

УДК 569.742.2

ТРОФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ И СОВРЕМЕННЫХ БУРЫХ МЕДВЕДЕЙ (*URSUS ARCTOS*) ЯКУТИИ ПО ДАННЫМ ИЗОТОПНОГО АНАЛИЗА

© 2020 г. О. А. Крылович^{a, *}, Г. Г. Боескоров^{b, c, **},
М. В. Щелчкова^{d, ***}, А. Б. Савинецкий^{a, ****}

^aИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

^bИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск 677980, Россия

^cАкадемия наук Республики Саха (Якутия), Якутск 677007, Россия

^dСеверо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск 677000, Россия

*e-mail: okrylovich@gmail.com

**e-mail: gboeskorov@mail.ru

***e-mail: mar-shchelchkova@mail.ru

****e-mail: arkadybs@rambler.ru

Поступила в редакцию 05.09.2019 г.

После доработки 17.09.2019 г.

Принята к публикации 20.10.2019 г.

Для оценки трофического положения очень крупных бурых медведей из плейстоцена Якутии мы использовали метод анализа стабильных изотопов азота и углерода в коллагене костей и зубов. Проведено сравнение с современными бурыми медведями Якутии и крупными плейстоценовыми хищниками. В результате измерений для плейстоценовых медведей мы получили значения $\delta^{13}\text{C}$, характерные для наземных экосистем, и сравнительно высокие значения $\delta^{15}\text{N}$, характерные для таких плейстоценовых хищников как пещерный лев. Мы объясняем высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ коллагена кости изученных ископаемых медведей, также как и других плейстоценовых бурых медведей Якутии и Чукотки, несколькими причинами: 1. отсутствие крупных конкурентов, таких как *Arctodus simus*, позволяло использовать медведям большое количество пищи животного происхождения; 2. физиологический эффект зимней спячки, выражающийся в повышенном содержании ^{15}N в коллагене костей; 3. обусловленное более суровыми климатическими условиями повышенное содержание ^{15}N в растительности, что сказывается на изотопном составе всей мамонтовой фауны западной Берингии. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ современных бурых медведей Якутии указывают на растительную диету. Эти медведи (по сравнению с ископаемыми) занимают принципиально другую трофическую нишу, адаптированную к современным низкопродуктивным экосистемам Якутии.

Ключевые слова: *Ursus arctos*, стабильные изотопы, поздний плейстоцен, голоцен

DOI: 10.31857/S0044513420050074

Крупные хищные млекопитающие являются важным элементом современных наземных экосистем. Как консументы высшего порядка они отвечают за контроль над популяциями травоядных, обеспечивая тем самым стабильность структуры растительных сообществ. Понимание трофического положения крупных хищных млекопитающих в позднем плейстоцене важно для реконструкции многих характеристик “тундростепи” (арктической степи) — экосистемы, не имеющей аналогов в современности. В средних и высоких широтах в наши дни популяции некоторых хищных представляют собой реликты плейстоценовых популяций с измененными генетиче-

ской структурой и экологической нишей. Одним из таких видов является бурый медведь (*Ursus arctos*), ареал которого в плейстоцене почти совпадает с его современным ареалом. Реконструкция некоторых аспектов палеобиологии этого вида, в том числе трофического положения во времена плейстоцена, может обеспечить нас базовой информацией о его фундаментальной экологической нише и формировании экологической пластичности, которая способствует широкому распространению вида в самых разных экологических условиях.

Содержание стабильных изотопов углерода и азота в коллагене кости позволяет напрямую ана-

лизировать питание и экологические особенности существования как современных животных, так и уже вымерших. Так как углерод и азот, содержащиеся в коллагене костей, попадают в организм вместе с пищей, содержание стабильных изотопов азота и углерода в молекулах коллагена идеально для палеоэкологических исследований, в том числе и для определения особенностей питания древних животных.

Летом 2015 г. в береговом обнажении р. Уянди-на (бассейн Индигирки, крайний север Якутии) было найдено три черепа исключительно крупных особей бурого медведя (Боескоров и др., 2016, 2019). Условия захоронения и сопутствующая фауна позволили отнести данные находки к позднему плейстоцену. Радиоуглеродная дата наиболее крупного черепа медведя с р. Уяндина, полученная в лаборатории университета г. Гронингена (Нидерланды), подтвердила плейстоценовый возраст находки (>45000 лет (GrA-65241). Кондилобазальная длина (433 мм), скуловая ширина (283 мм) и ряд других размеров этого экземпляра намного превосходят соответствующие параметры современных подвидов Сибири и Дальнего Востока, а также ископаемых особей вида с территории Якутии (Боескоров и др., 2016, 2019). Исследования генетических особенностей этих медведей показали, что они принадлежали к ныне вымершей группе (Rey-Iglesia et al., 2019). В 2016 г., также на крайнем севере Якутии, в бассейне р. Селеннях, окрестностях села Сайылык, был найден еще один очень крупный череп бурого медведя, близкий по размерам к наиболее крупному черепу с Уяндины (кондилобазальная длина около 425 мм, скуловая ширина не менее 260 мм). Этот череп найден в льдистых лессовых отложениях верхнего плейстоцена. Палинологический анализ вмещавших череп отложений показал почти полное отсутствие пыльцы деревьев и кустарников, что свидетельствует о широком развитии открытых ландшафтов с тундростепными, степными и лугово-степными сообществами (заклужение палинологов Н.Т. Бакулиной и Л.М. Фартунаевой, АО “Якутскгеология”).

