

**Стабильные изотопы азота ($\delta^{15}\text{N}$) в талломах
аридного кочующего лишайника
Xanthoparmelia camtschadalis в высотном градиенте
Хангайского нагорья (Монголия)**

Л. Г. БЯЗРОВ

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: lev.biazrov@rambler.ru

АННОТАЦИЯ

Определены величины $\delta^{15}\text{N}$ в органическом веществе (ОВ) талломов кочующего лишайника *Xanthoparmelia camtschadalis*, собранных на 13 высотных уровнях в интервале 1550–3250 м над уровнем моря в степных и высокогорно-луговых сообществах Хангайского нагорья (Монголия). Установлено, что в масштабах всего региона корреляция между величинами $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайника и значениями абсолютной высоты не выражена, однако в локальном масштабе (тип растительности, ботанико-географический район Хангая, склон конкретной горы) с увеличением абсолютной высоты наблюдается обеднение ОВ лишайника тяжелым изотопом ^{15}N .

Ключевые слова: кочующие лишайники, *Xanthoparmelia camtschadalis*, стабильные изотопы, азот-15, фракционирование, локальный масштаб, региональный масштаб, абсолютная высота, горные степи, высокогорные луга, Хангайское нагорье, Монголия.

Изучение изотопного состава биогенных элементов (азот, кислород, сера, углерод и др.) и их фракционирования, т. е. изменения соотношения в ходе метаболических процессов, в последние десятилетия все чаще используется в исследованиях экологии грибов, растений и животных [1–9].

Азот – основной элемент белков, которые являются преобладающими метаболитами организмов. Этот элемент имеет два стабильных изотопа – ^{14}N , доля которого в природе составляет 99,636 %, и ^{15}N , на который приходится 0,364 % [9, с. 8]. Среднее соотношение тяжелого изотопа и более легкого в масштабах планеты составляет $3,677 \times 10^{-3}$ [9, с. 9]. Однако в природе в зависимости от материала и свойств факторов среды, при которых функционирует этот материал, наблю-

даются отклонения от этого среднего показателя, что и используется в экологических и других исследованиях. Если соотношение изотопов азота в анализируемом материале меньше приведенной величины, то считают, что материал субстрата обогащен изотопом ^{14}N ; об обогащении материала субстрата изотопом ^{15}N свидетельствует величина соотношения, которая превышает среднеглобальное значение [9, с. 9]. Но эти величины столь малы, что на практике соотношения стабильных изотопов в субстрате определяют относительно их соотношения в принятом всеми стандарте (для азота это атмосферный азот N_2); эта величина обозначается как $\delta^{15}\text{N}$, а ее размерность выражается в ‰ [7].

Естественное соотношение стабильных изотопов азота $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в органическом веществе (ОВ) как отдельных организмов, так и попу-

ляций и сообществ организмов рассматривают, с одной стороны, как интегрирующий показатель интенсивности круговорота азота в изучаемых объектах, с другой – как маркер источников поступления азота и трофических отношений между организмами [5–8].

Большинство исследований, связанных с определением соотношения $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ в ОВ, посвящено высшим растениям [4, 5]. Аналогичных публикаций, в которых бы излагались результаты измерений соотношений $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ в ОВ водорослей, цианобактерий, лишайников, пока относительно немного, хотя эти фотоавтотрофные организмы широко представлены в сухопутных и водных экосистемах. Лишайники (лихенизированные грибы), например, количественно доминируют в сообществах, занимающих около 8 % поверхности суши [10]. Они обитают на почве, коре деревьев, листьях, скальных породах, костях и даже на субстратах, созданных человеком. Всюду, где они растут, лишайники являются источником корма для многих групп животных [11, 12], что показано как прямыми наблюдениями [13], так и измерениями естественного соотношения стабильных изотопов азота в ОВ лишайников и животных [14–18]. В зависимости от видового состава формируемых ими группировок, продуцируемой массы лишенизированные грибы в той или иной степени участвуют в круговороте азота в экосистемах [19].

