

УДК 599.323-15

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ И ВИДОВОЙ СПЕЦИФИКИ НА ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ КИСЛОРОДА И УГЛЕРОДА ЗУБОВ СОВРЕМЕННЫХ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ УРАЛА

© 2014 г. Т. А. Веливецкая*, Н. Г. Смирнов**, С. И. Кияшко***, А. В. Игнатьев*, Г. В. Оленев**, Н. Г. Евдокимов**

*Дальневосточный геологический институт ДВО РАН
690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
e-mail: velivetskaya@mail.ru

**Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru

***Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН
690059 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Поступила в редакцию 23.08.2013 г.

Исследованы вариации изотопного состава углерода и кислорода в карбонатной группе гидроксилатапата из резцов шести видов современных грызунов, отловленных в разных широтных районах Урала. Обсуждаются особенности варьирования изотопных отношений углерода и кислорода в резцах грызунов в зависимости от видовой принадлежности, специфики среды их обитания, образа жизни, особенностей питания и температуры окружающего воздуха.

Ключевые слова: стабильные изотопы, грызуны, палеоклимат.

DOI: 10.7868/S0367059714020097

Состав стабильных изотопов кислорода и углерода в минеральных тканях скелетных структур современных и ископаемых животных изучается главным образом в целях использования данных об их фракционировании для палеоэкологических и палеоклиматических исследований. В последние десятилетия этот аспект является важной частью в комплексе палеоэкологического изучения не только морских, но и наземных экосистем. Базой для таких работ послужили исследования А. Longinelli (1984), который продемонстрировал линейную зависимость между соотношением стабильных изотопов кислорода в гидроксилатапате скелета млекопитающих и воде атмосферных осадков, поступающей в организм животных вместе с питьем. Последующее развитие и применение этого метода в палеореконструкциях было сфокусировано на исследовании изотопных вариаций кислорода в апатите из скелетных структур млекопитающих с большой массой тела (Arppe, Karhu, 2006, 2010; Bernard et al., 2009; Fabre et al., 2011; Tutken et al., 2007; Ukkonen et al., 2011), и лишь небольшая часть работ была основана на использовании таких мелких млекопитающих, как мышевидные грызуны (Navarro et al.,

2004; Néran et al., 2010). Несмотря на то, что такие характеристики грызунов, как относительная многочисленность, высокая чувствительность к климатическим изменениям, оседлый образ жизни и миграция на небольшие расстояния, обуславливают их преимущества перед крупными млекопитающими, значительные затруднения интерпретации данных, связанные со сложным взаимоотношением между изотопным составом кислорода воды в теле мелких млекопитающих и климатическими, экологическими и физиологическими параметрами (Grimes et al., 2008), ограничивают широкое использование изотопного анализа ископаемых скелетных остатков мелких грызунов в палеореконструкциях.

В ряде работ (Longinelli et al., 2003; Luz, Kolodny, 1985; Navarro et al., 2004; Royer et al., 2013) были предложены уравнения линейной зависимости между изотопным составом кислорода фосфатной группы гидроксилатапата скелетных структур грызунов и метеорной воды в целях последующего применения их для палеотемпературных реконструкций. Значения коэффициентов этих уравнений существенно различаются, что может приводить к большим расхождениям

Изотопный состав кислорода и углерода карбонатной группы гидроксилпатита в резцах грызунов, отловленных в разных районах Урала, и среднемесячные температуры воздуха

Район отлова	Дата отлова	Вид	<i>n</i>	$\delta^{18}\text{O} \pm \text{SD}, \text{‰}$	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}, \text{‰}$	<i>T</i> , °C
Полярный Урал	09–17.09.1967	<i>Microtus oeconomus</i>	3	22.1 ± 1.0	–12.8 ± 0.4	8.0
Средний Урал	14–15.07.1977	<i>M. oeconomus</i>	3	25.7 ± 0.3	–15.8 ± 0.3	16.9
Южный Урал	03–05.07.1975	<i>M. agrestis</i>	4	30.1 ± 0.1	–13.4 ± 1.2	17.4
То же	25.04.1975	<i>M. agrestis</i>	1	24.9	–15.0	9.5
»	08.05.1975	<i>M. agrestis</i>	2	25.3 ± 0.5	–16.3 ± 0.0	9.5
»	13.05.1975	<i>M. agrestis</i>	1	26.9	–14.7	12.8
»	20–22.06.1975	<i>M. arvalis</i>	4	30.3 ± 0.2	–14.7 ± 0.8	17.4
»	09.08.1975	<i>Clethrionomys glareolus</i>	4	28.7 ± 0.4	–14.4 ± 1.1	18.7
»	22–24.08.1977	<i>Cl. glareolus</i>	5	25.5 ± 0.6	–14.5 ± 0.9	14.0
»	27.06.1979	<i>Apodemus uralensis</i>	4	24.2 ± 0.2	–18.0 ± 0.4	11.6
»	20.07.1979	<i>A. uralensis</i>	1	23.9	–17.2	18.1
»	29–30.04.1980	<i>A. uralensis</i>	4	22.7 ± 0.3	–16.1 ± 1.1	2.4
»	19.08.1981	<i>Ellobius talpinus</i>	3	21.7 ± 0.4	–14.2 ± 0.2	20.4
Южная оконечность Урала	13.04.1975	<i>El. talpinus</i>	3	23.4 ± 0.5	–12.8 ± 0.5	10.4
То же	23–26.06.1974	<i>M. oeconomus</i>	2	27.0 ± 0.3	–13.4 ± 0.1	17.9
»	11.07.1974	<i>M. oeconomus</i>	1	27.2	–13.8	17.9