Известно, что бурый медведь может достигать исключительно крупных размеров при наличии богатой кормовой базы (проходная рыба, трупы морских млекопитающих, обилие питательных корней, плодов и семян растений) (Гептнер и др., 1967). Во время ледникового периода в северной Якутии медведи не могли иметь подобной пищи. Предполагалось, что бурый медведь в позднем плейстоцене мог активно охотиться на молодняк бизонов и оленей или питаться трупами мамонтов и других гигантских травоядных (Боескоров, Барышников, 2013), чем могли быть вызваны крупные размеры новых находок.

Современный подвид бурого медведя, обитающий на территории Якутии (*U. a. jeniseensis*), наоборот, отличается относительно мелкими размерами и разнообразным питанием с преобладанием растительных кормов (Тавровский и др., 1971; Ревин и др., 1988).

Цель нашей работы – определить трофическое положение древнего бурого медведя Якутии и сопоставить его с трофическим положением современного бурого медведя с территории Якутии на основе данных изотопного анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для определения относительного положения древнего медведя в трофической сети плейстоценовых сообществ Якутии мы использовали широко распространенный метод анализа соотношения стабильных изотопов углерода и азота в коллагене и дентине двух крупных медведей из плейстоценовых отложений Якутии (табл. 1). Для сравнения трофического положения современных и древних бурых медведей Якутии мы использовали коллаген и дентин шести современных бурых медведей Якутии (рис. 1).

Для анализа содержания стабильных изотопов углерода и азота в коллагене костей или дентине зубов для каждого образца было отобрано около 0.5 г материала. Современные кости медведей до процедуры выделения коллагена были обезжирены смесью хлороформ : метанол 2 : 1 (Guiry et al., 2016). Коллаген выделяли по модифицированному методу Лонжина (Longin, 1971; Горлова и др., 2015). Изотопный состав углерода и азота в образце коллагена древних медведей определили с помощью масс-спектрометра Thermo-Finnigan Delta V Plus, сопряженного с элементным анализатором (Thermo Flash 1112) в Центре коллективного пользования ИПЭЭ РАН. Определения изотопного состава образцов коллагена современных медведей Якутии проводили на изотопном масс-спектрометре AMS precisiON IRMS в ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН.

Различия в относительном содержании стабильных изотопов химического элемента в веществе измеряют в сравнении с единичными международными стандартами и обозначают условной единицей δ (дельта), которая выражена в доле атомов тяжелого изотопа от всех атомов данного элемента и пересчитана на тысячные доли (промилле, ‰) отклонения от международного стандарта (DeNiro, 1985; Горлова и др., 2015). В качестве стандартов для измерений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ использованы “венский” эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB) и атмосферный азот

Таблица 1. Результаты изотопного анализа плейстоценовых и современных бурых медведей Якутии

География	Возраст, пол	Элемент скелета	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}, \text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}_{\text{air}}, \text{‰}$	Код образца
Абыйский р-н, бассейн р. Индигирка, р. Уяндина ¹	Взрослый самец	Череп	–19.4	11.4	GGB1
Усть-Янский р-н, бассейн р. Селеннях, окрестности села Сайылык ¹	Взрослый самец	Клык	–19.2 (–19.9)	11.3 (9.9)	GGB2
Алданский р-н, окр. г. Алдан, добыт в 1960-е гг. ^{2, 3}	Взрослый самец	Ребро	–18.2	2.7	GGB3
Верхнеколымский р-н, окр. пос. Зырянка, добыт в 1992 г. ^{2, 3}	Взрослый самец	Череп	–20	4.1	GGB4
Кобяйский р-н, добыт в 1970–1980 гг. ^{2, 3}	Взрослый самец	Клык	–20.9 (–21.5)	5.3 (3.8)	GGB5
Среднеколымский р-н, р. Колыма, окр. г. Среднеколымска, добыт в 1970-е гг. ^{2, 3}	Взрослая самка	Фаланга пальца	–20.9	6.6	GGB6
Верхоянский р-н, окр. г. Верхоянска, добыт в 1950-е гг. ^{2, 3}	Взрослый самец	Позвонок	–18.4	2.7	GGB7
Аллаиховский р-н, 100 км к югу от пос. Чокурдах, добыт в 1980-е гг. ^{2, 4}	Молодой самец	Череп	–20.9	6	GGB8

Примечания. В скобках – значение с поправкой на разницу между изотопными значениями коллагена и дентина (по: Bocherens, 2015). ¹ – поздний плейстоцен, ² – современные образцы, ³ – таежная зона, ⁴ – лесотундра.

соответственно. Аналитическую точность приборов (0.2 и 0.25‰ (SD) для $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ соответственно) оценивали повторными калибровками внутреннего стандарта (референтные материалы МАГАТЭ). Вместе с определением изотопного состава в пробе определяли общее содержание углерода и азота (% C, % N) и атомарное соотношение C/N, которые служат индикаторами сохранности белка в древних образцах (DeNiro, 1985).

Изменение диеты, связанное с разными этапами жизни животного, сказывается на изотопном составе разных тканей и зависит от времени формирования этих тканей. Коллаген кости синтезируется и обновляется в течение всей жизни животного и его изотопный состав отражает изотопный состав диеты за несколько последних лет жизни у долгоживущих животных. Коллаген в дентине синтезируется во время роста зуба и, таким образом, отражает состав диеты за этот ограниченный промежуток времени, который у медведей может захватывать период молочного вскармливания. Вследствие этого коллаген, выделенный из дентина, может быть обогащен тяжелым изотопом азота по сравнению с коллагеном костей того же самого индивида (Bocherens et al., 1994). Также у медведей в среднем значения $\delta^{13}\text{C}$ коллагена дентина зубов всегда больше, чем $\delta^{13}\text{C}$ коллагена кости. Поэтому, из-за особенностей формирования дентина, для корректного сравнения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей и дентина мы использовали следующие поправки: $\delta^{13}\text{C}_{\text{коллаген}} =$

$$= \delta^{13}\text{C}_{\text{дентин}} - 0.67\text{‰} \text{ и } \delta^{15}\text{N}_{\text{коллаген}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{дентин}} - 1.47\text{‰} \text{ (Bocherens, 2015).}$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для оценки сохранности коллагена в ископаемых костях было определено соотношение содержания общего углерода к азоту (C : N) и общее содержание азота (%) (DeNiro, 1985). Для изученных плейстоценовых образцов кости и дентина C : N получились 3.3 и 2.6 соответственно. Общее содержание азота в выделенном коллагене кости и дентина составило 16 и 25% соответственно. Полученные значения попадают в диапазон допустимых значений для хорошо сохранившегося коллагена (DeNiro, 1985), что позволяет использовать их для дальнейшего анализа. Соответствующие показатели для современных образцов также попадают в этот диапазон.

