

УДК 599.742.2: [591.471+591.13]: [550.424:546.027](470.5)

ПИТАНИЕ МАЛОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ (MAMMALIA, CARNIVORA, URSIDAE, *URSUS (SPELAEARCTOS) ROSSICUS* BORISSAK, 1930) УРАЛА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА ИЗОТОПОВ ^{13}C И ^{15}N В КОЛЛАГЕНЕ КОСТЕЙ

© 2024 г. П. А. Косинцев^{1,*}, К. Ю. Коновалова¹, Г. В. Симонова²

Представлено академиком РАН В. В. Рожновым

Поступило 14.09.2023 г.

После доработки 24.10.2023 г.

Принято к публикации 27.10.2023 г.

Проведен анализ данных о содержании изотопов ^{13}C и ^{15}N в коллагене костей малого пещерного медведя (*Ursus (S.) rossicus* Borissak, 1930) из местонахождений Среднего и Южного Урала. Кости датируются межледниковьем (МИС 5) и ледниковьем (МИС 3). Изучены кости самцов и самок в возрасте 3 лет, 4 лет и старше 4 лет. Изучены половые, географические и хронологические различия в содержании изотопов ^{13}C и ^{15}N . Показаны заметные половые, географические и хронологические различия между выборками. На Среднем Урале в межледниковье самки вели более хищный образ жизни, чем самцы, а при переходе к ледниковью у самцов и самок произошло сближение трофических ниш за счет увеличения растительности. Самцы в межледниковье на Южном Урале они вели более хищный образ жизни, чем на Среднем Урале. На Южном Урале при этом переходе масштаб изменений значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ соответствует масштабу различий между трофическими уровнями.

Ключевые слова: *Ursus rossicus*, малый пещерный медведь, поздний плейстоцен, Урал, стабильные изотопы, ^{13}C , ^{15}N , коллаген, питание

DOI: 10.31857/S2686738924010059, EDN: KVRAXU

Содержания изотопов ^{13}C и ^{15}N в коллагене субфоссильных костей млекопитающих широко используется для изучения питания животных в прошлом [1, 2]. Для вымерших видов это основной метод реконструкции их питания [3]. Среди последних, один из самых больших массивов данных по содержанию изотопов ^{13}C и ^{15}N в коллагене костей получен для больших пещерных медведей (*Ursus (Spelaearctos) spelaeus* s.l.) Западной и Центральной Европы [4, 5]. Данные о содержании изотопов ^{13}C и ^{15}N в коллагене костей малого пещерного медведя (*U. (S.) rossicus* Borissak, 1930) с территории Европы отсутствуют, а с территории Урала получены из одного местонахождения [6, 7].

Анализ морфологических данных и ядерной ДНК показал, что на Урале в позднем плейстоцене обитал малый пещерный медведь (*U. (S.) rossicus* Borissak, 1930), который морфологически и гене-

тически сильно отличается от больших пещерных медведей (*U. (S.) spelaeus* s.l.) [8, 9].

Получены данные о содержании изотопов ^{13}C и ^{15}N в коллагене костей скелета малого пещерного медведя из 8 новых местонахождений. На Среднем Урале это пещеры Махневская Ледяная (59°26'N 57°41'E), Двойная (59°06'N 57°31'E), Кизеловская (59°05'N 57°36'E), Виашер (59°05'N 57°37'E), Геологов 1 (58°46'N 57°43'E) и Динамитная (58°41'N 57°37'E). По составу фауны и палинологическим данным отложения пещеры Махневская Ледяная датируются оптимумом микулинского межледниковья (морская изотопная стадия (МИС) 5е, 130–115 тыс.л.н.) [10]. На основании данных о составе фауны, отложения пещеры Двойная датированы микулинским межледниковьем (МИС 5, 130–76 тыс.л.н.). По костям малого пещерного медведя из пещеры Кизеловская получены радиоуглеродные даты: > 48500 BP, no.?.; 46250 ± 700 BP, OxA-19565; 31870 ± 190 BP, OxA-16960; 36390 ± 270 BP, OxA-16964; 39040 ± 330 BP, OxA-19566; 35330 ± 220 BP, OxA-19561; 35110 ± 230 BP, OxA-19562; 34610 ± 230 BP, OxA-19567; 32940 ± 190 BP, OxA-19564; 32630 ± 180 BP, OxA-19563 [9, 11], что соответствует МИС 3 (57–29 тыс.л.н.). Выборки из пещер Виашер, Гео-

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

² Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

*E-mail: kpa@ipae.uran.ru

логов 1 и Динамитная по составу сопутствующей фауны датированы МИС 3 (57–29 тыс.л.н.).

