7	15	11,4	7,18	18,02	10,72	8,14	6,9	6,74	13,68	5	8,2	7,1	4,44	10,34
183	40,6	36,4	34,1	23,5	22,74	16,53	17,13	12,75	7,02	23	12,16	10,15	8,97	7,76	19,8	6	9,7	8,52	5,83	12,6
184	—	—	—	—	18,52	13,67	18,05	13	7,62	23,4	—	7,58	8,26	—	—	4,7	9,26	—	5,76	—
185	37	—	—	21,22	18,56	14,1	—	13	7,7	23,2	10,85	7,55	7,58	—	17,78	—	9	8,33	5,32	—
186	30,8	28,7	26,2	17,5	15,5	12,1	15,3	11,2	6,9	17,6	10	6,8	6,3	6,5	13,1	4,2	7,9	6,5	4,5	8,9

Продолжение таблицы 2.

187	36,4	33,7	31,7	21	18,9	14,32	15,96	12,76	7,57	—	10,5	—	8,4	7,1	16,17	—	8,5	8,23	5,34	11
188	—	35,8	33,6	—	19,52	14,8	17,16	13,52	7,8	25,85	—	—	9,85	7,77	20,46	5,1	9,2	9,1	5,63	—
189	31,7	30,7	28,4	18,24	16,6	12,47	14,62	11,7	6,9	19,9	10,32	7,92	8,36	6,91	15,43	4,5	8,13	—	3,49	9,8
190	33,4	31,2	29	18,69	16,78	13,53	16,7	11,4	7,15	20,88	10,1	7,14	8	6,76	15,94	4,25	7,77	7,48	5,07	10,06
191	42,6	39,1	36,7	25,13	21,22	17,1	20,87	15,09	8,26	24,05	11,97	8	10,02	8,12	19,76	5,28	9,57	9,77	5,9	13,96
192	39,8	—	—	22,32	20,45	16,28	19,65	13,37	8,26	21,78	12	7,85	8,81	—	—	5,07	9,17	8,72	5,3	—
193	34,2	32,8	30,7	18,67	18,25	14,26	17,08	12,4	7,74	20,32	10,67	6,97	7,6	7,27	15,3	4,7	8,74	7,4	5,45	9,3
194	33,7	—	—	18,27	18,38	13,54	16,36	12	7,35	21	11,1	7,66	8,66	—	15,5	4,72	9,4	7,87	5,53	—
195	39,5	37	35,1	21,88	20,35	15,33	18,34	13,95	8,2	23,55	11,52	7,94	8,56	7,73	—	4,67	9,23	7,87	5,55	11,22
196	35	32,5	30,9	18,84	18	13,74	16,95	13,22	7,77	20,66	10,78	7,5	7,53	7,04	15,57	4,06	8,5	7,44	5,36	10,9
197	33,6	31,5	28,7	18	18,46	14,46	16,62	12,8	7,6	18	10,47	7,52	7,37	6,94	14,46	4,92	8,65	7,14	4,66	9,65
198	38,3	—	—	21,9	18,91	14,37	18,98	13,88	8,26	23,5	11,1	8,39	8,43	—	—	4,74	9,35	8,44	5,45	—
199	—	—	—	24,3	—	—	—	—	8,87	25,2	12	8,5	9,6	8	19,3	6,2	10,7	—	5,6	12,8
200	41,9	38	35,9	24,46	20,72	16,5	20,66	14,33	7,86	25	11,3	7,75	9,04	7,66	19,44	5,14	9,44	8,39	5,82	13,1
201	40,2	38,2	—	24,17	20,54	15,78	20,33	14,8	8,3	—	11,77	8,57	9,93	8,04	20,38	—	9,79	9,02	5,78	12,29
202	34,9	33	31,2	19,24	17,84	13,76	17	12,83	7,46	22,46	10,37	7,26	8,22	7,03	16,07	4,63	8,96	7,92	5	11,76
203	42,2	38,6	36,2	24,93	20,44	15,55	20,02	14,45	8,44	23,86	12,12	8,64	9,21	8,28	18,82	5,72	9,77	8,75	5,8	12,58
204	37,2	34,8	32,8	23,7	19,58	15,8	17,79	13	7,94	21,48	11,9	7,98	7,97	7,81	17,25	5,06	9,29	8,1	5,57	11,57
205	34,9	32	30,2	19,6	17,9	13,75	—	12,75	7,3	20,9	11,1	7,3	8,15	7,3	14,9	5,1	8,7	7,85	5,2	10
206	38,6	35,2	33,3	21,43	20,13	17,47	19,24	14	7,9	24,3	11,7	8,23	8,9	7,5	18,48	5,72	9,96	8,64	5,22	11,68
207	39,5	37,2	35	22,64	20,57	16,36	19,88	14,73	8,51	24,16	11,47	8,38	9,5	8,89	17,54	5,26	9,44	—	5,81	11,05
208	31,3	—	28,3	16,46	17,57	14,54	14,84	12,4	8,27	17,29	10,41	7,7	6,94	—	12,84	4,17	8,84	—	4,48	—
209	35,2	32,2	30,3	19,74	18	14,6	17,07	12,95	7,7	—	10,8	8,16	—	6,74	—	5,18	9,5	7,63	5,3	—
210	32,3	30,6	28,9	18,3	16,76	13,14	16,04	12,64	7,52	20,88	10,4	7,49	8,17	7,14	14,24	5,17	10,07	7,55	5,15	9,45
211	34,1	33,7	31,6	21,75	18,07	13,87	17,45	—	8,62	18,6	—	—	7,05	7,43	14	—	9,27	7,5	4,7	10,14
212	29,9	29	27,4	15,85	16,16	12,5	15,22	11,48	7,27	16,58	10,1	7,35	6,6	6,96	12,7	4,46	8,2	6,25	4,52	8,75
213	—	41,2	38,8	24,8	21,56	16,13	21,4	15	9,1	26,7	10,9	8,17	10,57	8,65	—	5,7	10,67	9,97	6,05	13

