

## ВАРИАЦИИ ИЗОТОПНОГО СОСТАВА УГЛЕРОДА И КИСЛОРОДА В СКОРЛУПЕ ЯИЦ БЕЛОЩЕКИХ КАЗАРОК *BRANTA LEUCOPSIS*

© 2011 г. О. Б. Покровская, К. Е. Литвин, Б. Г. Покровский

Представлено академиком Ю.И. Черновым 22.11.2010 г.

Поступило 22.11.2010 г.

Изотопный состав углерода, кислорода и азота различных органических субстанций используется в экологии, физиологии и палеозоологии различных групп позвоночных животных для выяснения особенностей питания и реконструкции трофических связей [1–3]. В предлагаемой статье приводятся результаты изучения изотопного состава углерода и кислорода в 111 образцах скорлупы яиц белошеких казарок *Branta leucopsis* колонии Колоколковой губы, Тиманский берег Баренцева моря (рис. 1). Нами установлены широкие вариации изотопного состава углерода и кислорода и направленные тренды изотопных отношений С и О в отдельных кладках, которые могут свидетельствовать о смене ресурсов, используемых самками для формирования яиц в процессе откладки.

Образцы скорлупы были собраны на одной из крупных колоний Баренцевоморского региона в районе поселка Тобседа (Колоколкова губа, Ненецкий А.О.). Белошекие казарки, гнездящиеся в районе исследования, относятся к Русско-Балтийской популяции, зимующей в Нидерландах и Северной Германии.

В начале гнездового периода все яйца в гнездах были помечены разными цветами в соответствии с порядком их откладки (при многократном посещении гнезд порядок откладки определяется по появлению в гнезде ранее не помеченных яиц, при однократном посещении — по степени загрязнения яиц в кладке, возрастающей от последнего яйца к первому). Образцы скорлупы собраны в конце гнездового периода после вылупления птенцов. Впоследствии было проанализировано 111 образцов скорлупы из 28 гнезд. Количество яиц в одной кладке колебалось от 3 до 5.

Для определения изотопного состава углерода и кислорода в кальците скорлупы использован комплекс аппаратуры корпорации Thermoelectron, включающий масс-спектрометр Delta V Advantage и установку Gas-Bench-II. Разложение проб и стандартов КН-2, NBS-19 и IAEA CO-1 проводили с помощью  $H_3PO_4$  при  $50^\circ C$ . Значения  $\delta^{13}C$  приводили в промилле (‰) относительно стандарта V-PDB, значения  $\delta^{18}O$  — в промилле относительно стандарта V-SMOW. Точность (воспроизводимость) определения  $\delta^{18}O$  и  $\delta^{13}C$  находится в пределах  $\pm 0.2\text{‰}$ .

Общий разброс величин  $\delta^{13}C$  находится в интервале от  $-19.0$  до  $-14.6\text{‰}$  ( $\delta^{13}C_{\text{средн}} = -17.0 \pm 0.8\text{‰}$ ) и  $\delta^{18}O$  — от  $17.7$  до  $22.9$  ( $\delta^{18}O_{\text{средн}} = 19.9 \pm 1.4\text{‰}$ ). Корреляции между изотопным составом углерода и кислорода не наблюдается (рис. 2). Между отдельными гнездами выявляются существенные различия в изотопном составе С и О, достигающие (по средним значениям) соответственно  $3.1$  и  $3.9\text{‰}$ , которые, однако, не обнаруживают зависимости от даты откладки яиц или от расположения гнезда в пределах пресноводной или солоноводной частей территории.

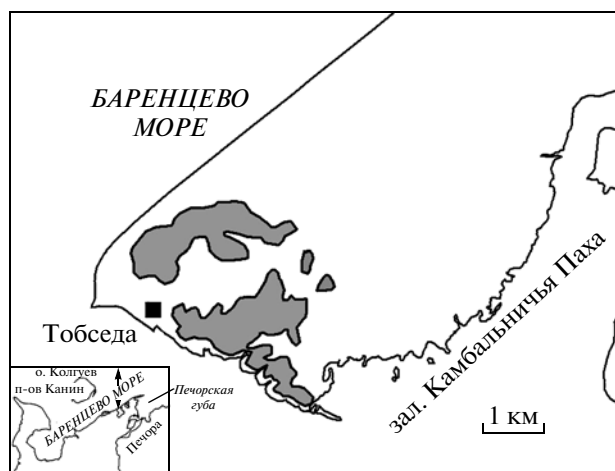
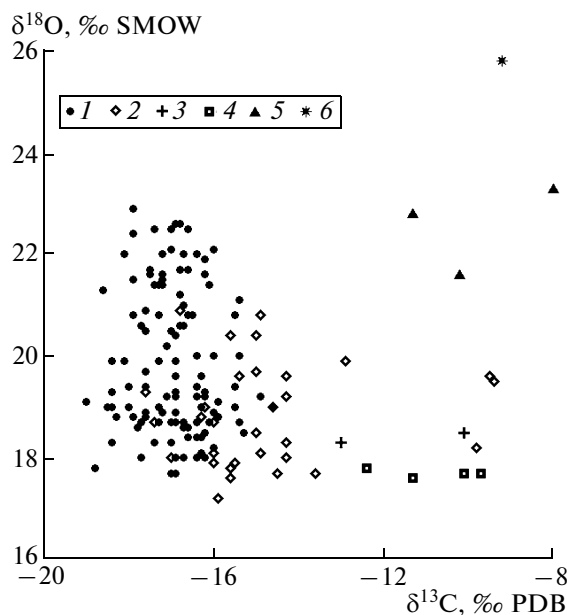