На Южном Урале новые данные по изотопам получены по костям из 2 пещер: Барсучий Дол (55°09'N 57°15'E) и Сикияз-Тамак 22 (55°11'N 58°36'E). Отложения первой пещеры по составу фауны датированы оптимумом микулинского межледниковья [12], а второй – всем микулинским межледниковьем. Используются опубликованные данные по изотопам из пещеры Иманай (53°02'N, 56°26'E) [6, 7], отложения которой датируются МИС 3 [7]. Во всех пещерах накопление костей медведей происходило в результате гибели животных во время зимней спячки [13], то есть они относятся к одному тафономическому типу. Таким образом, на Среднем и Южном Урале имеются данные о содержании изотопов ¹³C и ¹⁵N в коллагене костей малого пещерного медведя для двух климатических периодов позднего плейстоцена – межледникового (МИС 5) и ледникового (МИС 3).

Для анализа взяты 4 черепа, 2 ребра, 2 плечевых, 1 лучевая, 1 локтевая, 7 бедренных и 14 больших берцовых костей. Определение пола и возраста особей, которым принадлежали кости, проведено на основании анализа их размеров, состояния эпифизов (приросли – не приросли) и зубной системы [14–17]. В выборках есть кости самцов и самок в возрасте

3+ и 4+ года (полузрелые, subadultus) и старше 4+ лет (взрослые, adultus) (табл. 1). Все особи являются половозрелыми и в дальнейшем рассматриваются как одна выборка. Каждая кость принадлежит отдельной особи. Опубликованные данные из пещеры Иманай приведены без указания пола [6, 7].

Определение изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в коллагене костей проведено методом изотопной масс-спектрометрии с использованием изотопного масс-спектрометра DELTA V Advantage (Thermo Fisher Scientific, Германия), оснащенного элементным анализатором Flash 2000 (приборы предоставлены центром коллективного пользования ТомЦКП СО РАН) по стандартной методике. В качестве международного стандарта углерода принят «венский» эквивалент белемнита ReeDee формации (VPDB). В качестве международного стандарта азота принят газообразный N₂ атмосферного воздуха. Лабораторные рабочие газы сравнения CO₂ и N₂ калибровали по международному стандартному образцу МАГАТЭ – IAEA-600 Caffeine. Абсолютная погрешность измерений трех последовательных измерений анализируемых образцов для $\delta^{13}\text{C}$ не превышала $\pm 0.2\%$, а для $\delta^{15}\text{N}$ не превышала $\pm 0.4\%$.

Значения изотопного состава углерода и азота в коллагене костей малого пещерного медведя представлены в таблице 1.

Таблица 1. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в коллагене костей малого пещерного медведя (*U. (S.) rossicus*) Урала

Хронопериод	Пол ¹	n	$\delta^{13}\text{C}$, ‰			$\delta^{15}\text{N}$, ‰		
			Min	Max	M±sd	Min	Max	M±sd
Средний Урал								
МИС 5 130 – 76 т.л.н. ²	♂	4	-24,6	-22,6	-23.3 ± 0.89	6.1	7.1	6.6 ± 0.44
	♀	7	-23.9	-22.4	-22.9 ± 0.51	5.8	10.1	7.6 ± 1.37
	♂, ♀	11 ³	-24,6	-22,4	-23.1 ± 0.66	5.8	10.1	7.3 ± 1.20
МИС 3 57 – 29 т.л.н.	♂	8	-23.5	-22.5	-22.9 ± 0.39	1.8	6.3	5.2 ± 1.69
	♀	7	-24.3	-22.4	-23.2 ± 0.63	3.1	8.3	5.4 ± 2.01
	♂, ♀	15 ³	-24.3	-22.4	-23.1 ± 0.51	1.8	8.3	5.3 ± 1.78
Южный Урал								
МИС 5 130 – 76 т.л.н.	♂	4	-23.5	-22.3	-22.8 ± 0.54	5.6	12.5	7,9 ± 3.14
	♀	1	23.1			10.2		
	♂, ♀	5 ³	-23.5	-22.3	-22.9 ± 0.48	5.6	12.5	8.4 ± 2.90
МИС 3 57 – 29 т.л.н.	?	16 ⁴	-25.6	-19.3	-22.3 ± 1.93	3.2	8.1	5.4 ± 1.34
	?	5 ⁵	-20.8	-22.8	-21.3 ± 0.46	3.1	8.8	4.9 ± 2.32
	?	21 ³	-25.6	-19.3	-22.1 ± 1.74	3.1	8.8	5.2 ± 1.57

¹ ♂ – самцы, ♀ – самки, ? – пол не определен.