Продолжение таблицы 2.

214	–	40	37,7	26,5	21,02	16,42	21,16	14,58	8,03	24,23	10,7	–	10,32	8,37	19,92	5,37	9,7	8,83	4,42	13,2
215	29,9	29,1	27	17,05	15,63	11,81	15,2	11,6	7	18,35	9,82	6,37	5,96	6,73	13,94	4,03	8,24	6,98	4,7	8,6
216	27,8	27,4	25,7	14,7	15,46	12,37	14,6	10,95	7,1	16,37	9,83	7,12	6,38	6,23	12,22	4,1	7,89	6,18	4,4	8,3
217	42,2	39,4	37,3	22,4	23,05	17,17	19,58	15,27	8,4	24,8	11,37	8,26	10	7,65	19,86	5,86	10,2	9,16	6,8	11,9
218	37,9	35	33,2	22,1	18,85	14,47	–	12,9	7,9	23,62	11,66	7,95	8,44	6,78	17,45	–	9,02	–	5,1	11,6
219	36,5	33,8	31,8	21,5	17,45	13,29	16,54	12,32	7,1	23,37	10,97	7,1	7,96	6,9	17,66	5,2	9,5	8,34	4,9	11,35
220	35,7	34,7	32,2	19,73	19,26	14,85	17,37	13,07	8,1	18,7	11,06	7,6	7,14	7,73	–	4,8	9,12	7,67	5,02	10,9
221	37	34,1	32	20,8	19	14,04	18,05	13,45	7,61	22,92	11	7,43	8,04	7,07	17,4	4,62	8,4	7,97	5,57	12,11
222	33,6	31,1	29,3	18,47	17,9	13,62	16,16	12,53	7,74	18,86	10,8	7,68	6,62	6,51	14,47	4,66	8,7	7,46	4,82	9,62
223	33,9	31,8	–	18,5	17,97	13,55	16,17	12,94	7,46	19,73	10,5	7,24	7,9	–	–	4,7	8,54	7,76	4,68	–
224	39,7	37,3	35	22	20,15	15,37	19,34	14,55	9	23,81	10,9	8,19	9,15	7,95	17,53	5,16	9,82	9,62	5,53	12,53
225	–	32,9	30,7	–	19,2	15,7	16,5	13,2	8,2	18,55	10,85	8,19	7,97	7,35	14,47	4,83	8,8	7,31	5,24	9,75
226	35,2	33	31,2	19,46	18,28	13,97	17,64	13,1	7,7	–	10,9	7,45	7,73	7,2	14,7	4,98	8,87	7,51	5,12	10,23
227	41,2	37,1	35,7	23,7	21,2	16,2	20,3	14,2	8,1	25	12,7	8,4	10,1	7,8	20,6	5,5	10	9,4	5,76	12,62
228	38,1	36	34,4	21,5	18,4	14,5	19	13,3	7,58	24,1	11,6	7,6	8,25	6,96	18,2	5,17	9,33	8,5	5,3	12,07
229	–	36	34,1	–	19,9	15,5	18,6	13,55	7,95	25,5	11,6	8,2	9,25	7,15	20	5,2	9,6	8,75	5,9	–
230	36,3	–	–	20,4	18,8	14,15	17,5	13	7,87	21,3	11,4	7,7	8,05	–	–	5	9,2	7,8	4,97	–
231	39,3	37,5	35,4	22	20,3	15,3	19,1	14	7,56	25,8	12,2	8,1	9,94	7,8	19,3	5,43	10	9,3	5,5	12,2
232	–	–	–	19,6	–	–	–	–	–	10,5	7,63	7,77	6,46	–	4,63	8,86	–	4,65	–	
233	41,8	37,8	35,6	24	21,1	16,7	20,5	13,8	7,57	24,9	11,4	7,7	9,32	7,96	18,4	5,34	9	9,02	5,86	11,6
234	34,9	32,3	30,4	19,1	18	13,4	17	12,36	7,56	18,8	10,4	6,93	6,47	6,6	14,1	4,23	7,6	6,65	4,95	9,75
235	–	–	–	–	19,3	14,8	18	14,25	9,2	18,8	11,8	7,5	6,55	–	15,1	4,92	9,24	7,6	4,84	–
236	34,1	32,4	30,4	18,6	17,6	13,3	17	12,5	7,65	–	10,9	7,1	7,24	6,96	–	4,54	8,87	7,25	–	–
237	–	–	–	–	18,5	14,2	17,8	12,5	7,73	19,2	–	–	7,5	–	–	4,55	8,86	7,46	5,03	–
238	33,8	30,5	28,9	17,9	17	13,1	16	11,8	7,14	19,2	10,1	7,07	6,53	6,5	15	4,52	8,2	6,75	4,87	10,26
239	33,4	31,6	30,1	18,4	17,2	13,1	16,6	12,65	7,65	19,9	11	7	7,5	5,95	14,7	4,63	8,53	7,32	5,05	10,04
240	38,7	35,8	34,1	2,1	19,4	14,5	18,7	13,6	8,05	23,4	11	7,7	8,26	7,5	18,1	4,76	9,28	8,28	5,5	12,14