Рис. 1. Карта-схема расположения колонии белошеких казарок в районе п. Тобседа.

Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова  
Российской Академии наук, Москва  
Научно-информационный центр кольцевания птиц,  
Москва

Геологический институт  
Российской Академии наук, Москва

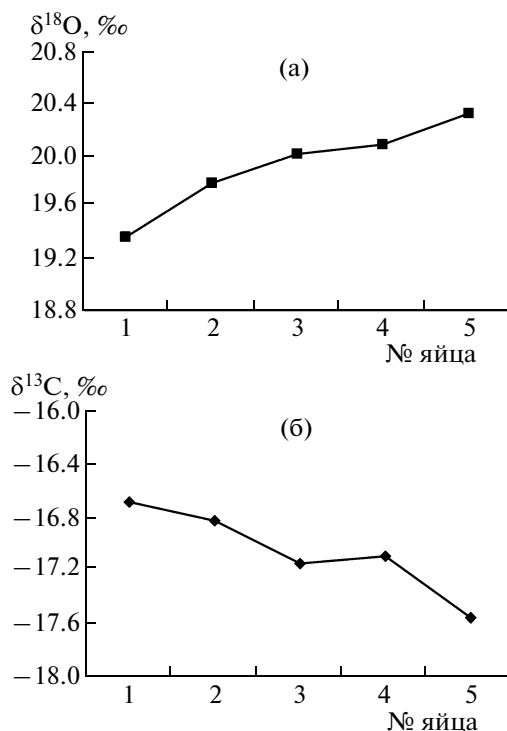


**Рис. 2.** Соотношение изотопного состава кислорода и углерода в скорлупе яиц некоторых видов птиц, гнездящихся в районе п. Тобседа. 1 – белошекая казарка *Branta leucopsis*; 2 – белолобый гусь *Anser albifrons*; 3 – гуменник *Anser fabalis*; 4 – малый лебедь *Cygnus bewickii*; 5 – морская чернеть *Aythya marila*; 6 – белая куропатка *Lagopus lagopus*.

Наибольший интерес представляют тренды величин  $\delta^{18}\text{O}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  внутри кладок.

Из 28 проанализированных кладок в 8 наблюдается непрерывный тренд обогащения тяжелым изотопом кислорода (в скорлупе каждого последующего яйца величина  $\delta^{18}\text{O}$  выше, чем в скорлупе предыдущего), а в 10 кладках только одно яйцо “выбивается” из тренда. Положительная разница между последним и первым яйцом обнаружена в 23 кладках (82%) при средней разнице  $\delta^{18}\text{O}_{\text{последнее}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{первое}} = 0.95 \pm 0.19\text{‰}$ . По углероду наблюдается обратная ситуация, т. е. обеднение скорлупы тяжелым изотопом углерода от первого яйца к последнему. В 9 кладках из 28 тренд непрерывный, в 5 – с одним нарушением. Отрицательный сдвиг наблюдается в 71% кладок (20 из 28) при средней разнице  $\delta^{13}\text{C}_{\text{последнее}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{первое}} = -0.74 \pm 0.21\text{‰}$ . Тренды изотопного состава углерода и кислорода по средним значениям  $\delta^{18}\text{O}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  для различных по порядку откладки яиц представлены на рис. 3.

Изотопный состав кислорода в тканях животных определяется в первую очередь изотопным составом кислорода в потребляемой ими воде [4]. В отобранной нами в период откладки яиц пробе воды из пресноводного озера получено значение  $\delta^{18}\text{O} = -12.5\text{‰}$ , которое хорошо согласуется с литературными данными по атмосферным осадкам на севере Европейской части России [5]. Учиты-



**Рис. 3.** Изменение изотопного состава кислорода (а) и углерода (б) в скорлупе яиц белошеких казарок в зависимости от порядка откладки.