Примечание. *n* – количество экземпляров, SD – стандартное отклонение.

оценок палеотемпературных условий прошлого. Например, значение коэффициента пропорциональности, равное 1.14, было получено А. Longinelli с соавт. (2003) на основе анализа δ костной и зубной ткани у грызунов трех видов (*Pitymus* sp., *Microtus arvalis* и *Arvicola terrestris*); В. Luz и Y. Kolodny (1985) получили значение 0.49 на основе измерения δ у лабораторных крыс, выращенных в контролируемых условиях; значение 0.57 получено N. Navarro с соавт. (2004) на основе изотопных исследований зубной ткани в резцах и молярах животных, принадлежащих *Lemmus lemmus* и 7 видам рода *Microtus*; значение 1.21 получено А. Royer с соавт. (2013) на основе измерения δ в резцах и молярах грызунов 11 видов Muroidea.

Эти данные явно свидетельствуют о том, что существует большой разброс в оценках коэффициентов пропорциональности между изотопным

составом кислорода гидроксилпатита скелетных структур грызунов и метеорной водой. Данные, приведенные в упомянутых выше работах, не позволяют однозначно установить причины таких различий. Есть основания предположить, что в качестве причин выступают особенности формирования изотопного состава воды в теле мелких грызунов, которые могут иметь специфику у разных таксонов видового или родового уровня. Проверке обоснованности такого предположения и посвящена настоящая работа.

Мы попытались выявить вариации соотношений изотопов кислорода и углерода в резцах шести видов современных мелких грызунов в зависимости от климатических и экологических параметров среды их обитания и на основе полученных данных оценить эффект видоспецифичности на отно-

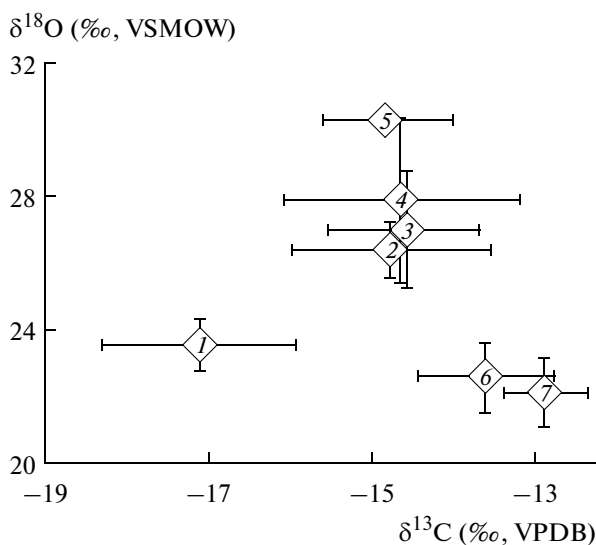


Рис. 1. Средние значения $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в резцах шести видов грызунов.

1 – малая лесная мышь; 2 – полевка-экономка (Средний Южный Урал); 3 – рыжая полевка; 4 – темная полевка; 5 – обыкновенная полевка; 6 – слепушонка; 7 – полевка-экономка (Полярный Урал). Линиями показаны стандартные отклонения $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$.