Результаты измерений изотопного состава коллагена костей и дентина изученных экземпляров бурых медведей представлены в табл. 1. Измерения показали, что значения $\delta^{13}\text{C}$ плейстоценовых образцов очень схожи с современными бурыми медведями из Якутии (от –19.2 до –19.4‰ и от –18.2 до –20.9‰ соответственно), в то время как значения $\delta^{15}\text{N}$ значительно различаются (11.3–11.4‰ у плейстоценовых образцов и 2.7–6.6‰ у современных медведей из Якутии).

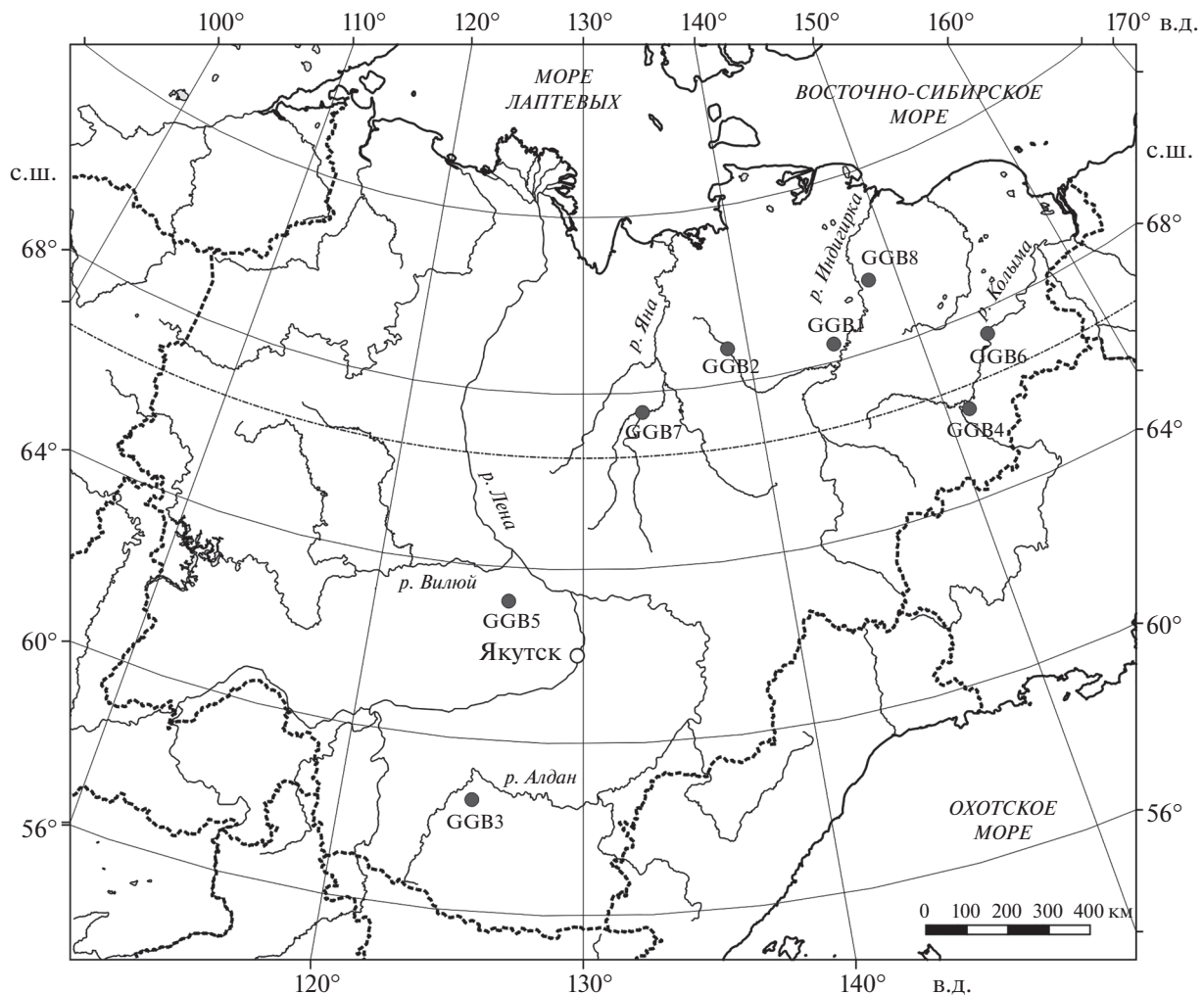


Рис. 1. Карта с местами сбора образцов, информацию о каждом образце см. в табл. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ исследованных древних медведей схожи со средними значениями плейстоценовых бурых медведей и пещерных львов Якутии и Чукотки, (Kirillova et al., 2015), но $\delta^{15}\text{N}$ заметно больше $\delta^{15}\text{N}$ бурых медведей из Европы (около 3.5‰) и восточной Берингии (около 7‰) (Fox-Dobbs et al., 2008; Bocherens et al., 2011) (рис. 2). Современные бурые медведи Якутии показывают значения близкие ископаемым бурым медведям из Европы (Bocherens et al., 2011), и в значительной степени отличаются от ископаемых медведей Якутии. Современные бурые медведи прибрежных районов Чукотки в среднем показывают схожие с древними медведями Якутии значения $\delta^{15}\text{N}$ (но с большим разбросом) (Горлова и др., 2015). В то же время, $\delta^{13}\text{C}$ отличается, скорее всего, из-за присутствия в питании современных чукотских бурых медведей пищи морского проис-

хождения. Изотопный состав азота и углерода древних якутских и чукотских бурых медведей сильно отличается от изотопного состава коллагена костей современных и голоценовых белых медведей (*Ursus maritimus*) (Горлова и др., 2015) (рис. 2).