² т.л.н. – тысяч лет назад.

³ Объединенная выборка.

⁴ Силаев, Паршукова, Гимранов и др., 2020.

⁵ Gimranov, Bocherens, Kavcik-Graumann et al., 2022.

Задача работы – сравнение значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в коллагене костей самок и самцов малого пещерного медведя в межледниковый и ледниковый периоды позднего плейстоцена на Среднем и Южном Урале.

Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в группах самцов и самок на Среднем Урале в межледниковье различаются на 0.6‰ и на 1.0‰, в ледниковье – на 0.3‰ и 0.2‰ соответственно (табл. 1). Различия средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ межледникового и ледникового времени между самцами составляют 0.4‰ и 1.4‰, между самками – 0.3‰ и 2.2‰. Между объединенными выборками самцов и самок в значениях $\delta^{13}\text{C}$ различий нет, а значения $\delta^{15}\text{N}$ различаются на 2.0‰. На Южном Урале различия значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ можно оценить только для объединенных выборок самцов и самок межледниковья и ледниковья (табл. 1). Эти различия составляют для $\delta^{13}\text{C}$ 0.8‰, для $\delta^{15}\text{N}$ – 3.2‰ (табл. 1). Географические различия значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в межледниковье между самцами Среднего и Южного Урала составляли 0.5‰ и 1.3‰, а между объединенными выборками самцов и самок – соответственно 0.2‰ и 1.1‰. В ледниковье различия значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между объединенными выборками самцов и самок малого пещерного медведя Среднего и Южного Урала составляли соответственно 1.0‰ и 0.1‰.

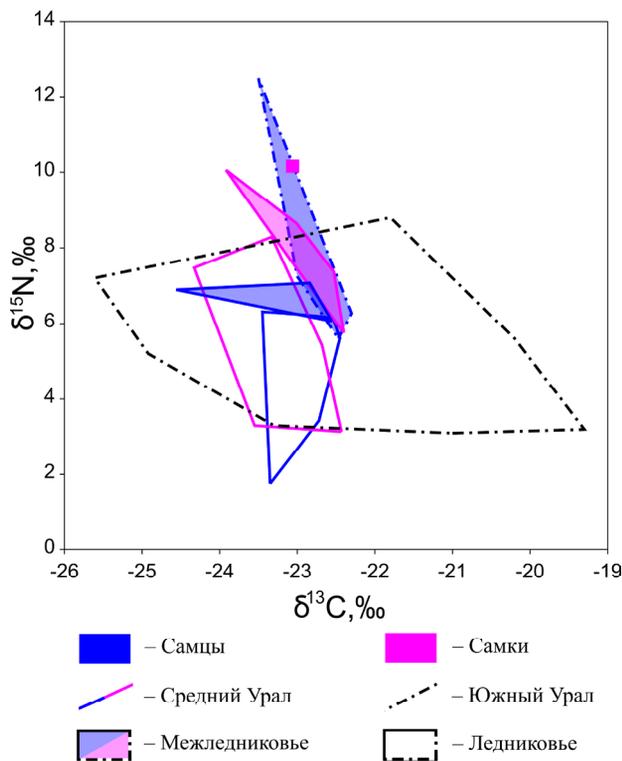


Рис. 1. Распределение значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (‰) в коллагене костей скелета самцов (синий цвет) и самок (розовый цвет) малого пещерного медведя (*U. S. rossicus*) Среднего и Южного Урала.

Различия значений $\delta^{13}\text{C}$ между всеми выборками относительно небольшие и не превышают 1.0‰. Различия значений $\delta^{15}\text{N}$ между выборками больше. Половые различия значений $\delta^{15}\text{N}$ в межледниковье и в ледниковье на Среднем Урале не превышают 1.0‰. Географические различия значений $\delta^{15}\text{N}$ между самцами в межледниковье составляют 1.3‰. Хронологические различия значений $\delta^{15}\text{N}$ между медведями межледникового и ледникового времени значительно больше. Они составляют от 1.4‰ между самцами на Среднем Урале до 3.2‰ между медведями Южного Урала (табл. 1).

Анализ распределения значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ показывает, что на Среднем Урале в межледниковье они почти не перекрываются у самцов и самок, а также у самок и самцов межледниковья и ледниковья (рис. 1). Практически не перекрываются значения распределений у самцов Среднего и Южного Урала в межледниковье. Распределения значений значительно перекрываются у самцов и самок Среднего Урала в ледниковье и они почти полностью лежат в области значений медведей Южного Урала в ледниковье (рис. 1). Следует отметить большое изменение значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ у медведей Южного Урала в ледниковье, вследствие чего в их распределение попадает большинство значений для медведей Урала как ледниковья, так и межледниковья (рис. 1).