шение между изотопным составом кислорода зубов и климатическими параметрами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили резцы, извлеченные из нижних челюстей грызунов, представленных пятью видами подсемейства полевковых (*Microtinae*): полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), темная полевка (*M. agrestis*), обыкновенная полевка (*M. arvalis*), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), слепушонка обыкновенная (*Ellobius talpinus*), и одним видом семейства мышиные (*Muridae*) – малая лесная мышь (*Ardemus uralensis*). Животные были отловлены в разных широтных районах Урала – от полярного круга (67° с.ш.) до южной оконечности хребта у границы с Казахстаном (52° с.ш.), но в пределах относительно узкой полосы по долготе (от 58° до 66° в.д.) (см. таблицу). В работе использованы резцы экономок из трех мест их обитания: 3 экз. с Полярного Урала близ г. Лабытнанги ($66^\circ 40'$ с.ш., $66^\circ 20'$ в.д.); 3 экз. со Среднего Урала – Шалинский район Свердловской обл. ($57^\circ 06'$ с.ш., $59^\circ 10'$ в.д.); 3 экз. с южной оконечности Урала близ пос. Кашкук Оренбургской обл. ($51^\circ 28'$ с.ш., $57^\circ 16'$ в.д.). На Южном Урале в Ильменском государственном заповеднике (Челябинская обл.) были отловлены 8 экз. темной полевки, 4 экз. обыкновенной полевки и 14 экз. рыжей полевки (близ оз. Б. Ишкуль, $53^\circ 17'$ с.ш., $60^\circ 15'$ в.д.); 9 экз. малой лесной мыши отловлены в одной точке на

берегу оз. Б. Ишкуль. Отловы слепушонок проведены в двух точках: 3 экз. в Оренбургской обл., пос. Кашкук и 3 экз. в Челябинской обл., в районе оз. Шугуняк ($55^\circ 37'$ с.ш., $6^\circ 34'$ в.д.).

Резцы из нижних челюстей отловленных экземпляров использованы для определения изотопного состава кислорода и углерода в карбонатной группе гидросилапатита ($\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и $\delta^{13}\text{C}$). Резцы были истерты целиком до пудры в агатовой ступке. Подготовка образцов к масс-спектрометрическому анализу проведена с применением высоковакуумной системы для разложения карбонатов в фосфорной кислоте (Velivetskaya et al., 2009). Анализируемые пробы весом 0.9–1.2 мг использованы для проведения реакции со 105%-ной фосфорной кислотой при температуре 95°C в течение 5–8 мин для выделения CO_2 из карбонатной группы гидросилапатита. Выделившийся CO_2 очищали на криогенных ловушках и хроматографической колонке. Изотопный состав углерода и кислорода определяли на изотопном масс-спектрометре MAT 253 (Thermo Fisher Scientific, Germany) в режиме постоянного потока гелия относительно лабораторного стандарта, калиброванного по международным стандартам NBS-18, NBS-19 и IAEA-CO-8. Правильность результатов изотопных анализов контролировали по лабораторному стандарту карбоната, образцы которого анализировали в каждой серии вместе с рабочими образцами. Результаты измерений изотопного состава кислорода и углерода представлены в общепринятой форме: $\delta = (R_{\text{образец}}/R_{\text{стандарт}} - 1) \times 1000$, где $R_{\text{образец}}$ и $R_{\text{стандарт}}$ – это отношение $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ или $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в образце и стандарте соответственно. Результаты измерений $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и $\delta^{13}\text{C}$ выражены в промилле (‰) по отношению к международным стандартам VSMOW и VPDB соответственно. Погрешность определения величин $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и $\delta^{13}\text{C}$ (1σ) составляла 0.05‰ для лабораторного стандарта и 0.1‰ – для образцов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице приведены средние значения $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в выборках из животных, относящихся к одному виду и отловленных в одном районе в один и тот же сезон. Данные по выборкам численностью более 3 отражают среднее значение $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и $\delta^{13}\text{C}$ для исследуемой популяции на 95%-ном доверительном уровне (Gehler et al., 2012). Значения стандартного отклонения в выборках, включая данные по выборкам из 2 экз., в целом меньше 1.0‰ для $\delta^{18}\text{O}$ и 1.2‰ – для $\delta^{13}\text{C}$ и находятся в пределах диапазона внутривидовой изменчивости величин $\delta^{18}\text{O}$ и $\delta^{13}\text{C}$ для различных видов мелких грызунов (Royer et al., 2013; Gehler et al., 2012; Longinelli et al., 2003), млекопи-

тающих среднего размера (Hoppe et al., 2005; Wang et al., 2008) и крупных млекопитающих (Hoppe, 2006).