Лишайники представляют собой фенотип трофически специализированных грибов (микобионты), которые получают углерод и в некоторых случаях азот от своих водорослевых или цианобактериальных симбионтов (фотобионты) [20]. Все грибы, участвующие в формировании лишайников, называют лишенизированными. Они принадлежат к разным таксономическим группам царства грибов. Общее между ними – пищевая специализация, и их обозначение “лишайники” или “лихенизированные грибы” относится к той же категории терминов, как и названия “микоризные грибы” или “фитопатогенные грибы”. В результате взаимодействия между бионтами лишайника формируется его тело, называемое слоевищем или талломом.

В зависимости от вида фотобионтов лишайники обладают различными способами получения азота. По этому показателю раз-

личают, по меньшей мере, две основные группы [19]:

1. Двухбионтные хлоролишайники (около 85 % от общего числа известных видов лишайников), у которых в качестве первичного фотобионта выступают зеленые водоросли, главным образом представители рода *Trebouxia*. Как и другие эукариоты, они не способны напрямую усваивать молекулярный азот атмосферы. Их снабжение азотом целиком определяется поступлением как неорганических (нитрат – NO_3^- , аммиак – NH_3 , ионы аммония – NH_4^+), так и органических соединений азота (аминокислоты, эргостерол, хитин и др.) на поверхность талломов (слоевищ) в форме сухих и жидких осадений. Этим обычно объясняют и низкие концентрации N в их талломах – в среднем около 10 мг/г воздушно-сухой массы [21].

2. Двухбионтные цианолишайники (около 10 % от общего числа всех видов лишайников), которые в качестве первичного фотобионта имеют цианобактерию, чаще всего представителя рода *Nostoc*. Подобно свободноживущим цианобактериям, эти фотобионты обладают способностью фиксировать атмосферный N_2 , обеспечивая, таким образом, дополнительное поступление азота в талломы лишайников. К этой группе можно отнести и трехбионтные фотосимбиодемы (3–4 % от общего числа всех видов лишайников), у которых в качестве первичного фотобионта выступают зеленые водоросли, представляющие роды *Coccomyxa*, *Trentepohlia*, *Dictyochloropsis*, а в качестве третьего бионта у них в особых образованиях, называемых цефалодии, также представлены азотфиксирующие цианобактерии. Для лишайников этой группы характерны высокие концентрации N в талломах – в среднем около 34 мг/г воздушно-сухой массы у двухбионтных цианолишайников и около 24 мг/г – у трехбионтных [21]. Здесь уместно отметить, что у лишайников с цианобактериальными симбионтами фиксация молекулярного азота представляет дополнительный источник его поступления; основным, как и у хлоролишайников, является поступление соединений азота на поверхность слоевищ в форме сухих и жидких осадений [19].

Диапазон измеренных величин $\delta^{15}\text{N}$ у лишайников колеблется от $-21,5$ [22] до $+18$ ‰

[16], причем самые высокие значения зафиксированы в талломах со скал вблизи “птичьих базаров” в Антарктике. Там же обнаружены самые высокие величины содержания общего азота в талломах лишайников.

Лишайники принадлежат к пойкилогидридным организмам, т. е. у них нет структур, регулирующих водообмен слоевища со средой [23]. В воздушно-сухом состоянии они латентны – в их талломах отсутствуют метаболические процессы. Хлоролишайники способны к фотосинтезу при высоком содержании в воздухе водяного пара – ранним утром после восхода солнца и ближе к вечеру, перед его заходом. Цианолишайникам для фотосинтеза необходимо насыщение талломов водой [24].

Среди лишайников много видов с обширными ареалами. Например, более четверти из 400 видов в Антарктике встречаются и в Северном полушарии [25]. Кроме того, один и тот же вид может обитать в разных сообществах. Это, а также медленный рост, принадлежность их к пойкилогидридным организмам делает лишайники удобным объектом для изучения зависимости процессов метаболизма азота в локальном, региональном и глобальном масштабах, поскольку ОВ лишайника интегрирует в себе воздействие экологических факторов в их конкретных микроместообитаниях за длительный период.

Одним из показателей среды, воздействующих на комплекс свойств местообитаний организмов, является абсолютная высота местности, поскольку от нее зависят температура воздуха и субстрата, количество осадков, давление воздуха, спектр солнечного света и другие параметры. Среди лишайников много видов, встречающихся в широком интервале абсолютных высот [26, 27], поэтому использование таких видов для измерения соотношения $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в ОВ позволяет получать сведения о варьировании метаболических процессов в разных условиях среды на видовом уровне. Цель данного исследования – выявление зависимости естественного соотношения стабильных изотопов азота в ОВ лишайника от абсолютной высоты его местообитания в локальном и региональном масштабах.

