

М. В. Павлова¹, Д. О. Гимранов², О. Г. Нанова³, П. А. Косинцев²,

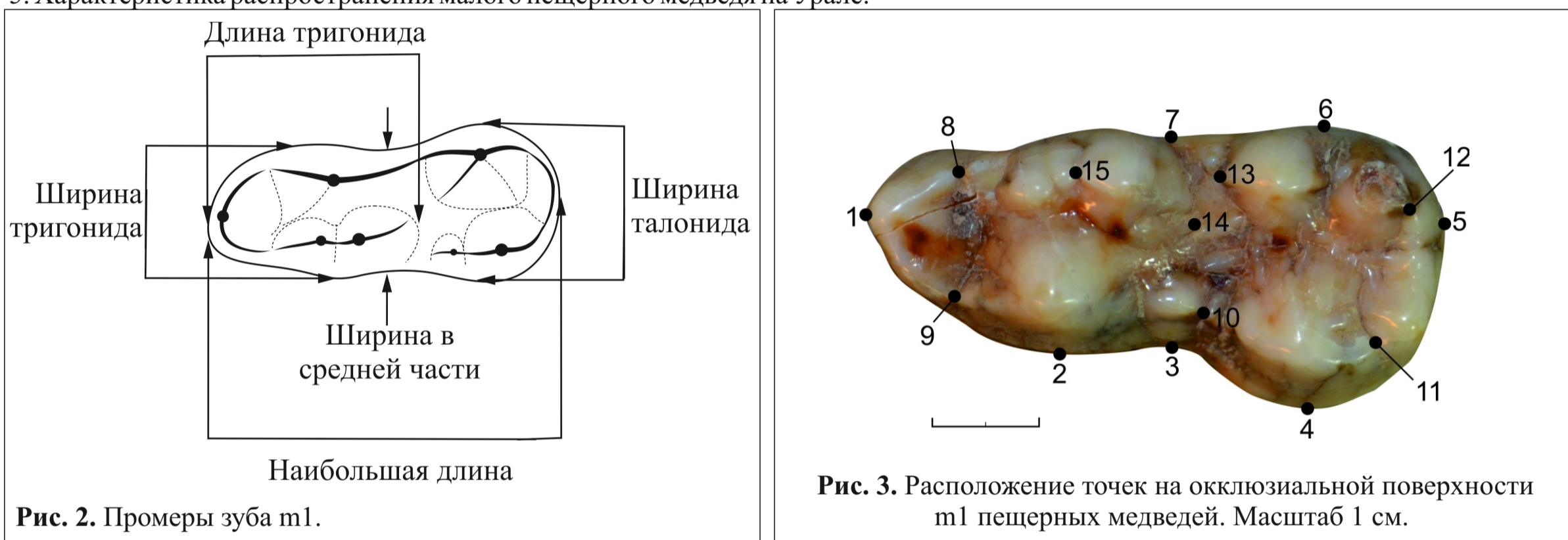
¹Уральский государственный педагогический университет, Екатеринбург, mariapavlova99@yandex.ru, ²Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, djulfa250@rambler.ru,

³Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, panova@mail.ru

Пещерные медведи населяли территорию Северной Евразии и являлись типичными представителями фауны позднего плейстоцена (Барышников, 2007; Kurtén, 1968, 1976; Musil, 1980). В настоящее время известно, что на территории Урала обитали как большие пещерные медведи (*U. spelaeus sensu lato*), так и малые пещерные медведи (*U. ex gr. savini-rossicus*) (Смирнов и др., 1990; Knapp et al., 2009; Stiller et al., 2014; Kosintsev et al., 2016; Baryshnikov, Puzachenko, 2020; Barlow et al., 2021).