В процессе перехода с одного трофического уровня на другой происходит изменение изотопного состава организма. Величина, на которую изменяется изотопный состав, определяется как разница между изотопным составом тканей животного и изотопным составом его пищи ($\delta_{\text{консумент}} - \delta_{\text{диета}}$, обозначается как $\Delta^{13}\text{C}$ или $\Delta^{15}\text{N}$) и называется трофическим фракционированием, или коэффициентом трофической дискриминации (Martínez del Río et al., 2009; Bond, Hobson, 2012). Степень трофической дискриминации изотопов углерода невелика. В среднем значение $\Delta^{13}\text{C}$ небольшое (0.5–2.0‰), подвержено значительным колебаниям на разных трофических уровнях и за-

висит от состава диеты и физиологического состояния животного (Peterson, Fry, 1987; Kelly, 2000; Post, 2002). Благодаря незначительному изменению изотопного сигнала при продвижении по пищевой цепи, величина $\delta^{13}\text{C}$ тканей животных хорошо отражает усредненный изотопный состав его диеты и первичных продуцентов, но с некоторыми исключениями.

Величина $\delta^{15}\text{N}$ в тканях животных увеличивается в среднем на 2–5‰ с каждым трофическим уровнем (Minagawa, Wada, 1984; Hobson, Welch, 1992; Post, 2002). Благодаря трофическому фракционированию, величина $\delta^{15}\text{N}$ может служить показателем трофического уровня животного. Ткани хищников содержат больше ^{15}N , по сравнению с тканями травоядных (Bocherens et al., 1997; Kelly, 2000), а ткани высших консументов длинных трофических цепей (например, морских) обогащены тяжелым изотопом азота, по сравнению с тканями высших консументов коротких трофических цепей (например, наземных) (Chamberlain et al., 2005; Dehn, 2005). Конкретная величина $\Delta^{15}\text{N}$ может колебаться в довольно широких пределах, в зависимости от таких факторов, как пол, качество диеты, репродуктивный статус, стадия роста животного. Азот поступает в организм животного преимущественно из белков, поэтому количество белка в рационе также влияет на интенсивность фракционирования изотопов азота (Pearson et al., 2003; Robbins et al., 2005). При сопоставлении значений изотопного состава коллагена костей консументов и их диеты рекомендуют использовать коэффициенты трофической дискриминации 0–2‰ для углерода и 3–5‰ для азота в зависимости от вида (Bocherens, Drucker, 2003).

Изотопный состав организма является отражением изотопного состава его пищи (с учетом трофического фракционирования), усредненно за определенный интервал времени. Скорость обмена, т.е. время, за которое после перемены питания изменяется изотопный состав ткани, зависит от скорости ее возобновления (Kelly, 2000). У крупных млекопитающих наиболее быстро состав кости меняется в процессе интенсивного роста, но изменения продолжают даже после наступления половой зрелости: происходит резорбция старой костной ткани и отложение новой. Соответственно, полное изменение состава коллагена кости в ответ на изменения изотопного состава пищи занимает от нескольких месяцев в период интенсивного роста до нескольких лет у медленно растущих или окончивших свой рост животных. Время полного обмена коллагена в кости у крупных млекопитающих может достигать 10 лет или даже больше.

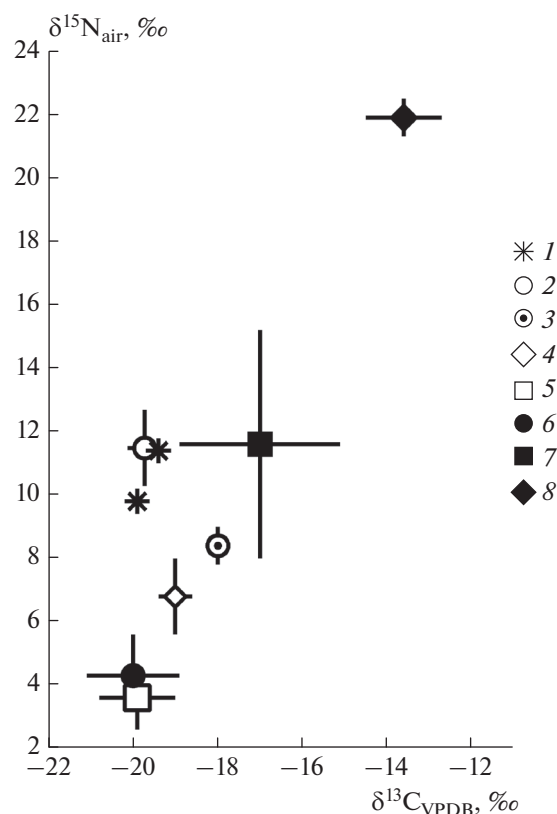


Рис. 2. Изотопный состав коллагена костей разных видов медведей из плейстоценовых отложений Европы, Якутии и Северной Америки и современных медведей восточной Чукотки (среднее $\pm$ стандартное отклонение): 1 – бурый медведь, Якутия, наши данные; 2 – бурый медведь, Якутия и Чукотка по: Kirillova et al., 2015; 3 – гигантский короткомордый медведь, восточная Берингия по: Fox-Dobbs et al., 2008; 4 – бурый медведь, восточная Берингия, по: Fox-Dobbs et al., 2008; 5 – бурый медведь, Европа, по: Bocherens et al., 2011; 6 – современный бурый медведь, Якутия; 7 – современный бурый медведь, Чукотка, по: Горлова и др., 2015; 8 – современный белый медведь, Чукотка, по: Горлова и др., 2015.