Соотношение стабильных изотопов ^{14}N и ^{15}N измеряли в образцах *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale из гербария лишайников лаборатории радиэкологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции РАН. Материал собран автором в Хангайском нагорье (Монголия) в ходе исследований в составе совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР (табл. 1). Коллекционный материал для измерения соотношения стабильных изотопов в ОВ лишайников ранее использовался неоднократно [28–30].

Нагорье расположено в центре западной части Монголии. Крайние западная и восточная точки Хангая находятся примерно около 92° и 106° в. д. соответственно, южная – несколько южнее 46° , северная – немного севернее 50° с. ш. В целом Хангай считается типичной среднегорной страной, представляющей сочетание хребтов высотой 2000–3500 м и межгорных долин различной ширины, абсолютная высота которых более 1000 м над ур. м. [31]. Максимальная высота главного магистрального хребта нагорья, являющегося частью мирового водораздела, отмечена в горном массиве Отгон-Хайрхан-нуру, на главной вершине которого горе Отгон-Тэнгэр (3905 м над ур. м.) и летом многие десятилетия сохранялся глубокий слой снега.

Положение нагорья в центре мощного азиатского антициклона определяет резко континентальный климат территории. Перепад средних температур воздуха между январем и июлем здесь достигает $32\text{--}43^\circ\text{C}$, так же велика разница температур дня и ночи. В системе соллярной зональности Хангай расположен в зоне сухих степей между изогиетами 200 и 350 мм, изотермами января -20 , -25°C ; июля – 16 , 18°C [32]. Важнейшим фактором также является нахождение территории в зоне многолетней мерзлоты. Однако эти общие параметры в значительной степени преобразуются орографией, которая и определяет конкретные климатические показатели того или иного участка нагорья и пестроту почвенного и растительного покровов [32–34]. Здесь на фоне зональных смен

Места сбора слоевищ *Xanthoparmelia camtschadalis* на разных абсолютных высотах (Н, м) в травяных сообществах Хангайского нагорья (Монголия) и средние ($M \pm SE, n = 4$) величины $\delta^{15}N, ‰$ и N, % в ОБ талломов *X. camtschadalis*