Диапазон изотопных вариаций исследованных образцов мелких грызунов Урала составляет от 22.1 до 30.3‰ для $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и от -12.8 до -18.0 ‰ для $\delta^{13}\text{C}$. По соотношению стабильных изотопов углерода наблюдается различие между видами грызунов, принадлежащих к разным семействам. Диапазон вариаций $\delta^{13}\text{C}$ для лесной мыши определен в пределах от -18.0 до -16.1 ‰ и смещен в область более отрицательных значений по сравнению с общим диапазоном вариаций $\delta^{13}\text{C}$ у видов полевок, составляющим от -15.9 до -12.7 ‰ (рис. 1). У большинства видов полевок средние величины $\delta^{13}\text{C}$ значимо не различались между собой. У четырех видов полевок (рыжая, темная, обыкновенная и полевка-экономка) Среднего и Южного Урала они практически совпадают и составляют -14.9 ± 0.6 ‰. По сравнению с этими видами в резцах слепушонки изотопный состав обогащен тяжелым изотопом углерода – среднее значение $\delta^{13}\text{C} = -13.5 \pm 1.0$ ‰. Обогащение тяжелым изотопом углерода ^{13}C на 2.2‰ выявлено у полевок-экономки из северного района обитания (Полярный Урал) по отношению к полевок-экономкам из среднего и южного районов.

Изотопный состав углерода биоапата животных контролируется изотопным отношением углерода в потребляемой ими пище (DeNiro, Epstein, 1978). Коэффициент изотопного фракционирования по углероду между диетой и биоапатом составляет для грызунов 9.9‰ (DeNiro, Epstein, 1978; Grimes et al., 2004). Учитывая этот коэффициент, мы предполагаем, что средние значения $\delta^{13}\text{C}$ потребляемой растительной пищи соответствуют -27.0 ± 1.0 ‰ для лесной мыши; -24.8 ± 0.6 ‰ – для полевок рыжей, темной, обыкновенной и полевки-экономки со Среднего и Южного Урала; -23.4 ± 1.0 ‰ для слепушонки и -22.7 ± 0.4 ‰ для полевки-экономки с Полярного Урала. Общий диапазон варьирования $\delta^{13}\text{C}$ потребляемой исследованными грызунами пищи согласуется с типичным диапазоном $\delta^{13}\text{C}$ растений C_3 -типа: от -36 до -22 ‰ (Farquhar et al., 1989).

Вариации $\delta^{13}\text{C}$ у исследуемых видов грызунов соответствуют специфике среды их обитания, образу жизни и особенностям питания. Предпочтительная среда обитания рыжей, темной, обыкновенной и полевки-экономки – это открытые осветленные леса, опушки, лесостепи, открытые станции лугового типа по берегам рек и озер, в то время как малая лесная мышь предпочитает более затененные места широколиственных и смешанных лесов (Громов, Поляков, 1977). В местах своего обитания полевки потребляют растения от-

крытых пространств, углерод которых в среднем обогащен изотопом ^{13}C на несколько промилле больше по сравнению с растительностью, произрастающей под пологом леса (Farquhar et al., 1989). Изотопный состав углерода пищи лесных мышей отражает соответственно состав растительности, обедненной ^{13}C , так как насекомые, входящие в рацион лесных мышей, практически совпадают по изотопному составу углерода с потребляемой ими растительной пищей (McCutchan et al., 2003). Таким образом, различия в значениях $\delta^{13}\text{C}$ гидроксилатапата резцов между лесной мышью и полевыми обусловлены особенностями среды их обитания, зафиксированными в изотопной разнице между потребляемыми ими источниками пищи.

Среди исследуемых полевок образ жизни и рацион питания слепушонки обыкновенной отличаются от остальных видов. Слепушонка – это высокоспециализированный землерой, проводящий большую часть жизни в толще почвы и питающийся подземными частями растений. Высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ резцов слепушонки по сравнению с другими видами полевок обусловлены, очевидно, превалированием корней растений в диете этого грызуна, так как известно, что корневые части C_3 -растений обогащены изотопом ^{13}C по отношению к надземным частям растений в среднем на 2‰ (Hobbie, Werner, 2004).

Для исследуемых выборок мелких грызунов Урала характерны существенные межвидовые и пространственные различия по изотопному составу кислорода гидроксилатапата резцов (см. рис. 1). Четыре вида полевок со Среднего и Южного Урала (рыжая, темная, обыкновенная и полевка-экономка) имеют в среднем более положительные значения $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ по сравнению с лесной мышью и слепушонкой с южных районов Урала, а также полевкой-экономкой с Полярного Урала.