Продолжение таблицы 2.

241	32,6	30,3	28,6	17,9	16,9	12,7	15,8	11,74	7,1	18,8	10,1	7,5	7,42	6,2	13,9	4,37	8,43	7,15	4,7	9,55
242	—	—	—	—	20,7	16,6	19,8	13,9	7,87	7,35	—	—	—	—	—	9	8,4	4,96	—	
243	40,6	37,7	35,7	23,1	20,6	15,6	19,5	14,7	8,6	23,6	12,1	7,9	9	8,24	18,9	5,48	9,65	8,53	5,6	11,7
244	—	—	—	19	—	—	17,4	12,89	7,77	—	10,8	7,37	7,05	6,95	—	5,4	8,8	7,44	—	10,06
245	36,7	—	—	20,6	18,1	14	18,25	13,5	8,9	22,6	11,1	7,75	8,8	—	16,5	4,95	9,85	8,4	5,5	—
246	39,6	36,3	34,2	22,7	19,7	15,25	18,5	14,1	8,1	25	11,2	7,8	9,4	7,88	19,9	5,34	9,62	9	5,24	11,56
247	40,2	36,7	34,6	22,8	20,1	15,1	19,4	14,3	8,17	22,2	11,7	8	8,08	7,1	17,9	4,9	9,6	8,5	5,68	11,95
248	41,9	38,7	37	24,3	20,3	15,5	20,4	14,5	8,5	25,8	12,4	7,9	9,34	7,56	20,3	5	10	9	5,83	11,6
249	39,3	38	36	21,1	21,1	16,4	20	14,4	7,74	24,5	11,4	8	8,88	8,2	19,6	5,6	10	9,36	5,59	12
250	33	31	29,3	18	17	13,1	16,5	12,07	7,67	—	10,8	6,9	6,16	6,26	14,3	4,43	8,86	7,24	5,14	9,44
251	37,2	34,3	32,4	21,2	19	14,3	17,7	12,8	7,2	—	—	7,5	8,4	7,6	—	5,25	9,7	8,45	5,55	11,3
252	35,7	—	31,9	19,31	18,59	14,38	18,23	13,22	7,9	20,19	10,6	8,15	8,17	—	14,58	4,57	8,75	7,47	5,17	9,93
253	42,2	38,9	36,8	23,9	20,9	15,9	20,1	15,1	9,05	23,6	11,9	8,1	8,67	7,1	17,1	5,44	10	9,06	5,77	11,7
254	39,4	35,4	33,2	22,9	19,6	15,05	18,5	13,45	7,95	23,6	11,3	7,7	8,15	7,74	17,8	4,62	8,75	8,26	5,8	11,29
255	37,6	—	—	21	20,1	15,4	18,5	13,08	7,8	19,1	11,1	8	7,4	—	16,1	4,3	8,1	7,65	5,14	—
256	39,1	37,3	35,2	21,5	20,6	15,65	19	13,55	8,2	—	11,1	7,1	8,4	7,76	19,8	4,86	9,7	8,8	5,6	12,13
257	—	33,7	31,9	—	20,1	15,4	17,8	13,8	8,1	23,1	11,5	7,75	8,9	7,2	16,4	5	9,13	8,3	5,1	—
258	41,3	37,7	35,5	23,7	21,2	16,2	19,2	14,1	8,52	25,4	12	7,9	9,22	8,2	19	5,7	10,06	8,88	6,17	12,3
259	41,5	38,2	36,1	23,5	22,2	17,5	20,3	—	—	24,5	12,1	8,5	9,98	8,5	20,2	5,98	—	9,3	5,6	11,83
260	38,6	35,4	33,6	22,2	19,8	15,4	19,3	13,1	8,1	21,8	11,1	7,65	8,2	7,4	16,4	4,37	9,3	8,3	4,9	11,9
261	35,5	—	—	19,3	18,5	13,95	16,8	13,14	8,14	20,5	11	7,54	7,33	—	15,1	4,88	9,23	7,67	5,12	—