У изученных ископаемых медведей и бурых медведей Якутии и Чукотки значения $\delta^{15}\text{N}$ коллагена близки к значениям таких хищников, как пещерные львы или *Canis* sp., что в первую очередь наводит на мысль о том, что медведи занимали схожее трофическое положение, и значительную часть их рациона составляла протеиновая пища. Похожий случай известен для территории Аляски и Юкона, где до 20 тыс. л. н. обитал гигантский короткомордый медведь (*Arctodus simus*). Значения $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей *A. simus* схожи со значениями $\delta^{15}\text{N}$ саблезубых тигров из этой же местности (Bocherens, 2015). В связи с этим была выдвинута гипотеза, что гигантский медведь был в большой мере хищником или падальщиком. При этом значения $\delta^{15}\text{N}$ бурых медведей, сосущество-

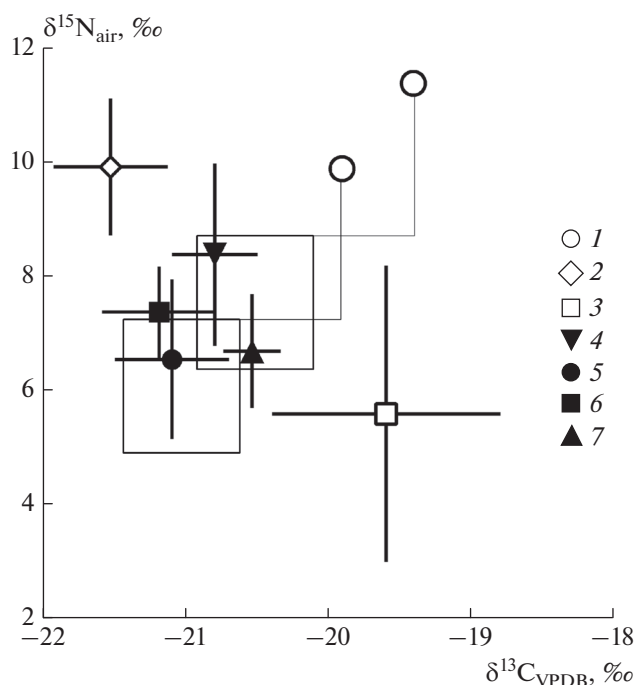


Рис. 3. Изотопный состав коллагена костей бурого медведя (наши данные) и травоядных животных из плейстоценовых отложений Якутии и Чукотки (среднее $\pm$ стандартное отклонение, по: Kirillova et al., 2015): 1 – бурый медведь, 2 – мамонт, 3 – северный олень, 4 – шерстистый носорог, 5 – лошадь, 6 – бизон, 7 – овцебык. Прямоугольник показывает область возможных видов добычи бурого медведя (по: Bocherens, 2015).

вавших на одной территории с *A. simus*, на 2–3‰ ниже, т.е. в диете бурых медведей было меньше объектов животного происхождения. После исчезновения гигантских медведей в восточной Берингии значение $\delta^{15}N$ бурых медведей увеличилось почти до значений *A. simus*. Такой сдвиг можно объяснить тем, что бурые медведи заняли освободившуюся нишу и стали в большем количестве употреблять “мясные продукты”, но не понятно, за счет использования падали или активной охоты.

Для сравнения изотопного состава коллагена костей бурых медведей Сибири и изотопного состава коллагена их “усредненных” жертв мы использовали значения трофического фракционирования $\Delta^{13}C = 1.1 \pm 0.2\text{‰}$ и $\Delta^{15}N = 3.8 \pm 1.1\text{‰}$, используемые для крупных хищных (Bocherens, 2015). При использовании таких значений трофического фракционирования получается, что основными потенциальными объектами питания бурых медведей Якутии могли быть шерстистый носорог, овцебык, лошадь и бизон (рис. 3). При этом в рацион не включается мамонт, один из основных видов травоядных плейстоценовых тунд-

ростепей, по крайней мере в количестве, достаточном для влияния на изотопный состав.

Однако в случае как современных, так и вымерших видов медведей при интерпретации результатов изотопного анализа нужно учитывать еще один важный момент. Современным бурым (и не только) медведям свойственна зимняя спячка. Спячка представляет из себя процесс сезонного снижения активности метаболизма и прекращения приема пищи, который совпадает с холодным периодом года в средних и высоких широтах. Эта стратегия связана с сезонным сокращением пищи и широко распространена среди современных медведей. В процессе зимней спячки медведи не едят, так что организм вынужден использовать запасы азота из собственных тканей. В процессе спячки не происходит выделения мочи и дефекации, и в процессах метаболизма (которые хоть и замедляются, но не прекращаются) имеющийся в организме азот используется по несколько раз для синтеза новых белков и других азотсодержащих соединений. Так происходит в организме взрослых самцов и небеременных самок. А беременные и лактирующие самки теряют азот за счет развития плода и синтеза молока для вскармливания. В качестве источника энергии и депо углерода во время спячки используется жир, запасенный летом. Жиры содержат меньше ^{13}C , чем другие ткани организма. Драматические физиологические изменения во время спячки имеют последствия для изотопного состава углерода и азота тканей медведей, что доказано для современных бурых медведей (Jenkins et al., 2001) и самок белых медведей (Polischuk et al., 2001). При этом в связи с многократным использованием азота и длительным голоданием организма происходит накопление ^{15}N в синтезированных во время спячки тканях, а содержание ^{13}C , наоборот, снижается. В современных работах изучались быстро синтезируемые ткани, в основном кровь, поэтому неизвестно, до какой степени явление спячки сказывается на изотопном составе коллагена, т.к. в это время синтез коллагена замедляется, но не останавливается (Donahue et al., 2006). Из-за того, что коллаген в костях крупных млекопитающих обменивается медленно (Hedges et al., 2007), мы можем наблюдать в коллагене костей медведей эффект нескольких сезонов спячки, а именно сравнительно низкое содержание ^{13}C и повышенное ^{15}N .