В группе малых пещерных медведей выделяют *U. savini* (Западная Европа) и *U. rossicus* (Северный Кавказ, Урал) (Борисяк, 1932; Spassov et al., 2017; Baryshnikov, Puzachenko, 2020; Barlow et al., 2021). Из-за малочисленности и спорного геологического возраста находок *U. savini* (Rabeder et al., 2010; Wagner, Cernak, 2012), наряду с отсутствием ревизии находок *U. rossicus* не возможно на данный момент точно определить таксономическую позицию остатков малого пещерного медведя. Поэтому мы относим все находки малого пещерного медведя с территории Урала к группе *savini-rossicus*. Плохо изучены малые пещерные медведи с ареалогической позиции. По сравнению с местонахождениями с остатками большого пещерного медведя, местонахождений с остатками малого пещерного медведя на Урале намного меньше (Смирнов и др., 1990; Косинцев, Воробьев, 2001; Косинцев, Сатаев, 2005; Vereschagin, Baryshnikov, 2000; Kosintsev, 2007; Kosintsev et al., 2016). Данные о распространении малого пещерного медведя на Урале отрывочные и нуждаются в проверке, что затрудняет реконструкцию ареала этого вида на обозначенной территории. Поэтому целью нашей работы стало изучение распространения малого пещерного медведя (*U. ex gr. savini-rossicus*) на Урале. В задачи исследования входило:

1. Анализ литературных источников о находках пещерных медведей на Урале;
2. Проведение измерения зубов пещерных медведей;
3. Фото фиксация каждого зуба, расставление лантмаркеров на фотоснимках зубов;
4. Проведение таксономической дифференциации зубов с использованием методов статистического анализа;
5. Характеристика распространения малого пещерного медведя на Урале.



19Материалы и методы: изучено 232 зуба (m1) пещерных медведей из 17 местонахождений Урала (рис. 1.). Палеозоологические коллекции хранятся в музее ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург).

Первый нижний маляр был выбран нами по причине того, что зуб является одним из самых многочисленных и информативных зубов. По сравнению с другими зубами на зубе представлены все элементы передней части зуба (тригонид) и все элементы задней части зуба (талонид), по которым достаточно точно возможно проводить видовую идентификацию (Барышников, 2007). На ряду с этим в большинстве местонахождений Урала, которые содержат костные остатки пещерных медведей присутствовал m1.

Было проведено морфометрическое изучение зубов по схеме представленной на рис. 2. Нами измерялась общая длина зуба, длина тригонид, ширина тригонид, ширина в средней части зуба и ширина талонид. Из литературных источников известно, что размеры зубов большого пещерного медведя значительно превосходят размеры зубов малого пещерного медведя (Борисяк, 1932; Барышников, 2007; Spassov et al., 2017). Проведено изучение формы коронки зуба. Для этого на фотоснимках расставлялись лантмаркеры в соответствии с главными и второстепенными элементами коронки зуба. Всего было выбрано 15 точек (рис. 3), которые могли характеризовать как качественные, так и количественные признаки коронки зуба. Для анализа данных использовались методы классической и геометрической морфометрии.

Были сформированы две выборки зубов с известной таксономической принадлежностью. Первая выборка зубов сформирована на основе материалов из пещерных местонахождений Победа, Игнатьевская, Тайн, Заповедная, Аша 1, Виашер и Геологов 3 и принадлежит большому пещерному медведю *U. kanivetz* (Смирнов и др., 1990; Kosintsev et al., 2016; Baryshnikov et al., 2019). Вторая выборка зубов сформирована на основе материалов из пещеры Иманай и принадлежит малому пещерному медведю *U. ex gr. savini-rossicus* (Gimranov, Kosintsev, 2020). Зубы из 12 местонахождений либо не были изучены ранее, либо нуждались в проверке их принадлежности к тому или иному таксону.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 20-74-00041) и частичной поддержке РФФИ № 19-04-00111-а.