вая фракционирование изотопов кислорода в системе кальцит–вода, равное при  $40^\circ\text{C}$   $24\text{--}25\text{‰}$  [6], и принимая во внимание естественный “шум”, можно было бы ожидать, что изотопный состав кислорода в скорлупе будет находиться в интервале величин  $\delta^{18}\text{O} = 10\text{--}15\text{‰}$ . Реальные значения в среднем на  $5\text{‰}$  выше. Очевидно, этот сдвиг отчасти связан с тем, что наряду с водой животные потребляют, хотя и в значительно меньшем количестве, кислород атмосферы и твердую пищу, а отчасти – с потерей обедненного тяжелым изотопом кислорода водяного пара при дыхании [4, 7].

Представляется вероятным, что с прогрессирующей потерей воды связано и обнаруженное в большинстве кладок обогащение тяжелым изотопом кислорода от первого яйца к последнему (рис. 3а). Нарушения в тренде, обнаруженные как для кислорода, так и для углерода, могут быть связаны с широко распространенным у белошеких казарок подкладыванием яиц в гнезда посторонними самками, особенно характерным в годы с поздней весной или неблагоприятными погодными условиями, каким и был в районе исследований 2008 г.

На изотопный состав углерода в тканях животных наибольшее влияние оказывает диета [8]. На этом основано большинство работ по выяснению трофических связей в биологических системах.

Установлено также, что при дыхании из организма выделяется обедненный изотопом углерода  $^{13}\text{C}$  углекислый газ, вследствие чего преобладающие в тканях животных белковые соединения на 2–3‰ обогащены  $^{13}\text{C}$  по сравнению с растениями, которыми они питаются [8]. Также известно, что различные ткани растений и животных различаются по изотопному составу углерода в соответствии с термодинамическими свойствами различных органических соединений [9]. Для дальнейшего обсуждения принципиально важно, что липиды на 5–8‰ обеднены тяжелым изотопом углерода по отношению к белкам и углеводам [9–11].

Полученный нами при анализе кальцита скорлупы тренд  $\delta^{13}\text{C}$  внутри кладки (рис. 3б) совпадает с трендом, выявленным при изучении изотопного состава безжировой фракции желтка в яйцах некоторых видов арктических гусей, гнездящихся в районе Юкона-Кускоквима на Аляске [12]. Авторы исследования связывают обеднение желтка яиц внутри кладки изотопом  $^{13}\text{C}$  с тем, что источником углерода для формирования первых яиц являются приморские растения, потребляемые птицами во время миграции. Эти растения обогащены тяжелым изотопом углерода по сравнению с растительностью из мест гнездования в континентальной части Аляски. Предполагается, что обеднение яиц изотопом  $^{13}\text{C}$  от первого яйца к последнему идет непосредственно за счет смены используемых ресурсов от “миграционных” к “местным”.

Однако наши данные по скорлупе плохо согласуются с “диетической” гипотезой. Травянистые растения и мхи севера России, так же как и кормовые виды растений, потребляемые казарками на местах зимовок, относятся к  $\text{C}_3$ -типу фотосинтеза и характеризуются весьма однообразным изотопным составом углерода со средними значениями  $\delta^{13}\text{C} = -29 \pm 2\text{‰}$  ([13]; наши данные). Кроме того, у белошеких казарок, гнездящихся в районе Колоколковой губы, как правило, не происходит смены питания на всем протяжении миграционного пути и на местах гнездования, что в значительной степени связано с узкой пищевой специализацией вида, а также с ландшафтными особенностями традиционных мест остановок и района гнездования. В тех же случаях, где смена питания происходит, она идет в обратном по сравнению с изученными североамериканскими видами направлении: от обедненных изотопным углеродом  $^{13}\text{C}$  “пресноводных” видов растений (различных сельскохозяйственных культур на местах зимовок и миграционных остановок в Европе) к относительно более “тяжелым” растениям приморских маршей.

Обеднение скорлупы яиц изотопом  $^{13}\text{C}$  от первого яйца к последнему невозможно также объяснить интенсификацией обмена веществ, по-

скольку эффект от дыхания должен быть направлен в противоположную сторону, по аналогии с данными, полученными на млекопитающих [8].