Подобное влияние особенностей метаболизма во время зимней спячки было обнаружено у нескольких популяций пещерных медведей Испании (Perez-Rama et al., 2011). Этот эффект особенно хорошо заметен у новорожденных медвежат, чьи ткани сформированы за счет тканей медведи-

цы в процессе спячки. Несмотря на разницу абсолютных значениях среди трех популяций, и взрослые и новорожденные показывают эффект спячки — увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ и снижение значений $\delta^{13}\text{C}$.

Из-за того, что на данный момент степень влияния зимней спячки на изотопный состав коллагена костей медведей точно не определена, предложенные величины трофического фракционирования для реконструкции объектов питания медведей, по всей видимости, неприменимы. Можно предположить, что из-за спячки трофическое фракционирование углерода у медведей снижается ($\Delta^{13}\text{C}$ снижается из-за использования жиров), а фракционирование азота увеличивается ($\Delta^{15}\text{N}$ увеличивается). В этом случае изотопный диапазон рациона якутских бурых медведей можно расширить и включить в него северного оленя (рис. 3).

На основании результатов изотопного анализа мы с уверенностью можем сказать, что оба изученных экземпляра медведей употребляли большое количество белковой пищи, а объектами питания были разнообразные копытные животные мамонтовой фауны. В рацион не попадал шерстистый мамонт, по крайней мере, в количестве, достаточном для того, чтобы сильно повлиять на изотопный состав коллагена.

Изотопный состав углерода и азота различных тканей животного зависит от многих факторов, основные из которых — изотопный состав первичных продуцентов, находящихся в основании пищевой пирамиды в данной экосистеме, и трофический уровень животного. Изменчивость $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ первичных продуцентов зависит от многих факторов, в том числе и от региональных особенностей (температура, количество осадков и т.д.). Поэтому в изотопном составе тканей животного, помимо информации о его трофическом положении и диете, потенциально заложена информация об особенностях местообитаний, в которых оно питалось. Показано, что у видов, которые обитают в аридных условиях и которые выделяют концентрированную мочу, значения $\delta^{15}\text{N}$ повышены (Ambrose, DeNiro, 1986). Это связано с относительной устойчивостью к засухе, т.к. у некоторых видов млекопитающих (включая африканских слонов) существует сильная отрицательная корреляция между $\delta^{15}\text{N}$ и количеством осадков. Так же было обнаружено повышенное содержание ^{15}N в тканях растений в более аридных условиях (Heaton, 1987). Именно с более аридными и/или более холодными условиями связывают более высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей мамонтов из западной Берингии по сравнению с мамонтами из Европы или восточной Берингии

(Szpak et al., 2010). Содержание тяжелого изотопа азота в коллагене костей других животных мамонтовой фауны Якутии и Чукотки так же повышено по сравнению с другими регионами (Kirillova et al., 2015), что подтверждает региональный уровень отличий.

Как это ни странно, данных об “изотопном ландшафте” современных экосистем Якутии существует еще меньше, чем об “изотопном ландшафте” экосистем плейстоцена. Поэтому полученные нами данные по изотопному составу современных бурых медведей Якутии не с чем сравнивать. Однако по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ современных медведей видно, что в настоящее время на территории Якутии в рационе животных присутствуют в основном растительные корма, что соответствует данным по их питанию. Основу питания якутского бурого медведя составляют корма растительного происхождения. Его рацион существенно пополняется животной пищей весной и в начале лета и постепенно уменьшается в объеме к осени (Тавровский и др., 1971; Ревин и др., 1988). В экскрементах бурого медведя в различных районах Якутии встречаемость различных растительных кормов доходила до 77.8%, а животных кормов до 55.6% (Тавровский и др., 1971). В таежной зоне Магаданской обл., граничащей с Якутией (бассейн р. Омолон), в экскрементах медведя растительные корма в общем составляли 87.5%, а животные — 12.5% (Чернявский, 1984). По специфике питания популяции медведя на Северо-Востоке Сибири разделяют на два основных типа: преимущественно растительный (северо-таежные и лесотундровые районы) и тип, в рационе которого значительно участие кормов животного происхождения (тундровые и приморские районы). Например, в тундрах Чукотки до 50% экскрементов бурого медведя могут содержать остатки северных оленей (кроме того, встречаются остатки птиц, птичьих яиц, полевок, леммингов, арктического суслика), остатки же отдельных видов растительности не превышают 51.1%. На южном, Беринговоморском, побережье Чукотки в различные сезоны года встречаемость различных растительных кормов в экскрементах медведя составляла до 54.5%, а животных кормов — до 66.6% (в том числе остатки морских млекопитающих — до 27.7%) (Чернявский, Кречмар, 2001). Вероятно, исключительно крупные медведи позднего плейстоцена с крайнего севера Якутии, обитавшие в открытых местообитаниях “тундростепи”, аналогично современным медведям из тундровых районов Чукотки в значительной степени питались животными кормами (мелкими млекопитающими, северным оленем, а также молодняком и

павшими особями других представителей мегафауны. Чтобы определить, какую долю в питании могли составлять те или иные объекты (в том числе и гигантские фитофаги: мамонт и шерстистый носорог), нужно использовать модели изотопного смешивания (Isotope Mixing Models).