Список литературы:
 1. Борисяк А. А. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Сев. Кавказа // Труды палеозоологического института. 1932. Т. 1. С. 137-201.
 2. Барышников Г. Ф. Семейство медвежьи (Carnivora, Ursidae) Фауны России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 5. СПб: Наука, 2007. 542 с.
 3. Косинцев П. А., Воробьев А. А. Выводы большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Ros. et Henl.) на Урале // Мамонт и его окружение. 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 266-278.
 4. Косинцев П. А., Сатаев Р. М. Фауна млекопитающих из местонахождения Аша 1 (Юж. Урал) // Фауна Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Выюта Северной Евразии в кайнозое / вып. 4. 2005. С. 113-147.
 5. Смирнов Н. Г., Болшаков Н. В., Косинцев Ю. И., Панова Н. К., Коробитников Ю. И., Ольшанг В. Н., Ерахин Н. Г., Быкова Г. В. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 245с.
 6. Barlow A., Pajmans J., Alberti F., Gasparyan B., Bar-Oz G., Pinhasi R., Foronova I., Puzachenko A., Pacher M., Dalén L., Baryshnikov G., Hofreiter M. Middle Pleistocene genome calibrates a revised evolutionary history of extinct cave bears // Current Biology. 2021. In Press.
 7. Baryshnikov G. F., Puzachenko A. Y. Morphometry of lower cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) and general remarks on the dentition variability // Boreas. 2020. V. 49, №3. P. 562-593.
 8. Baryshnikov G. F., Gimranov D., Kosintsev P., Vereschagin N., Vereschagin N. P. Variability of the upper incisors in the cave bears (Carnivora, Ursidae) from the Caucasus and Urals // Complex Rendus Palevol. 2019. V. 18, №2. P. 209-222.
 9. Fadeeva T., Kosintsev P., Lapteva E., et al. Makhevskaya Ledyanaya Cave (Middle Urals, Russia): Biostatigraphical Reconstruction // Quaternary International. 2020. V. 546. P. 135-151.
 10. Knapp M., Rohland N., Weinstock J., Baryshnikov G., Sher A., Doris N., Rabeder G., Pinhasi R., Schmitt H., Hofreiter M. First DNA results of Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns // Mol. Ecol., 2009. Vol. 18, N. 6. P. 1225-1238.
 11. Kosintsev P. A. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals // Quaternary International. 2007. Vol. 160, Issue 1. P. 112-120.
 12. Kosintsev P. A., Gasilina V. V., Gimranov D. O., et al. Carnivores of the Urals in the late pleistocene and holocene // Quaternary International. 2016. V. 420. P. 145-155.
 13. Kurtén B. Pleistocene Mammals of Europe. Weidenfeld and Nicolson, London. 1968. 317 pp.
 14. Kurtén B. The Cave Bear Story. Life and Death of a Vanished Animal. Columbia University Press, New York. 1976. 163 pp.
 15. Musil R. Ursus spelaeus - Der Höhlenbär. Weimar: Weimarer Mono-graphien zur Ur- und Frühgeschichte. Teil I. 1980. 94 pp.
 16. Stiller M., Molak M., Prosi S., Rabeder G., Baryshnikov G., Rosendahl W., Münzel S., Bochenens H., Grandal-d'Anglade A., Hilpert B., Gernonpré M., Stasyk O., Pinhasi R., Tintori A., Rohland N., Mohandesan E., Ho S. Y. W., Hofreiter M., Knapp M. Mitochondrial DNA diversity and evolution of the Pleistocene cave bear complex // Quaternary International. 2014. 339-340: 224-231.
 17. Vereschagin N., Baryshnikov G. Small cave bear Ursus (Spelearteos) rossicus uralensis from the Kizel Cave in the Ural (Russia) // Geolozki zbornik, Liubljana. 2000. V. 15. P. 53-66.
 18. Rabeder G., Pacher M., Withalm G., Early Pleistocene Bear Remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) // Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften. 2010. Bd. 17. P. 1-15.
 19. Spassov N., Hristova L., Ivanova S., Georgiev I. First record of the "small cave bear" in Bulgaria and the taxonomic status of 'bear of the Caucasus' (Carnivora, Ursidae) // Geologica Balcanica. 2017. 73(3-4): 275-291.
 20. Wagner J., Cernak S. Revision of the early Middle Pleistocene bears (Ursidae, Mammalia) of Central Europe, with special respect to possible co-occurrence of spelaeoid and arctoid lineages // Bulletin of Geosciences. 2012.V. 87. № 3. P. 461-496.