Отмеченные выше различия в распределении значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ указывают на различия в питании половых, хронологических и географических групп малого пещерного медведя на Урале. На Среднем Урале в межледниковье самки отличались от самцов большими значениями $\delta^{15}\text{N}$. В это же время самцы на Южном Урале имели более высокие значения $\delta^{15}\text{N}$, чем на Среднем (рис. 1). При переходе от межледниковья к ледниковью у самцов и самок на Среднем Урале уменьшаются значения $\delta^{15}\text{N}$. Это же наблюдается и у медведей на Южном Урале (рис. 1). Таким образом, половые, хронологические и географические изменения обусловлены главным образом изменением значений $\delta^{15}\text{N}$.

Величина $\delta^{15}\text{N}$ в основном определяется количеством потребляемых животным белков [18, 19], в данном случае, долей мяса в диете. Отмеченные выше особенности величин $\delta^{15}\text{N}$ в половых, хронологических и географических группах малого пещерного медведя на Урале отражают разную степень хищничества. В межледниковье на Среднем Урале самки вели более хищный образ жизни, чем самцы, а самцы на Южном Урале были большими хищниками, чем на Среднем Урале. При переходе к ледниковью, у медведей на Среднем и Южном Урале происходит трофический сдвиг в сторону большей растительности. На Среднем Урале трофический сдвиг произошел и у самцов и у самок.

Аналогичная тенденция прослеживается и на Южном Урале.

Различия средней величины $\delta^{13}\text{C}$ между половыми, хронологическими и географическими группами, как отмечено выше, не превышают 1.0‰. Различия средних значений $\delta^{15}\text{N}$ в большинстве случаев не превышают 2.2‰ и только в одном случае составляют 3.2‰ (табл. 1). Отнесение выборок к разным трофическим уровням предложено проводить при различиях значений $\delta^{13}\text{C}$ от 0 до 2‰ и значений $\delta^{15}\text{N}$ от 3 до 5‰ [3]. Различия средних значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между объединенными выборками самцов и самок межледниковья и ледниковья на Южном Урале составляют 0.8‰ и 3.2‰ (табл. 1). Таким образом, различия между этими выборками соответствуют различию между разными трофическими уровнями. Возможно, при переходе от межледниковья к ледниковью популяция малого пещерного медведя Южного Урала перешла с высокого трофического уровня на более низкий трофический уровень.

Полученные данные по содержанию $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в коллагене костей малого пещерного медведя Среднего и Южного Урала показывают заметные половые, географические и хронологические различия между выборками. На Среднем Урале в межледниковье самки вели более хищный образ жизни, чем самцы, а при переходе к ледниковью у самцов и самок произошло сближение трофических ниш за счет увеличения растениеядности. У самцов в межледниковье наблюдаются географические различия в питании – на Южном Урале они вели более хищный образ жизни, чем на Среднем Урале. При переходе от межледниковья к ледниковью на Среднем и Южном Урале наблюдается общее направление изменений у самцов и самок – увеличение растениеядности. На Южном Урале при этом переходе масштаб изменений значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ соответствует масштабу различий между трофическими уровнями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность музею Института экологии растений и животных УрО РАН за предоставленные для исследования образцы.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-01025.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. DeNiro M.J. Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction // Nature. 1985. V. 317. № 31. P. 806–809.
2. DeNiro M.J., Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // Geochimica et Cosmochimica Acta. 1978. V. 42. № 5. P. 495–506.
3. Bocherens H., Drucker D. Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems // International J. of Osteoarchaeol. 2003. V. 13. № 1/2. P. 46–53.
4. Bocherens H. Isotopic insights on cave bear palaeodiet // Historical Biology. 2019. V. 31. № 4. P. 410–421.
5. Косинцев П. А., Симонова Г. В., Коновалова К. Ю. Первые данные о питании уральского пещерного медведя (Mammalia, Carnivora, Ursidae, *Ursus (spelaeartcos) kanivetz* Verestchagin, 1973) по результатам анализа изотопов ^{13}C и ^{15}N // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 510. № 1. С. 288–291.
6. Силаев В. И., Паршукова М. Н., Гимранов Д. О. и др. Минералого-геохимические особенности пещерной фоссилизации ископаемых костей на примере пещеры Иманай (Южный Урал) // Вестник Пермского университета. Геология. 2020. Т. 19. № 4. С. 323–358.
7. Gimranov D., Bocherens H., Kavcik-Graumann N. et al. The cave bears from Imanay Cave (Southern Urals, Russia) // Historical Biology. 2022. P. 1–9.
8. Vereschagin N., Baryshnikov G. Small cave bear *Ursus (Spelearctos) rossicus uralensis* from the Kizel Cave in the Ural (Russia) // Geoloski zborn. 2000. № 15. P. 53–66.
9. Barlow A., Pajmans J. L. A., Federica A., et al. Middle Pleistocene genome calibrates a revised evolutionary history of extinct cave bears // Current Biology. 2021. V. 31. № 8. P. 1771–1779.
10. Fadeeva T. V., Kosintsev P. A., Lapteva E. G. et al. Makhnevskaya Ledyanaya Cave (Middle Urals, Russia): Biostratigraphical reconstruction // Quaternary International. 2020. V. 546. P. 135–151.
11. Pacher M., Stuart A. J. Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*) // Boreas. 2008 V. 38. P. 189–206.
12. Kosintsev P. A., Yakovlev A. G., Plasteeva N. A., et al. Mammalian fauna of the late pleistocene from the Barsuchiy Dol cave (Southern Urals) // Russian Journal of Theriology. 2022. V. 21. № 2. P. 180–191.
13. Гимранов Д. О., Косинцев П. А. Пещерные медведи (*Ursus spelaeus sensu lato*) Урала // Палеонтологический журнал. 2022. № 1. С. 97–106.
14. Воробьев А. А. Размеры длинных трубчатых костей большого пещерного медведя Среднего Урала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конференции молодых ученых; 23–27 апреля 2001. Екатеринбург, 2001. С. 38–41.
15. Воробьев А. А. Этапы постнатального онтогенеза скелета большого пещерного медведя // Биота горных