262	37,2	34,6	33	20,8	18,55	14,4	17,9	12,9	7,53	22,4	11,1	7,3	7,84	7,67	16,9	4,7	8,78	8,04	5,2	11
263	31,7	29,7	28	17,2	16,5	12,9	15,6	12,24	7,5	18,3	10,2	6,54	6,2	6,63	14,1	4,14	7,97	6,95	4,7	9,5
264	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,5	—	7,97	—	7,28	18	5,2	—	—	—	
265	40,4	36,4	34,1	23,4	20,3	15,4	18,9	13,65	7,68	23,3	11,3	7,4	8,45	7,52	18,4	4,8	9,28	8,6	5,66	11,55
266	—	—	—	—	19,3	14,8	—	14,6	8,48	—	—	—	8,88	—	—	—	9,54	8,84	5,46	—
267	34,2	32,8	30,9	19,36	17,88	13,67	16,84	13,05	7,73	20,7	11,02	8,06	8,1	7,3	16,54	5	8,83	7,5	5,3	9,45

## Продолжение таблицы 2.

268	41,3	38,4	36,6	24,3	21,15	18,27	19,53	–	8,66	–	12,8	8,97	10,88	7,21	18,18	6	10,44	–	5,83	11,86
269	41,1	38,4	36,4	23,87	21,8	19,1	19,36	14,6	8,9	22,93	12	8,05	9,86	7,97	18,5	5,35	10,03	8,76	5,26	12,23
270	38,9	36,7	34,6	21,16	20,44	16,66	19,83	14	8,1	21,67	11,3	8,08	8,15	7,8	18,1	4,9	9,5	–	5,39	11,66
271	–	–	–	–	20,06	15,54	17,27	13,62	8,6	–	–	8,4	8,44	–	–	5,17	10	–	5,64	–
272	34,2	31,6	29,7	19,03	17,85	14	–	12,7	7,5	19,47	10,8	6,9	6,8	–	14,55	–	–	7,27	5,25	10,77
273	38,6	35,2	33,1	21,61	20,11	15,6	18,92	13,68	8,2	21,85	11,4	7,3	7,64	7,55	17,26	5,43	9,66	9,06	5,46	10,24
274	42,2	–	–	23,4	21,55	16,92	20,24	15,4	8,97	23,7	11,1	7,54	–	–	–	5,66	9,07	9,42	5,8	–
275	38,2	34,5	32,8	22,24	20,44	15,72	18,25	13,89	8,1	24,07	11,23	8,32	9,25	7,25	18,73	4,85	9,45	8,97	5,86	12,75
276	–	–	–	–	20,85	16,04	–	8,6	–	–	–	–	10,34	–	–	–	–	9,67	5,88	–
277	39,8	36,3	34,2	23,03	20,02	15,51	18,35	13,93	7,97	24,33	12,07	8,77	9,73	8,29	19,2	5,64	9,62	8,8	5,48	11,92
278	36,5	33,8	32,1	20	18,86	14,1	17,22	13,71	8,3	–	–	–	–	6,76	15,57	4,24	9	8	5,42	11,24
279	–	–	–	–	19,64	16,33	20	13,8	8,23	–	–	–	8,5	–	–	5,26	9,3	–	5,58	–
280	41,7	38,3	36,3	23,4	20,96	15,57	19,8	14,47	8,44	25,92	12,2	7,96	9,34	7,77	20,28	5,23	10,18	8,9	5,74	13,58
281	33,8	31,9	29,9	19,12	17,25	12,67	15,44	12,78	7,53	20	10,9	7,7	7,86	6,53	15,84	5	8,24	–	4,86	9,5
282	35	33,3	31,3	19,79	18,67	14,23	17,25	12,56	7,44	22,38	10,96	6,8	7,44	7,56	16,78	4,78	8,84	8,25	5,2	10,07