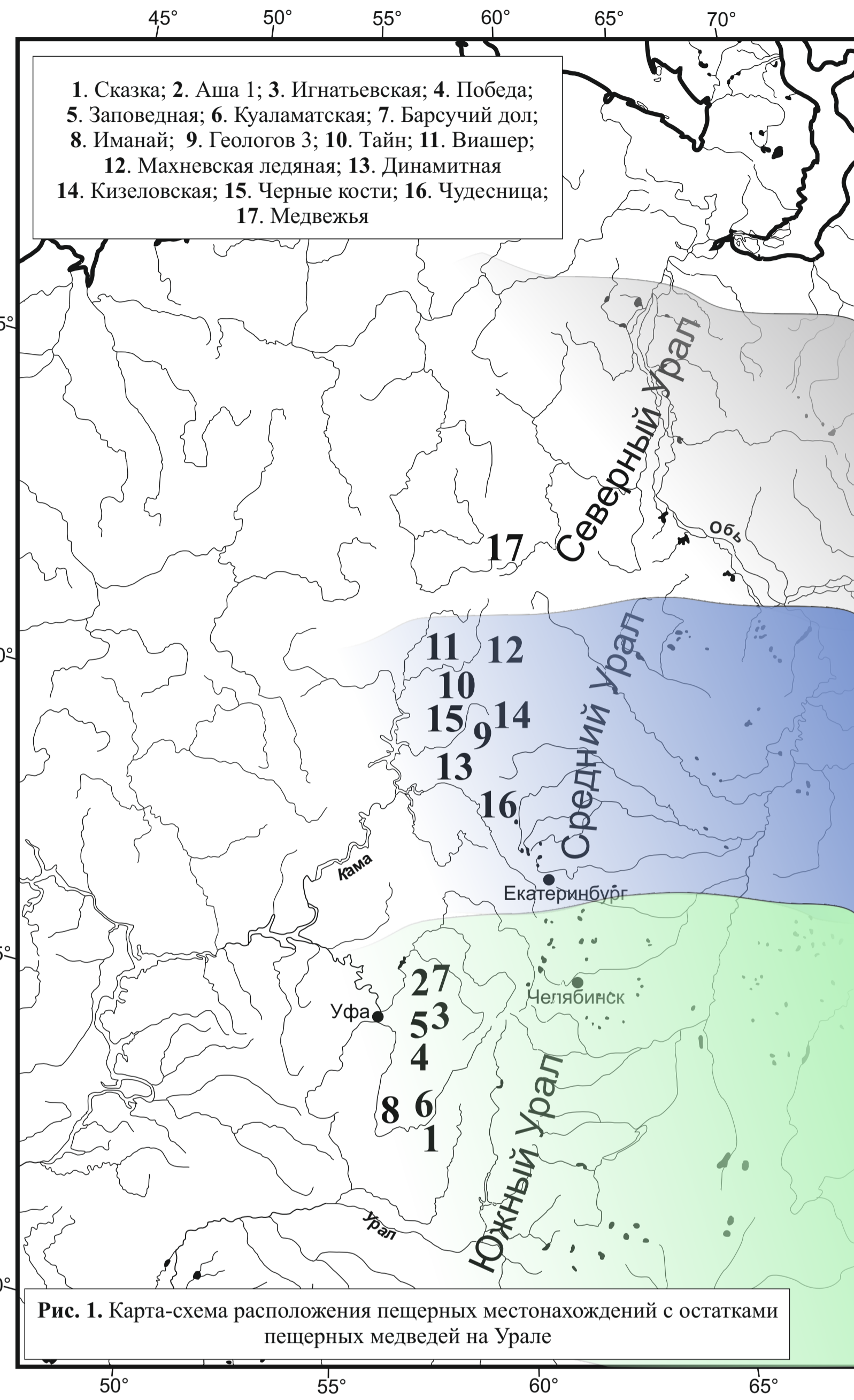


Рис. 1. Карта-схема расположения пещерных местонахождений с остатками пещерных медведей на Урале

Наши исследования подтвердили, что зубы большого и малого пещерных медведей хорошо различаются по размерам. Выборки зубов пещерных медведей с известной таксономической принадлежностью образовали две слабо перекрывающиеся между собой размерные группы (рис. 4). Первую группу (отличающуюся небольшими размерами) сформировали зубы *U. ex gr. savini-rossicus*, вторую группу (с более крупными размерами) сформировали зубы *U. kanivetz*. Зубы из 12 местонахождений попали в одну из образованных групп (рис. 4), что послужило основанием для определения их таксономической принадлежности.