Мы рассмотрели зависимость между вариациями $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ у исследуемых грызунов и температурой воздуха в местах их обитания. Средние температуры воздуха были рассчитаны в соответствии с метеорологическими данными ближайших к местам отлова метеостанций (см. таблицу). В расчет были включены данные о температурах за последние четыре недели, предшествующие дате отлова экземпляров, так как известно, что полная смена резцов у исследуемых видов происходит примерно в течение четырех недель (Кропачева, 2012).

Регрессия $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}} - T^{\circ}\text{C}$, построенная по данным $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ для всех шести видов, показывает, что исследуемая взаимосвязь носит линейный характер с коэффициентом пропорциональности 0.31, определяющим угол наклона $\delta^{18}\text{O}$ к оси абсцисс (рис. 2а). Коэффициент детерминации (R^2), указывающий на долю объяснимой дисперсии,

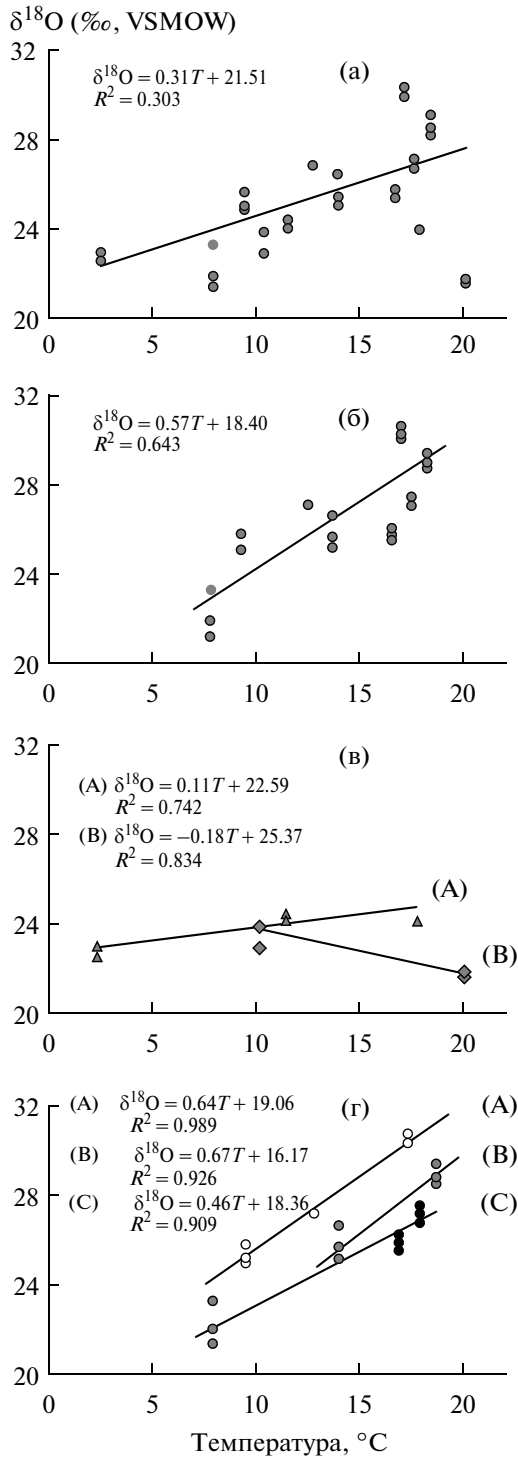


Рис. 2. Изотопный состав кислорода $\delta^{18}\text{O}$ карбонатной группы гидроксилатапата в резцах исследуемых грызунов относительно температуры окружающего воздуха.

Регрессионные зависимости $\delta^{18}\text{O} - T^{\circ}\text{C}$ построены: а – по данным измерения $\delta^{18}\text{O}$ в образцах шести видов грызунов; б – по данным четырех видов полевок (рыжая, темная, обыкновенная и полевка-экономка); в – по данным лесной мыши (А) и слепушонки (В); г – по данным обыкновенной и темной полевки (А), рыжей полевки (В) и полевки-экономки (С).

оказался довольно низким (0.303), что свидетельствует о слабой аппроксимации. Построенная регрессия $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}} - T^{\circ}\text{C}$ аппроксимирует исходные данные на 30.3%, остальные 69.7% приходятся на ошибки.