Примечания: список обозначений параметров черепа см. на стр. 47.

Таблица 3.

Промеры нижней челюсти образцов, использованных в морфологическом анализе. Отсутствующие номера не имели промеров

Порядковый номер	Параметры						
	L21	L22	L23	L24	H25	H26	H27
1	27,64	28,22	15,95	8,9	12,53	5,07	4,7
2	23,68	23,56	14,95	8,34	9,84	4,16	3,88
4	24,9	24,7	15	8,5	10,7	4,5	4,3
6	22,8	22,97	13,9	8,1	10,46	3,96	3,9
7	26,66	27,8	16,03	8,66	12,1	4,61	4,8
8	22,2	22,8	15	9	11,1	4,3	4,3
9	24,4	24,3	13,9	8,2	9,2	3,4	3,6
10	22,3	22,8	14,3	8,51	9,83	4,18	4,06
11	—	20,2	13	7,9	8,8	3,6	3,4
12	20,7	20,7	12,9	7,8	8,8	3,6	3,6
13	24,6	24,3	14,3	8,1	10,2	4,1	3,9
14	25,2	24,8	15	8,9	12,1	4,8	4,5
15	24	23,9	15,1	8,6	9,9	4,3	3,9
16	—	—	13,6	8,8	—	3,5	4
18	26,7	26,9	15,4	9,3	10,8	4,3	4
19	24,8	24,5	15,3	7,5	10	4,3	4,3
20	19,4	19,1	12,4	7,8	7,5	3,4	3,5
21	20,8	20,7	12,5	7	8,7	3,5	3,2
22	20,8	20,6	12,8	7,8	8,5	3,5	3,8
23	—	—	—	—	—	4,4	4,1
24	—	26,2	15,4	8,2	—	4,8	4,6
25	—	26,2	—	—	—	5,1	4,7
26	26,3	26	15,1	8,3	11,9	4,7	4,1
27	26,8	26,3	15,1	8	11,3	4,7	4,5
28	—	—	—	8,8	10,2	4,7	4,5
29	25,9	25,6	15,1	8,3	11,4	4,7	4,5
30	25,8	25,7	15	6,7	11,1	4,9	4,3
31	25,6	25,3	14,9	7,7	11,9	4,3	4,1
32	23,7	24	13,6	8,1	10,8	4,2	3,7
33	27,3	27,6	15,3	8,1	12	5	4,6
34	25,3	24,6	14,9	8,2	11,1	4,8	4,4