По материалам пещеры Медвежья (рис. 4) подтверждено, что на Северном Урале обитали *U. kanivetz* и *U. ex gr. savini-rossicus* (Kosintsev et al., 2016). Для обоих видов это самая северная точка распространения на Урале (62°05' с.ш., 58°05' в.д., рис. 1).

Подтверждено, что на Среднем Урале обитал *U. kanivetz* наряду с *U. ex gr. savini-rossicus* (Kosintsev et al., 2016). Впервые установлено наличие малого пещерного медведя в фаунах пещер Виашер, Динамитная, Чудесница и Черные кости (рис. 4). Подтверждено наличие *U. ex gr. savini-rossicus* в фаунах пещер Махневская ледяная (Fadeeva et al., 2000).

Впервые установлено, что костные остатки пещерного медведя из пещеры Куаламатская принадлежат *U. kanivetz* (Южный Урал). Подтверждено обитание на Южном Урале *U. ex gr. savini-rossicus* по материалам пещер Аша 1, Игнатьевская, Барсучий Дол (Смирнов и др., 1990; Kosintsev et al., 2016). Впервые установлено наличие малого пещерного медведя в фауне пещер Сказка (рис. 4).

По форме m1 выборки разделились хуже (рис. 5). Можно заключить, что определение таксономической принадлежности пещерных медведей методом геометрической морфометрии по предложенной нами форме m1 значительно уступает возможности их дифференциации по размерам зуба и может служить только вспомогательным методом.