№	Н, м	Местонахождение	Сообщество, дата сбора, № гербарного образца	$\delta^{15}N, ‰$	N, %
I	3250	Центральный Хангай, Дзабханский аймак, сомон Отгон, гора Отгон-Тэнгэр, юго-восточный склон, 47°35' с. ш. и 97°32' в. д.	Кобрезиевый (<i>Kobresia sibirica</i> (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.) луг. На почве. 13.07.1976. № 7291	-5,8 ± 0,8	0,9 ± 0,1
II	3100	Там же	То же. № 7094	-5,3 ± 0,7	0,8 ± 0,1
III	3000	Там же	Кобрезиевый луг (<i>K. sibirica</i>) с осыпями камней. На почве. 13.07.1976. № 7093	-5,2 ± 0,6	1,0 ± 0,1
IV	2800	Там же	Осоково-кобрезиевый (<i>Carex stenocarpa</i> Turcz. ex V. Krecz., <i>C. melanantha</i> C. A. Mey., <i>K. sibirica</i>) луг. На почве. 13.07.1976. № 7092	-2,9 ± 1,4	0,6 ± 0,1
V	2650	Там же	Кобрезиевый луг (<i>K. sibirica</i>). На почве. 12.07.1976. № 7091	-0,3 ± 2,2	1,3 ± 0,2
VI	2500	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, гора Их-Хайрхан на юге сомона, плоская вершина. 47°07' с. ш. и 101°59' в. д.	То же. 22.06.1977. № 7298	-4,8±1,1	0,8±0,1
VII	2300	Центральный Хангай, Дзабханский аймак, сомон Яру, 11 км на ССЗ от Яру. Плоская вершина сопки. 48°15' с. ш. и 96°45' в. д.	Петрофитная степь (<i>Festuca lenensis</i> Drob.). На почве. 26.06.1978. № 7105	-5,3±0,8	1,0 ± 0,1
VIII	2170	Там же, южный склон, крутизна 3°. 48°15' с. ш. и 96°45' в. д.	То же. № 7099	-6,3 ± 0,9	0,9 ± 0,1
IX	1960	Центральный Хангай, Дзабханский аймак, сомон Нумрэг. Гребень местного хребта. 48°52' с. ш. и 96°55' в. д.	Петрофитная степь (<i>F. lenensis</i> , <i>Stipa krylovii</i> Roshev.). На почве. 04.07.1976. № 7083	-6,7 ± 0,9	0,9 ± 0,1
X	1800	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, 5 км от Тэвшрулэха на юг по ложине, южный склон местного хребта. 47°19' с. ш. и 102°06' в. д.	Петрофитно-разнотравная (<i>F. lenensis</i> , <i>S. krylovii</i> , <i>Oxytropis filiformis</i> DC., <i>Androsace incana</i> Lam.) степь. На почве. 29.07.1973. № 898	-6,1 ± 0,2	0,9 ± 0,1
XI	1700	Там же, 15 км от Тэвшрулэха на север, 2,5 км на запад от горы Обот, вершина сопки. 47°26' с. ш. и 102°01' в. д.	Петрофитная (<i>F. lenensis</i> , <i>S. krylovii</i>) степь. На почве. 10.07.1980. № 4386	-2,9 ± 1,1	1,0 ± 0,1
XII	1600	Там же, 16 км от Тэвшрулэха на С, гребень увала с общим уклоном на ЮВ 1-2°. 47°29' с. ш. и 102°06' в. д.	Петрофитно-разнотравная (<i>F. lenensis</i> , <i>S. krylovii</i> , <i>O. filiformis</i> , <i>A. incana</i>) степь. На почве. 03.08.1978. № 6053	-2,9 ± 0,5	1,0 ± 0,1
XIII	1550	Восточный Хангай, Булганский аймак, сомон Орхон, 11 км от Бугат на С, местный водораздел, южный склон, крутизна 16°. 49°10' с. ш. и 103°45' в. д.	Ковыльная (<i>S. krylovii</i> , <i>Poa attenuata</i> Trin.) степь. На почве. 27.07.1977. № 7294	-2,9 ± 0,6	1,0 ± 0,1

(полупустыни, степи, леса) можно проследить самые разнообразные формы проявления вертикальной поясности. По особенностям сочетания зональности и поясности территорию нагорья разделяют на 6 районов: северный, западный, центральный, северо-восточный, восточный и южный [34, 35]. В целом по площади преобладают травяные сообщества (степи, луга), в которых определенную роль, иногда заметную, играют лишайники [36–39].

Объектами измерения были талломы колючего лишенизированного гриба *Xanthoparmelia camtschadalis*. В отечественной литературе до конца XX в. этот лишайник обозначали как *Parmelia vegans* Nyl. [40]. Вид принадлежит к жизненной форме эпигенных свободноживущих листоватых рассеченно-лопастных лишайников [41]. Представители вида встречаются на почве в травяных сообществах, слоевища плотные, 3–7 см в диаметре, матовые до светло-желтоватых, разделены на лопасти шириной 1,3–3 мм. Наличие этого аридного фотофильного лишайника зафиксировано в Европе, Азии, на западе Северной Америки [42]. Он встречается на всей территории Монголии, а в Хангайском нагорье – в степях и лугах низко-, средне- и высокогорного поясов [34]. Запас массы этого лишайника в травяных сообществах Хангай составлял от 25 до 1010 кг/га [40].

Для измерения из гербарного материала отобраны слоевища, собранные на почве в высоко- и среднегорных луговых и степных сообществах Центрального и Восточного Хангай на абсолютных высотах от 1550 до 3250 м (см. табл. 1). Высота в момент коллекционирования определялась по авиационному высотомеру с точностью 10 м. Расстояние между крайними пунктами отбора проб – около 350 км в направлении запад – восток. Этот вид принадлежит к хлоролишайникам, т. е. в качестве фотосинтезирующего бионта в его талломах представлена зеленая водоросль. В нашем случае это представитель рода *Trebouxia*.