## Продолжение таблицы 3.

35	22,5	22,6	13,3	8	9,2	3,5	3,8
36	25,4	26	15,4	8,9	10,8	4,3	3,7
37	25,3	26,1	15,3	8,1	10,8	4,9	4,1
38	24,2	23,9	14,6	8,5	10,2	4,5	3,9
39	25,4	24,2	14,8	8,3	11,2	4,6	4,5
40	—	25,1	—	—	—	—	—
41	21,7	22	13,3	8,4	9,2	3,6	3,7
42	25,7	25,5	15,3	8,1	11,5	4,5	4,1
44	23,2	23,5	14,4	8,3	8,9	3,8	3,8
45	21,8	—	13,6	8	8,9	4	3,9
47	—	—	12,6	7,6	—	3	3,3
48	—	24,6	15,8	8,9	11,1	4,3	4
49	—	25,4	14,7	7,9	11,8	5,1	4,3
50	—	25,1	15,2	8,6	10,7	4,6	4,4
51	—	23,2	14,5	8,7	10	3,9	4,4
52	24,46	—	14,43	8,15	10,98	4,27	4,26
53	—	25,3	15,7	9,1	11,7	4,6	4,2
54	—	24	15,3	8,6	10,7	4,7	4,2
55	—	23,6	14,1	7,8	10,3	4,3	3,9
56	—	20,2	13,1	7,9	8,5	3,2	3,2
57	—	26,5	16,1	9,1	11	5	4,4
58	—	—	—	—	11,5	—	—
59	—	25,1	15,8	9,1	11,5	4,5	4,4
60	25,2	25,13	15,28	8,8	10,58	4,5	4,05
61	22,33	22,54	13,49	8,1	8,96	3,68	3,44
62	22,55	22,73	13,57	7,24	9,03	3,9	3,3
63	—	21,2	13,6	8	8,6	3,5	3,4
64	—	24,2	14,9	8,5	11,1	4,4	3,9
66	—	19,1	12,1	7,2	8,3	3,2	3,2
67	—	23,3	14,7	8,4	11,5	4	3,9
69	—	20,6	13,1	7,7	9,1	3,5	3,4
70	—	21,2	13,5	7,6	8,3	3,5	3,4
71	—	22	14,2	8,1	9,4	3,8	3,7
73	—	23,7	15,1	9	11,3	3,9	4,3
74	23,1	23	14	8,3	10,2	4,4	4,1
75	23,12	22,74	14,2	8,16	9,68	4,22	3,86

## Продолжение таблицы 3.

76	—	22,2	13,9	7,3	10	4,2	3,8
77	—	23,1	14,2	7,9	9,8	4,1	3,8
78	—	21,3	14	7,3	9,3	3,8	4
79	—	21,1	13,6	8,2	9,6	4	3,8
80	—	21,5	13,3	8,2	9,3	3,5	3,5
81	—	20	12,6	7,6	8,3	3,6	3,4
82	—	22,2	13	7,5	9,7	3,7	3,8
83	—	26,1	16,1	9,3	12,5	5,5	5
84	—	—	13,5	7,8	—	3,6	3,2
86	—	23,2	14,2	8	11	4,3	4
88	—	21,6	13,8	8,1	9,3	3,7	3,7
89	23,25	22,86	14,2	8,3	9,9	4,24	4,08
90	19,77	19,2	12,45	7,3	8,52	3,7	3,73
91	21,87	21,69	13,1	7,68	9,63	4,07	3,63
92	22,12	22,2	13,54	7,84	10,04	4	3,88
93	23,4	23,17	13,88	8,33	10,1	4,22	4,1
94	24	24,26	14,1	7,93	10,3	4,22	3,66
95	—	—	15,5	9,2	10,34	—	4,28
96	23,88	24,5	15	8,73	9,88	—	4,55
97	23,76	23,58	13,84	8	10,08	4,4	4,07
98	—	24,4	15,3	8,5	11,2	4,9	4,5
99	22,9	23	13,9	8,1	10,5	4,5	4,2
100	23,54	25,5	14,13	8,42	9,8	4,54	4,27
101	19,7	19,5	11,94	7,53	8,4	3,27	3,17
102	23,3	23,6	13,8	8,1	9,48	4,35	3,7
103	23,9	24,4	14,08	7,86	10,3	4,02	3,76
104	26	25,5	16,2	9	11,6	5,3	5
105	27,5	27,62	—	—	13,02	5,74	4,73
106	—	—	13,9	8,17	—	4,12	4,07
107	22,9	22,46	13,7	8,22	8,92	3,94	4,1
108	26,85	26,44	15,64	9,26	11,5	4,86	4,72
109	26,7	26,9	15,06	9	11,6	5,35	4,94
112	27,15	26,43	15,64	9,03	12,3	4,86	4,38
113	24,46	24,12	14,35	8,1	10,65	4,54	4,2
114	27,63	27,6	16	9,12	12,75	5,67	5,3
115	23,2	23,4	14,3	7,85	9,55	4	3,88