Можно предположить, что некоторые ошибки возникают вследствие игнорирования видовой принадлежности и использования значений $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ от разных видов в качестве исходных данных для построения этой зависимости. Следуя данному предположению, мы выделили в отдельные группы значения $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$, полученные для *Apodemus* и *Microtinae*. В свою очередь в группе из 5 видов полевок данные $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ для слепушонки, ведущей подземный образ жизни, были рассмотрены отдельно от остальных 4 видов полевок (рыжая, темная, обыкновенная и полевка-экономка), ведущих наземный образ жизни. Уравнения регрессии $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}} - T^{\circ}\text{C}$, построенные для выделенных групп, существенно различались по значениям соответствующих угловых коэффициентов (рис. 2б, в). Максимальное значение 0.57 получено для регрессии, построенной по данным 4 видов полевок (рис. 2б). В отличие от этой группы полевок регрессия, построенная для слепушонки, имеет малый наклон и является убывающей со значением углового коэффициента -0.18 .

Обратная зависимость $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ от климатических параметров – это совершенно не типичный случай и о подобных примерах в литературе не сообщается. Возможно, что она обусловлена специфическими условиями подземного образа жизни слепушонки со своеобразными температурным режимом, газовым составом воздуха и другими особенностями. Однако конкретной, подтвержденной фактическими данными, гипотезы для объяснения специфики зависимости $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}} - T^{\circ}\text{C}$ у нас нет. Этот вопрос требует проведения специальных исследований.

Коэффициенты детерминации построенных регрессий: 0.643 – для 4 видов полевок, 0.742 – для лесной мыши и 0.894 – для слепушонки, значительно превышают величину R^2 общей регрессии, построенной по шести видам. Это свидетельствует о том, что видовая принадлежность во многом обуславливает специфику взаимоотношения между изотопным составом кислорода зубов грызунов и климатическими параметрами. Видовая специфика может быть важным фактором наряду с такими параметрами среды, как $\delta^{18}\text{O}$ воды, поступающей в организм животных вместе с питьем и пищей, $\delta^{18}\text{O}$ кислорода в окружающем воздухе, температура окружающего воздуха, относительная влажность, и определяться массой тела животного, метаболической активностью, скоростью водного обмена в организме и температурой тела (Grimes et al., 2008).

Дополнительно мы попытались оценить межвидовые различия вариаций изотопного состава кислорода в зависимости от температуры на примере 4 видов полевков. Были построены три отдельные регрессии $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}-T^{\circ}\text{C}$ для рыжей полевки, полевки-экономки, а также обыкновенной и темной полевков, объединенных вместе (рис. 2г). Объединение последних видов сделано из-за недостаточного количества данных для обыкновенной полевки, а основанием к объединению послужило то, что эти два вида очень близки в биологическом и таксономическом отношении.

Полученные регрессии демонстрируют слабые межвидовые различия коэффициентов пропорциональности между $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и $T^{\circ}\text{C}$: 0.64 – для обыкновенной и темной полевков, 0.67 – для рыжей полевки и 0.46 – для полевки-экономки (рис. 2г). Учитывая, что первые две регрессии описывают зависимости вариаций $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ от изменения сезонных температур на Южном Урале, а регрессия для полевки-экономки – зависимость от широтного градиента температур от Полярного Урала до южной оконечности Южного Урала, то можно предполагать, что в пределах рассматриваемого температурного диапазона сезонные и региональные изменения температур в равной степени отражаются в амплитуде варьирования изотопного состава кислорода для данных видов полевков. Вместе с тем полученные регрессии демонстрируют проявление межвидовых различий в величине их постоянного члена. В частности, смещение между регрессиями для рыжей и обыкновенной+темной полевков составляет ~2.9%. Это смещение, скорее всего, обусловлено физиологическими особенностями видов, чем экологическими и климатическими факторами, поскольку в работе были использованы экземпляры грызунов, большинство которых отловлено в одном районе, а многие из них и в один сезон, что позволяет предполагать примерно равную степень воздействия факторов внешней среды на этих животных.

Выявление особенностей регрессионной зависимости $\delta^{18}\text{O}-T^{\circ}\text{C}$ от видовой специфики особенно важно для реконструкций условий палеосреды, поскольку это позволит делать более надежные оценки, используя данные $\delta^{18}\text{O}$ ископаемых грызунов разных видов.