- территорий: История и соврем. состояние: Материалы конференции молодых ученых; 15–19 апреля 2002 г. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 22–28.
16. Косинцев П.А., Воробьев А.А. Биология большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Ros. et Hein.) на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения / под ред. Ю.А. Розанова. М.: Геос, 2001. С. 266–278.
 17. Fosse P., Cregut-Bonnoure E. Ontogeny/growth of (sub) modern brown bear (*Ursus arctos*) skeleton: A guideline to appraise seasonality for cave bear (*Ursus spelaeus*) sites? // Quaternary International. 2014. V. 339–340. P. 275–288
 18. Chisholm B.S. Variation in Diet Reconstructions Based on Stable Carbon Isotopic Evidence // The Chemistry of Prehistoric Human Bone. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1989. P. 10–37.
 19. Bocherens H., Billiou D., Patou-Mathis M., Bonjean D., Otte M., Mariotti A. Paleobiological implications of the isotopic signatures (^{13}C , ^{15}N) of fossil mammal collagen in Scladina Cave [Sclayn, Belgium] // Quaternary Research. 1997. V. 48. № 3. P. 370–380.

NUTRITION OF THE SMALL CAVE BEAR (MAMMALIA, CARNIVORA, URSIDAE, *URSUS (SPELAEARCTOS) ROSSICUS* Borissak, 1930) IN THE URALS ACCORDING TO THE RESULTS OF THE ANALYSIS OF ^{13}C AND ^{15}N ISOTOPES IN BONE COLLAGEN

P. A. Kosintsev^{a, #}, K. Yu. Konovalova^{a, b}, G. V. Simonova^b

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation*

^b*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation*

[#]*E-mail: kpa@ipae.uran.ru*

Presented by Academician of the RAS V.V. Rozhnov

An analysis of data on the content of ^{13}C and ^{15}N isotopes in the collagen of the bones of the small cave bear (*Ursus (S.) rossicus* Borissak, 1930) from localities in the Middle and Southern Urals was carried out. The bones date from the Interglacial (MIS 5) and Glacial (MIS 3) periods. The bones of males and females aged 3 years, 4 years and older than 4 years were studied. Sexual, geographical and chronological differences in the content of ^{13}C and ^{15}N isotopes were studied. Notable gender, geographic, and chronological differences between samples are shown. In the Middle Urals, during the interglacial period, females led a more predatory lifestyle than males, and during the transition to the glacial period, the trophic niches of males and females converged due to an increase in herbivory. During the interglacial period in the Southern Urals, males led a more predatory lifestyle than in the Middle Urals. In the Southern Urals, during this transition, the scale of changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values corresponds to the scale of differences between trophic levels.

Keywords: *Ursus rossicus*, small cave bear, Late Pleistocene, Ural, stable isotope, ^{13}C , ^{15}N , collagen, nutrition