Современные экосистемы Якутии, менее продуктивные, чем тундростепь в плейстоцене, не способны поддерживать многочисленные популяции травоядных, что ограничивает ресурсы для крупных хищных. В таких условиях бурый медведь сменил трофическую нишу на оптимальную в создавшихся условиях с преобладанием растительных кормов в рационе.

Таким образом, мы можем объяснить высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ коллагена кости изученных ископаемых медведей, так же как и других плейстоценовых бурых медведей Якутии и Чукотки, несколькими причинами. Во-первых, отсутствие крупных конкурентов, таких как *A. simus*, позволяло использовать медведям в пищу большое количество пищи животного происхождения. В пользу этого говорят исключительно крупные размеры черепов исследованных плейстоценовых особей. Во-вторых, физиологический эффект зимней спячки, который приводит к повышенному содержанию ^{15}N в коллагене костей. В-третьих, в более суровых по сравнению с Европой и восточной Берингией климатических условиях западной Берингии в плейстоцене ткани растений были обогащены ^{15}N . Это привело к обогащению ^{15}N всех тканей консументов мамонтовой фауны западной Берингии. Современные бурые медведи Якутии (по сравнению с ископаемыми) занимают принципиально другую трофическую нишу, адаптированную к современным низкопродуктивным экосистемам Якутии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллектив авторов выражает особую благодарность Алексею Владимировичу Тиуну (ЦКП “Инструментальные методы в экологии” ИПЭЭ РАН) и Эле Павловне Зазовской (ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН) за возможность проведения исследований.

Исследования Г.Г. Боевского выполнены в рамках проекта по государственному заданию ИГАБМ СО РАН № 0381-2019-0002; исследования М.В. Шелчковой проведены в рамках государственного задания Министерства образования и науки России № 37.7935.2017/6.7; исследования О.А. Крылович и А.Б. Савинецкого выполнены в рамках Программы фундаментальных исследований президиума РАН

“Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боевский Г.Г., Барышников Г.Ф., 2013. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб.: Наука. 199 с.
- Боевский Г.Г., Барышников Г.Ф., Протопопов А.В., Плотников В.В., Мащенко Е.Н. и др., 2016. Предварительные данные о новых находках хищных млекопитающих позднего неоплейстоцена Якутии // Материалы LXII сессии Палеонтологического общества при РАН (4–8 апреля 2016 г., г. Санкт-Петербург). СПб.: изд-во ВСЕГЕИ. С. 224–225.
- Боевский Г.Г., Барышников Г.Ф., Тихонов А.Н., Протопопов А.В., Климовский А.И., Григорьев С.Е., Чепрасов М.Ю., Новгородов Г.П., Шелчкова М.В., Ван Дер Плихт Й., 2019. Новые данные о крупном буром медведе (*Ursus arctos* L., 1758, Ursidae, Carnivora, Mammalia) из неоплейстоцена Якутии // Доклады Российской Академии Наук. Науки о Земле. Т. 486. № 6. С. 685–690.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский Л.Л., Чиркова Л.Ф., Банников А.Г., 1967. Морские коровы и хищные. Т. 2. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа. 1004 с.
- Горлова Е.Н., Крылович О.А., Тиун А.В., Хасанов Б.Ф., Васюков Д.Д., Савинецкий А.Б., 2015. Изотопный анализ как метод таксономической идентификации археозоологического материала // Археология, этнография и антропология Евразии. Т. 43. № 1. С. 110–121.
- Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л., Попов А.Л., 1988. Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья. Новосибирск: Наука. 200 с.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 659 с.
- Чернявский Ф.Б., 1984. Млекопитающие крайнего Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 388 с.
- Чернявский Ф.Б., Кречмар М.А., 2001. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) на Северо-Востоке Сибири. Магадан: ИБПС СВНЦ ДВО РАН. 93 с.
- Ambrose S.H., DeNiro M.J., 1986. The isotopic ecology of east African mammals // Oecologia. V. 69. P. 395–406.
- Bocherens H., 2015. Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe // Quaternary Science Reviews. V. 117. P. 42–71.
- Bocherens H., Billiou D., Patou-Mathis M., Bonjean D., Otte M., Mariotti A., 1997. Paleobiological implications of the isotopic signatures (^{13}C , ^{15}N) of fossil mammal collagen in Scladina Cave [Sclayn, Belgium] // Quaternary Research. V. 48. № 3. P. 370–380.
- Bocherens H., Drucker D., 2003. Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems // International Journal of Osteoarchaeology. V. 13. № 1–2. P. 46–53.