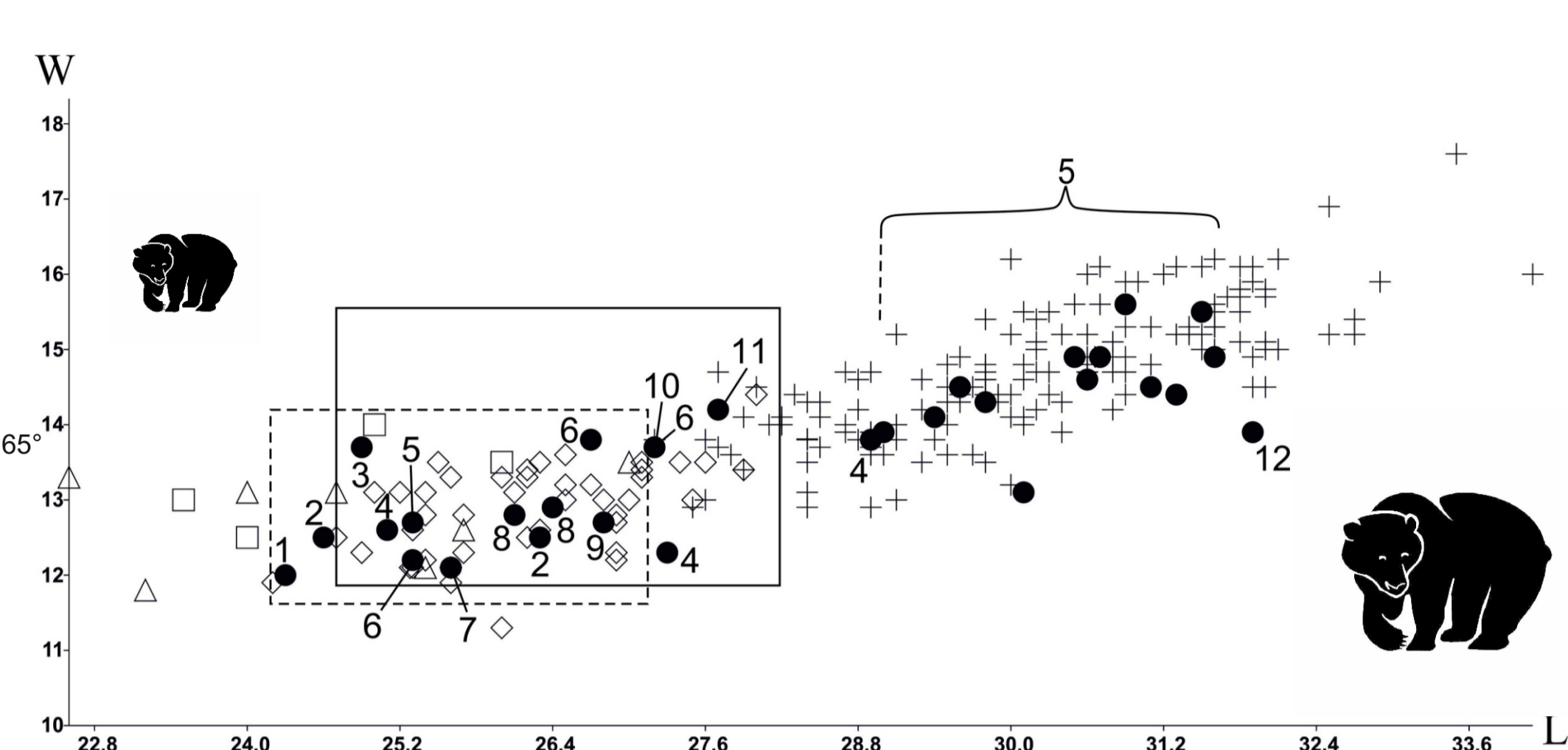


Рис. 4. Отношение наибольшей длины (L) к ширине талонид (W) m1 пещерных медведей, в мм.

+ *U. kanivetz* из местонахождений Урала
 ◇ *U. ex gr. savini-rossicus* из пещеры Иманай
 □ *U. ex gr. savini-rossicus* из местонахождения близ Краснодара (Борисяк, 1932)
 △ *U. ex gr. savini-rossicus* из местонахождений Сибири (Барышников, 2007)
 --- границы изменчивости размеров m1 *U. ex gr. savini-rossicus* из пещеры Кизеловская (Барышников, 2007)
 □ границы изменчивости размеров m1 *U. ex gr. savini-rossicus* из местонахождения Bacton Forest Bed (Барышников, 2007)
 ● пещерные медведи из местонахождений Урала с неопределенным таксономическим положением

1 – Кизеловская
 2 – Махневская ледяная
 3 – Медвежья
 4 – Барсучий дол
 5 – Виашер
 6 – Чудесница
 7 – Тайн (слой 2)
 8 – Сказка
 9 – Динамитная
 10 – Игнатьевская (10 слой)
 11 – Черные кости
 12 – Куаламатская