Суточные наблюдения за гнездящимися самками белошеких казарок, проведенные в 2004 г., показали, что, начиная с откладки первого яйца и практически до конца инкубации, идет постоянное сокращение времени, которое самка проводит вне гнезда. Если на момент откладки первого яйца самка проводит на гнезде в среднем не более 45% времени, то ко времени завершения кладки этот показатель достигает уже 75%. Таким образом, в процессе откладки яиц самка с каждым днем сокращает время, затрачиваемое на кормежку, а значит и объем потребляемой пищи уменьшается.

Мы полагаем, что изотопно-углеродный тренд внутри кладки обусловлен сменой в организме самки источников углерода: от первого яйца к последнему постепенно сокращается доля углерода, усвоенного непосредственно из пищи, и увеличивается доля углерода, поступающего в кровь при расщеплении жиров, накопленных во время зимовки и в процессе миграции. Поскольку жиры значительно обеднены тяжелым изотопом углерода по сравнению с белками и углеводами, при описанной выше смене источников углерода можно ожидать постепенное обеднение крови изотопом  $^{13}\text{C}$ , начиная с откладки первого яйца, что в свою очередь может отражаться и на скорлупе яиц, обуславливая полученные нами тренды внутри кладки.

Выявленные различия в изотопном составе С и О скорлупы первых яиц связаны, вероятнее всего, с индивидуальными особенностями самок, участвующих в размножении. Наибольшее влияние могут иметь возраст, масса, упитанность, скорость метаболизма. Также значение могут иметь различия в миграционных стратегиях, выражающиеся в количестве и продолжительности остановок и местах их расположения. Вероятно также влияние погодных и кормовых условий на пути пролета и местах остановок, которые непосредственно отражаются на физическом состоянии птиц, прилетающих к местам гнездования.

Отдельные образцы скорлупы яиц некоторых других видов птиц, гнездящихся в районе Колоколковой губы, обнаруживают широкий спектр величин  $\delta^{13}\text{C}$  (от –8 до –19‰) и  $\delta^{18}\text{O}$  (от 17.2 до 25.8‰) (рис. 2), судить о представительности которого трудно ввиду небольшого количества анализов. Интересно отметить следующую зависимость: чем меньше масса и размер птицы (и соответственно интенсивней обмен веществ), тем сильнее изотопно-кислородный сдвиг в скорлупе по отношению к значениям, равновесным с питьевой водой. Ранее подобная зависимость величины изотопно-кислородного сдвига в тканях от

размера тела была отмечена у млекопитающих [4]. Определение причин большого межвидового разброса величин  $\delta^{13}\text{C}$  требует дальнейших исследований.

Проведенные исследования показывают, что изотопный состав С и О в скорлупе птиц может являться важным показателем при изучении физиологических особенностей и интенсивности обмена веществ птиц в период размножения. В дальнейшем, в сочетании с массовым цветным мечением птиц, можно будет сравнить изотопные данные от одной особи для разных лет и изучить влияние на изотопный состав скорлупы погодных условий, а также возраста и физического состояния птицы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gannez L.Z., O'Brien D.M., Del Rio C.M. // *Ecology*. 1997. V. 78. № 4. P. 1271–1276.
2. Hobson K.A. // *Oecologia*. 1999. V. 120. P. 314–326.
3. Kelly J.F. // *Canad. J. Zool.* 2000. V. 78. P. 1–27.
4. Bryant J.D., Froelich P.N. // *Geochim. et cosmochim. acta*. 1995. V. 59. P. 4523–4537.
5. IAEA/WMO (2006). Global Network of Isotopes in Precipitation. The GNIP Database. <http://isohis.iaea.org>
6. O'Neil J.R., Clayton R.N., Mayeda T.K. // *J. Chem. Phys.* 1969. V. 51. P. 5547–5558.
7. Podlesak D.V., Torregrossa A.-M., Ehleringer J.R., et al. // *Geochim. et cosmochim. acta*. 2008. V. 72. P. 19–35.
8. DeNiro M., Epstein S. // *Geochim. et cosmochim. acta*. 1978. V. 42. P. 495–506.
9. Галимов Э.М. Природа биологического фракционирования изотопов. М.: Наука, 1981. 247 с.
10. Galimov E.M. // *Org. Geochem.* 2006. V. 37. P. 1200–1262.
11. Gauthier G., Bety J., Hobson K. // *Ecology*. 2003. V. 84. № 12. P. 3250–3264.
12. Schmutz J., Hobson K., Morse J. // *Ardea*. 2006. V. 93. № 3. P. 385–397.
13. Николаев В.И., Даванзо С., Кузнецова Л.В., Якумин П. В кн.: Изотопно-геохимические и палеогеографические исследования на севере России. М., 2004. С. 21–40.