## Продолжение таблицы 3.

116	27,64	27,6	15,73	8,9	11,5	4,92	4,75
117	23,1	22,8	13,56	7,62	9,3	3,92	3,89
118	—	26,6	15,8	8,7	11,7	5,4	4,8
120	26,34	27,24	15,47	8,56	11,86	5	4,5
121	23,3	23,05	14,8	7,5	9,9	4,05	3,87
122	25,56	25,96	15,44	9,08	11,03	4,85	4,46
124	27,22	27	16,5	9,35	12,47	5,27	4,57
125	24,34	24,54	15,5	9,15	10,2	4,5	4,2
126	26,2	25,89	15,94	8,73	12,47	5,15	4,64
128	23,98	24,01	16,06	8,75	9,88	3,95	3,74
129	23,36	23,14	15,1	9,05	10,05	4,08	3,74
130	24,44	24,7	14,43	8,28	10,76	4,7	4,3
131	21,75	21,55	13,89	8,99	9,73	3,8	3,77
132	24,3	24,4	14,5	8,04	11,18	4,62	4,03
133	24,8	24,7	14,77	8,3	12	4,5	4,23
135	22,5	22,9	13,96	8,03	9,62	4,1	3,9
136	23,06	—	14,07	8,17	9,4	4,04	3,85
137	24,87	24,18	15,5	9,04	10,26	4,63	4,7
138	25,4	—	15,1	8,8	11,53	4,26	4,28
139	24,6	24,3	14,6	8,52	11,1	4,6	3,94
140	—	—	—	—	9,95	—	—
141	24,2	25	14,94	8,45	9,83	4,68	4,15
144	21,63	21,35	12,9	7,44	8,36	3,92	3,73
145	21,97	22,3	13,3	7,47	8,47	3,7	3,35
146	22,3	21,4	13,18	7,35	8,73	3,85	3,4
147	24,54	25,06	14,5	8,46	11,42	4,78	4,17
148	26,92	26,04	15,75	—	11,1	4,95	4,44
149	21,66	21,82	12,97	7,27	8,4	3,85	3,73
154	25,9	26,2	15,53	9,1	11,93	4,94	4,62
158	27,95	27,5	16,2	8,73	12,8	5,4	5,14
159	22,6	22,96	13,62	8,2	9,4	3,9	3,72
162	27,24	26,95	16,5	9	12,07	4,75	4,37
163	22,04	22,5	13,53	—	8,87	—	3,04
167	28,05	28,2	15,97	8	12,37	5,27	4,9
171	25	24,7	14,4	8,13	11,28	4,76	4,28
173	24,52	24,66	14,8	8,49	10,5	4,61	4,27

## Продолжение таблицы 3.

174	20,06	20,26	13,26	8,27	8,78	3,7	3,64
175	24	23,84	15,19	8,28	10,76	4,4	4,16
178	22,2	22,6	13,49	6,8	9,73	3,93	4,12
179	22,2	22,35	17,7	8,33	9,43	4,2	4,1
180	—	19,5	12,1	7,5	9,2	3,3	3,4
181	21,92	21,36	12,88	7,68	9,8	4,16	3,76
182	22,5	22	13,57	8,44	9	3,97	4,2
183	26,6	26,35	15,4	9,15	11,5	5,5	5,1
184	25,5	24,76	14,57	8,4	12,36	4,8	4,38
185	25,7	25,4	14,67	8,4	11,9	5,1	4,7
186	—	20,4	12,8	7,9	9,4	3,7	3,7
187	—	—	14,6	8,18	11,4	5,1	4,42
188	26,2	26,58	15,4	—	12,58	5,3	4,9
189	—	—	—	8,26	9,73	4,33	—
190	23,68	22,8	13,36	7,52	10,14	4,1	3,85
191	28,85	28	16,9	9,17	13,1	5,42	5,03
192	26,7	25,86	17	9,37	11,76	4,9	4,76
193	23,4	22,9	14,1	8,6	10,44	4,22	3,9
194	23,6	23,4	14,05	8,4	10,34	4,64	4,38
195	26,8	27,14	16,32	9,72	11,27	5,03	4,77
196	23,8	24,06	15	8,66	10,75	4,56	4,05
197	23,6	23,7	14,5	8,27	10,2	4,2	3,74
198	26,43	26,38	15,76	9,25	11,66	4,85	4,45
200	27,17	27,83	15,82	8,53	12,21	4,77	4,56
201	28,12	27,47	16,3	9,52	12,62	5,12	4,98
202	24,35	24,1	14,34	8,23	10,95	4,43	4,3
203	28,37	28,15	16,88	9,55	12,38	5,17	4,61
204	25,48	25,2	15,78	8,56	10,92	4,87	4,38
206	27	27,72	15,5	8,78	11,85	4,52	4,44
208	22,04	21,82	14,42	9,46	9,04	3,67	4,2
210	22,68	22,14	13,94	7,58	9,6	3,83	3,65
211	24	24	15,34	9,66	10,1	4,2	4,43
212	21	20,81	13,36	8,4	8,75	3,3	3,47
213	28,9	29,61	17,17	9,86	13,76	5,47	5,34
214	28,4	28,1	17,26	9,14	12,5	5,23	4,96
215	21,9	—	13,46	8,21	—	3,63	3,7