Для того чтобы сравнить полученные нами данные с опубликованными результатами исследований зависимости между изотопным составом кислорода в фосфатной группе гидроксилатапата грызунов ($\delta^{18}\text{O}_{\text{фос}}$) и температурой среды, мы пересчитали наши значения $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ на соответствующие значения $\delta^{18}\text{O}_{\text{фос}}$. Принимая в расчет коэффициент фракционирования между $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ и $\delta^{18}\text{O}_{\text{фос}}$, равный $10.9 \pm 0.8\%$ (Gehler et al., 2012), получили общую для 4 видов полевков зависи-

мость: $\delta^{18}\text{O}_{\text{фос}} = 0.57(\pm 0.08)T^{\circ}\text{C} + 7.50(\pm 1.25)$, $R^2 = 0.64$. Эту зависимость мы можем сравнить только с одним опубликованным в литературе уравнением $\delta^{18}\text{O}_{\text{фос}} = 0.92(\pm 0.08)T^{\circ}\text{C} + 5.73(\pm 0.89)$, построенным на основе измерения $\delta^{18}\text{O}_{\text{фос}}$ в резцах и молярах грызунов 11 современных видов надсемейства *Muroidea*, собранных из погадок в разных широтных районах Европы – от 38° с.ш. до 65° с.ш. (Royer et al., 2013). Существенные различия коэффициентов в этих уравнениях, возможно, связаны с более широким таксономическим спектром грызунов в исследовании указанных выше авторов, тем более что приведенный ими коэффициент детерминации довольно низкий – $R^2 = 0.27$.

В нескольких публикациях были предложены калибровочные зависимости между $\delta^{18}\text{O}_{\text{фос}}$ и метеорной водой ($\delta^{18}\text{O}_{\text{мв}}$) (Longinelli et al., 2003; Luz, Kolodny, 1985; Navarro et al., 2004; Royer et al., 2013). Отметим, что наклоны предложенных регрессий существенно различаются между собой при максимальном значении 1.21 (Royer et al., 2013) и минимальном 0.49 (Luz, Kolodny, 1985). Среди предполагаемых причин этих расхождений названы как видовая специфичность, так и использование различных скелетных структур (кости, резцы и моляры) для измерения изотопного состава кислорода в фосфатной группе гидроксилатапата (Royer et al., 2013). Разница в значениях $\delta^{18}\text{O}$ апатита в костях, резцах и молярах обусловлена различной длительностью временных интервалов их формирования (Gehler et al., 2012). Наши исследования, выполненные на резцах различных видов грызунов, показывают, что параметры линейной зависимости $\delta^{18}\text{O}-T^{\circ}\text{C}$ действительно чувствительны к видовой специфике.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования вариаций изотопного состава углерода и кислорода в карбонатной группе гидроксилатапата из резцов современных грызунов, отловленных в разных широтных районах Урала, показали, что соотношения стабильных изотопов углерода, измеренные в резцах 45 экз. грызунов, принадлежащих пяти видам подсемейства *Microtinae* и одному виду семейства *Muridae* (*Apodemus uralensis*), отражают потребление грызунами в пищу растений С3-типа. Выявлены межвидовые и внутривидовые вариации изотопного состава углерода в резцах животных, обусловленные особенностями среды их обитания. Малая лесная мышь, использующая пищевые ресурсы нижних ярусов леса, отличается более низким содержанием тяжелого изотопа углерода по отношению к полевкам, которые используют растительные ресурсы открытых, освещенных и увлажненных мест обитаний.