- Bocherens H., Fizet M., Mariotti A., 1994. Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred by stable carbon and nitrogen isotopes biogeochemistry: implications for Pleistocene bears // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 107. P. 213–225.
- Bocherens H., Stiller M., Hobson K.A., Pacher M., Rabeder G. et al., 2011. Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones // *Quaternary International*. V. 245. P. 238–248.
- Bond A.L., Hobson K.A., 2012. Reporting stable-isotope ratios in ecology: recommended terminology, guidelines and best practices // *Waterbirds*. V. 35. № 2. P. 324–331.
- Chamberlain C.P., Waldbauer J.R., Fox-Dobbs K., Newsome S.D., Koch P.L. et al., 2005. Pleistocene to recent dietary shifts in California condors // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. V. 102. № 46. P. 16707–16711.
- Dehn L.-A., 2005. Trophic relationships in an Arctic marine food web and implications for trace element dynamics. PhD. Fairbanks. 290 p.
- DeNiro M.J., 1985. Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction // *Nature*. V. 317. № 31. P. 806–809.
- Donahue S.W., McGee M.E., Harvey K.B., Vaughan M.R., Robbins C.T., 2006. Hibernating bears as a model for preventing disuse osteoporosis // *Journal of Biomechanics*. V. 39. P. 1480–1488.
- Fox-Dobbs K., Leonard J.A., Koch P.L., 2008. Pleistocene megafauna from eastern Beringia: Paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 261. № 1–2. P. 30–46.
- Guiry E.J., Szpak P., Richards M.P., 2016. Effects of lipid extraction and ultrafiltration on stable carbon and nitrogen isotopic compositions of fish bone collagen // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. V. 30. № 13. P. 1591–1600.
- Heaton T.H.E., 1987. The $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios of plants in South Africa and Namibia: relationship to climate and coastal/saline environments // *Oecologia*. V. 74. P. 236–246.
- Hedges R.E.M., Clement J.G.C., Thomas D.L., O'Connell T.C., 2007. Collagen turnover in the adult femoral mid-shaft: modeled from anthropogenic radiocarbon tracer measurements // *American Journal of Physical Anthropology*. V. 133. № 2. P. 808–816.
- Hobson K.A., Welch H.E., 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // *Marine Ecological Progress Series*. V. 84. P. 9–18.
- Jenkins S.G., Partridge S.T., Stephenson T.R., Farley S.D., Robbins C.T., 2001. Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates, and nursing offspring // *Oecologia*. V. 129. P. 336–341.
- Kelly J.F., 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology // *Canadian Journal of Zoology*. V. 78. № 1. P. 1–27.
- Kirillova I.V., Tiunov A.V., Levchenko V.A., Chernova O.F., Yudin V.G. et al., 2015. On the discovery of a cave lion from the Malyi Anyui River (Chukotka, Russia) // *Quaternary Science Reviews*. V. 117. P. 135–151.
- Longin K., 1971. New method of collagen extraction for radiocarbon dating // *Nature*. V. 230. P. 241–242.
- Martínez del Río C., Wolf N., Carleton S.A., Gannes L.Z., 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments // *Biological Reviews*. V. 84. № 1. P. 91–111.
- Minagawa M., Wada E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 48. P. 1135–1140.
- Pearson S.F., Levey D.J., Greenberg C.H., Martínez del Río C.M., 2003. Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird // *Oecologia*. V. 135. № 4. P. 516–523.
- Perez-Rama M., Fernandez-Mosquera D., Grandal-D'Añgla F., 2011. Effects of hibernation on the stable isotope signatures of adult and neonate cave bears // *Quaternaire, Hors-serie*. V. 4. P. 79–88.
- Peterson B.J., Fry B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies // *Annual Review of Ecological Systems*. V. 18. P. 293–320.
- Polischuk S.C., Hobson K.A., Ramsay M.A., 2001. Use of stable-carbon and nitrogen isotopes to assess weaning and fasting in female polar bears and their cubs // *Canadian Journal of Zoology*. V. 79. P. 499–511.
- Post D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // *Ecology*. V. 83. № 3. P. 703–718.
- Rey-Iglesia A., García-Vázquez A., Treadaway E.C., van der Plicht J., Baryshnikov G.F., 2019. Evolutionary history and palaeoecology of brown bear in North-East Siberia re-examined using ancient DNA and stable isotopes from skeletal remains // *Scientific Reports*. V. 9. № 4462. P. 1–12.
- Robbins C.T., Felicetti L.A., Sponheimer M., 2005. The effects dietary protein quality on nitrogen isotope discrimination in mammals and birds // *Oecologia*. V. 144. P. 534–540.
- Szpak P., Grocke D.R., Debruyne R., MacPhee R.D.E., Guthrie R.D. et al., 2010. Regional differences in bone collagen $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of Pleistocene mammoths: Implications for paleoecology of the mammoth steppe // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 286. № 1–2. P. 88–96.

THE TROPHIC POSITION OF PLEISTOCENE AND MODERN BROWN BEARS (*URSUS ARCTOS*) OF YAKUTIA, BASED ON STABLE ISOTOPE ANALYSES

O. A. Krylovich^{1,*}, G. G. Boeskorov^{2,3,**}, M. V. Shchelchkova^{4,***}, A. B. Savinetsky^{1,****}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

²Diamond and Precious Metals Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk 677980, Russia

³Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia), Department of Mammoth Fauna Research, Yakutsk 677007, Russia

⁴Institute of Natural Sciences, M.K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk 677000, Russia

*e-mail: okrylovich@gmail.com

**e-mail: gboeskorov@mail.ru

***e-mail: mar-shchelchkova@mail.ru

****e-mail: arkadybs@rambler.ru

To assess the trophic position of the exceptionally large-sized brown bears from the Pleistocene of Yakutia, we used stable nitrogen and carbon isotope analyses of the collagen contained in fossil bones and teeth. Modern brown bears of Yakutia were compared to the large Pleistocene predators. As a result of the measurements taken for the Pleistocene bears, we obtained $\delta^{13}\text{C}$ values typical of terrestrial ecosystems and relatively high $\delta^{15}\text{N}$ values typical of such Pleistocene predators as the cave lion. We explain the high $\delta^{15}\text{N}$ values of the bone collagen of the study fossil bears, as well as other Pleistocene brown bears of Yakutia and Chukotka, by (1) the absence of large competitors such as *Arctodus simus*, this allowing for large amounts of animal food to be used by the bears; (2) the physiological effect of hibernation, expressed in the increased content of ^{15}N in bone collagen; (3) due to more severe climatic conditions, an increased content of ^{15}N in vegetation, this affecting the isotopic composition of the entire mammoth fauna of western Beringia. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of modern brown bears in Yakutia indicate a plant diet, this showing that modern brown bears (compared to fossils) occupy a fundamentally different trophic niche adapted to modern low-productivity ecosystems of Yakutia.

Keywords: *Ursus arctos*, stable isotopes, Late Pleistocene, Holocene