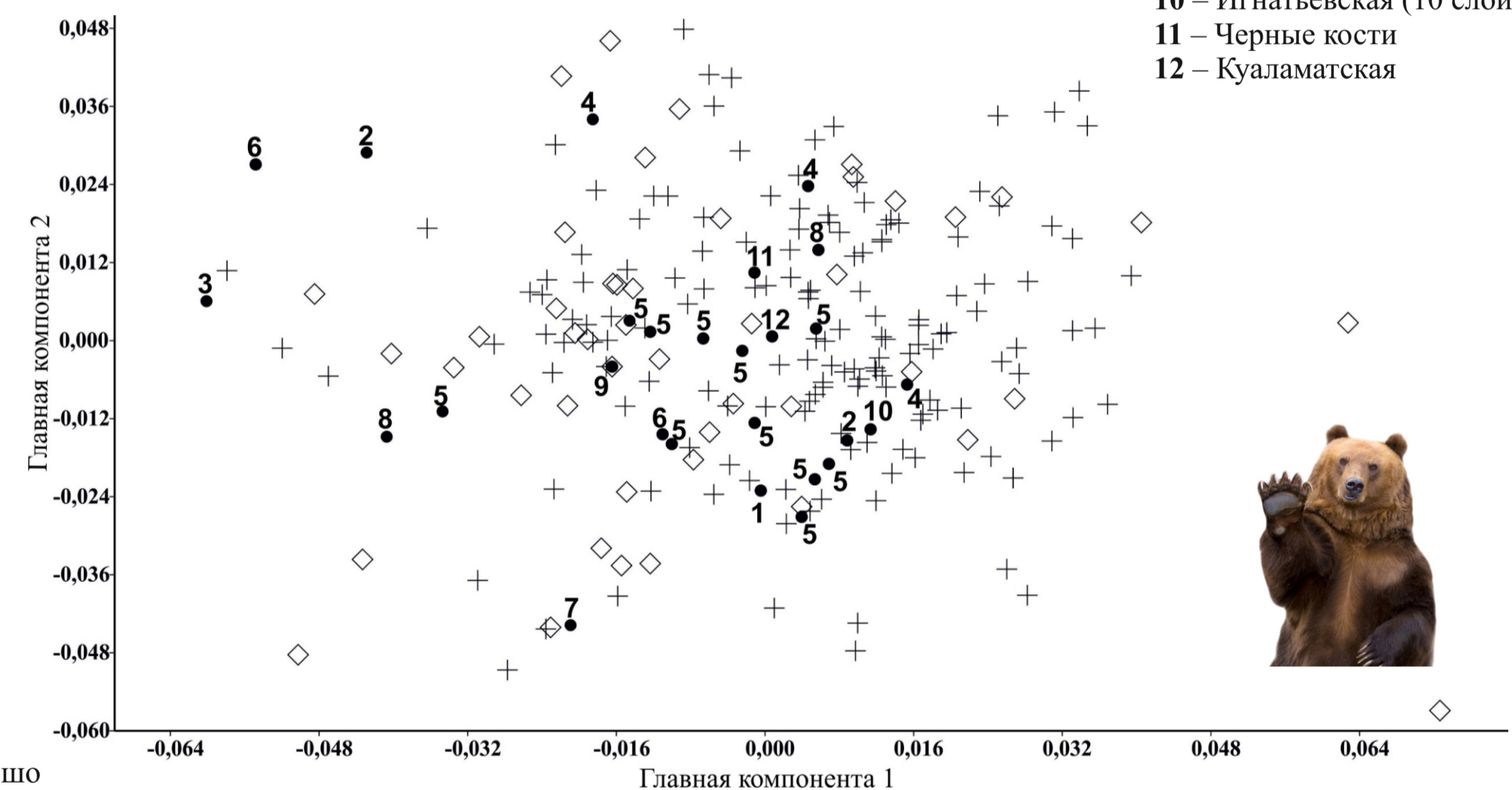


Рис. 5. Результаты анализа формы m1 пещерных медведей методом главных компонент

+ *U. kanivetz* из местонахождений Урала ◇ *U. ex gr. savini-rossicus* из пещеры Иманай ● пещерные медведи из местонахождений Урала с неопределенным таксономическим положением

Выводы:

В результате исследования зубов пещерных медведей впервые установлено, что малый пещерный медведь (*U. ex gr. savini-rossicus*) присутствует в фаунах пещер Сказка, Виашер, Динамитная, Чудесница и Черные кости.

Подтверждено, что *U. kanivetz* и *U. ex gr. savini-rossicus* обитали на Северном, Среднем и Южном Урале. Северная граница ареала этих видов доходила до 52° северной широты.

В ряде местонахождений их остатки найдены в составе одних фаун, что указывает на перекрывание их ареалов на Урале. Время совместного обитания большого и малого пещерных медведей составляет от начала (микулинское, казанцевское межледниковье; МИС 5e) до середины (середины брянского, каргинского интерстадиалов; середина МИС 3) позднего плейстоцена.

Полученные данные существенно дополняют представления о распространении малого пещерного медведя (*U. ex gr. savini-rossicus*) на Урале и о его взаимоотношениях с уральским пещерным медведем (*U. kanivetz*).