## Продолжение таблицы 3.

216	20,35	20,76	13,03	8,48	8,78	3,5	3,34
217	29,2	—	17,24	9,5	12,5	5,27	5,18
218	26	26,44	15,07	9,4	11,68	4,75	4,38
219	24,77	24,83	14,64	8,32	11,47	4,65	4,24
220	25,1	24,98	15,42	9,3	10,43	4,1	4,44
221	24,87	25,6	15,36	8,7	11,62	4,93	4,42
223	23,64	23,9	14,9	8,6	10,12	4,03	4,02
224	27,85	27,7	16,8	10,27	12,8	4,95	5,06
225	24	23,83	15,24	9,12	9,55	4,18	4,26
226	24,22	—	15,15	8,74	10,08	4,17	4,02
228	27	27,1	15,7	8,8	12,4	5,3	4,63
231	27,1	27,2	16,3	9,3	13	5	5,27
233	28,1	28,6	15,8	8,33	11,73	5,3	4,6
234	23,6	23,6	14,3	8,6	9,6	3,9	3,73
235	24,2	23,8	16	9,64	9,85	4,12	4,36
236	23,8	23,8	14,75	9	10,23	4,16	4,2
238	23	22,8	13,9	8,57	9,53	4	3,8
239	23,4	23,4	14,4	8,65	9,62	4,16	3,9
240	26,8	26,9	15,5	9,53	11,33	4,7	4,3
241	21,9	22,3	13,3	8,13	9,45	3,96	3,9
245	25,4	25	15,3	9,8	11,4	4,2	4,4
246	27,1	27	16	9,28	12,55	5,2	5
248	28,2	28,2	16,5	9,4	12,9	5,36	4,76
250	22,6	—	14,2	8,9	—	4	3,8
252	23,96	24,77	15,05	8,73	10,74	4,86	4,13
254	25,3	24,9	15,5	0,17	11,2	4,84	4,45
255	25,1	24,8	14,8	8,57	10,3	4,3	4,3
256	27,4	27,2	15,3	9,2	12,34	4,9	4,7
257	25,8	25,8	15,7	9,13	11,06	5,1	4,7
259	27,8	27,8	—	9,43	12,64	—	5,2
260	25,3	25,7	15,1	9,1	11,8	4,9	4,9
261	23,8	23,7	14,7	9,02	10,1	4,17	4,3
263	22,1	22	13,5	8,1	9,18	3,64	3,8
265	27,1	26,9	15,9	8,8	11,8	4,78	4,96
266	27,2	27	16,1	9,83	12,15	4,82	4,94
267	24,6	24,32	14,83	8,85	10,53	4,12	3,87

## Продолжение таблицы 3.

269	27,6	27,3	—	9,72	12,88	5,06	4,73
270	—	—	15,64	8,65	12,1	4,8	4,2
271	25,32	24,92	16,15	9,95	11,7	4,64	4,52
272	23,24	23,4	14,65	8,34	11,35	4,56	3,92
273	26	25,95	15,5	8,87	11,2	5,02	4,73
274	29,2	29,16	17,56	9,61	13,34	5,7	5,7
275	25,91	25,38	15,86	9,07	11,2	4,82	4,3
277	26,8	26,9	15,65	8,9	13,07	4,8	4,34
278	24,37	23,97	15,36	9,45	10,25	4,36	4,2
279	26,3	26,64	15,8	9,16	12,8	4,78	4,67
280	28,1	27,5	16,33	9,42	—	5,34	4,65

Примечания: список обозначений параметров черепа см. на стр. 47.