Выявлены межвидовые различия по соотношению стабильных изотопов кислорода. Изотопный состав кислорода $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ в резцах полевок линейно зависит от температуры воздуха, причем характер зависимости обнаруживает связь с особенностями условий их жизнедеятельности. Отрицательная линейная зависимость $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}} - T^{\circ}\text{C}$ характерна для слепушонки, ведущей подземный образ жизни, а положительная — для 4 исследованных наземных видов: рыжая, обыкновенная, темная и полевка-экономка. В свою очередь особенности биологии видов рыжей, темной, обыкновенной и полевки-экономки обуславливают заметные различия в значениях параметров соответствующих линейных зависимостей $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ от температуры воздуха. Выявление отношений между видовой принадлежностью и характером зависимости изотопного состава от климатических параметров необходимо для минимизирования погрешностей в оценке палеоклиматических параметров по данным измерения $\delta^{18}\text{O}$ в минеральных структурах скелета ископаемых грызунов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 11-04-00426), Президиума УрО РАН (проект № 12-С-4-1030), Президиума ДВО РАН (проект № 12-II-УО-08-015).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae) // Фауна СССР. Новая серия. № 116. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л., 1977. 504 с.
- Кропачева Ю.Э. Оценка скорости роста зубов полевки-экономки (Arvicolinae, Rodentia) // Экология: традиции и инновации: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: "Гошицкий", 2012. С. 66–69
- Arppe L.M., Karhu J.A. Implications for the Late Pleistocene climate in Finland and adjacent areas from the isotopic composition of mammoth skeletal remains // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2006. V. 231. P. 322–330.
- Arppe L.M., Karhu J.A. Oxygen isotope values of precipitation and the thermal climate in Europe during the middle to late Weichselian ice age // *Quat. Sci. Rev.* 2010. V. 29. P. 1263–1275.
- Bernard A., Daux V., Lécuyer C. et al. Pleistocene seasonal temperature variations recorded in the $\delta^{18}\text{O}$ of *Bison priscus* teeth // *Earth Planet. Sci. Lett.* 2009. V. 283. P. 133–143.
- DeNiro M.J., Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1978. V. 42. P. 495–506.
- Fabre M., Lécuyer C., Bruga, J.-P. et al. Late Pleistocene climatic change in the French Jura (Gigny) recorded in the $\delta^{18}\text{O}$ of phosphate from ungulate tooth enamel // *Quat. Res.* 2011. V. 75. P. 605–613.
- Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis // *Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Molecular Biol.* 1989. V. 40. P. 503–537.
- Gehler A., Tütken T., Pack A. Oxygen and Carbon Isotope Variations in a Modern Rodent Community – Implications for Palaeoenvironmental Reconstructions // *PLoS ONE.* 2012. V. 7. P. e49531.
- Grimes S.T., Collinson M.E., Hooker J.J., Matthey D.P. Is small beautiful? A review of the advantages and limitations of using small mammal teeth and the direct laser fluorination analysis technique in the isotope reconstruction of past continental climate change // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2008. V. 266. P. 39–50.
- Grimes S.T., Collinson M.E., Hooker J.J. et al. Distinguishing the diets of coexisting fossil the ridomyid and glirid rodents using carbon isotopes // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2004. V. 208. P. 103–119.
- Héran M.A., Lécuyer C., Legendre S. Cenozoic long-term terrestrial climatic evolution in Germany tracked by $\delta^{18}\text{O}$ of rodent tooth phosphate // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2010. V. 285. P. 331–342.
- Hobbie E.A., Werner R.A. Intramolecular, compound-specific, and bulk carbon isotope patterns in C3 and C4 plants: a review and synthesis // *New Phytologist.* 2004. V. 161. P. 371–385.
- Hoppe K.A. Correlation between the oxygen isotope ratio of North American bison teeth and local waters: Implication for palaeoclimatic reconstructions // *Earth Planet. Sci. Lett.* 2006. V. 244. P. 408–417.
- Hoppe K.A., Stuska S., Amundson R. Implications for palaeodietary and palaeoclimatic reconstructions of intrapopulation variability in the oxygen and carbon isotopes of teeth from modern feral horses // *Quat. Res.* 2005. V. 64. P. 138–146.
- Longinelli A. Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: A new tool for paleohydrological and paleoclimatological research? // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1984. V. 48. Issue 2. P. 385–390.
- Longinelli A., Iacumin P., Davanzo S., Nikolaev V. Modern reindeer and mice: revised phosphate-water isotope equations // *Earth Planet. Sci. Lett.* 2003. V. 214. P. 491–498.
- Luz B., Kolodny Y. Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, IV. Mamm teeth and bones // *Earth Planet. Sci. Lett.* 1985. V. 75. P. 29–36.
- McCutchan J.H. Jr, Lewis W. M., Kendall C., McGrath C.C. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // *Oikos.* 2003. V. 102. P. 378–390.
- Navarro N., Lécuyer C., Montuire S. et al. Oxygen isotope compositions of phosphate from arvicoline teeth and Quaternary climatic changes, Gigny, French Jura // *Quat. Res.* 2004. V. 62. P. 172–182.
- Royer A., Lécuyer C., Montuire S. et al. What does the oxygen isotope composition of rodent teeth record? // *Earth Planet. Sci. Lett.* 2013. V. 361. P. 258–271.
- Tütken T., Furrer H., Vennemann T.W. Stable isotope compositions of mammoth teeth from Niederweningen, Switzerland: Implications for the Late Pleistocene climate, environment, and diet // *Quat. Int.* 2007. V. 164–165. P. 139–150.
- Ukkonen P., Aaris-Sorensen K., Arppe L. et al. Woolly mammoth (*Mammuthus primigenius* Blum.) and its environment in northern Europe during the last glaciation // *Quat. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 693–712.
- Velivetskaya T.A., Ignatiev A.V., Gorbarenko S.A. Carbon and oxygen isotope microanalysis of carbonate // *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 2009. V. 23. P. 2391–2397.
- Wang Y., Kromhout E., Zhang C. et al. Stable isotopic variations in modern herbivore tooth enamel, plants and water on the Tibetan Plateau: Implications for paleoclimate and paleoelevation reconstructions // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2008. V. 260. P. 359–374.