Для определения естественного соотношения стабильных изотопов ^{14}N и ^{15}N из каждой пробы лишайников, хранившихся с момента сбора в бумажных пакетах в сухом помещении, т. е. в латентном состоянии, в мае 2009 г. отобрали по четыре неповрежденных

таллома. Их обмыли деионизированной водой для удаления с поверхности пылевидных частиц других экземпляров, находившихся в гербарном пакете. Затем слоевица сушили при температуре 40 °С в течение 24 ч. Далее от каждого таллома металлическими пинцетами отделили образец (1–2 мг), предназначенный для изотопного анализа. У листоватых и корковых видов лишайников самыми молодыми частями талломов являются краевые, у кустистых – верхушечные. Есть данные, что разные по возрасту части одного таллома отличаются как по составу стабильных изотопов [28], так и по скорости роста, концентрации органических веществ, минеральных элементов, радионуклидов [43–46]. Поэтому у *X. camtschadalis* для измерения отделили краевые, самые молодые, части лопастей.

Отобранные сухие образцы взвесили на весах Mettler Toledo MX5 с точностью до 1 мкг и завернули в гильзы из оловянной фольги. Измерение соотношения стабильных изотопов ^{15}N и ^{14}N общего содержания азота в подготовленных таким образом 52 образцах, представлявших 13 высотных уровней, провели в июне 2009 г. на оборудовании, состоявшем из элементного анализатора Thermo Flash EA 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo-Finnigan Delta V Plus (Германия) в Институте проблем экологии и эволюции РАН, г. Москва. Измерение происходит следующим образом: завернутая в оловянную фольгу проба поступает в реактор, нагретый до 1020 °С, где сгорает в присутствии кислорода. Продукты сгорания окисляются на катализаторах до CO_2 и N_2 и после разделения на хроматографической колонке в токе гелия поступают в масс-спектрометр. В масс-спектрометре в сильном магнитном поле происходит разделение ионизированных молекул N_2 разной массы (28/29/30). Интенсивность потоков молекул разной массы оценивается с помощью ловушек Фарадея, что позволяет определить изотопный состав азота в пробе.

Изотопный состав ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) выражали в тысячных долях отклонения от стандарта согласно уравнению

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰} = [(R_{\text{лиш}} - R_{\text{станд}})/R_{\text{станд}}] \cdot 10^3,$$

где $R_{\text{лиш}}$ – отношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в образце лишайника, $R_{\text{станд}}$ – отношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в стан-

дарте, которым является атмосферный азот, величина которого 0,0036765 [10, с. 9].

Для калибровки оборудования использовали глутаминовую кислоту с известным значением $\delta^{15}\text{N}$ (IAEA reference materials USGS-40, USGS-41), в качестве лабораторного стандарта использовали ацетанилид. Аналитическая ошибка определения $\delta^{15}\text{N}$ не превышала $\pm 0,3 \text{ ‰}$.

Статистическую обработку полученных величин $\delta^{15}\text{N}$, N % и абсолютной высоты проводили с использованием соответствующего приложения программы Microsoft Office Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерения соотношения стабильных изотопов углерода $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в ОВ *X. camtschadalis*, выраженное средними величинами $\delta^{15}\text{N}$, а также доля азота (%) в талломах лишайника, собранных на разных абсолютных высотах, показаны в табл. 1.

Средние величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайника *X. camtschadalis* с 13 высотных уровней находятся в интервале от $-6,7$ до $-0,3 \text{ ‰}$, а доля азота в нем – от $0,6$ до $1,3 \text{ ‰}$. Интервал конкретных величин $\delta^{15}\text{N}$ в пробах больше – от $-8,91$ до $4,03 \text{ ‰}$, а доли азота – от $0,51$ до $1,51 \text{ ‰}$. Варьирование значений $\delta^{15}\text{N}$ в пробах с одного высотного уровня только в двух случаях (на высотах 1800 и 2500 м) составляет менее 10 %. В большинстве случаев этот показатель находится в интервале 24–31 %, а на высоте 2650 м коэффициент вариации конкретных величин $\delta^{15}\text{N}$ достигает 1664 %.

Значения коэффициентов корреляции между абсолютной высотой всех мест сбора лишайника и величинами $\delta^{15}\text{N}$ и долей азота в ОВ лишайника очень низкие (табл. 2), что показывает отсутствие зависимости соотно-

шения стабильных изотопов азота от этих параметров в масштабе всего региона, где отобраны слоевища.

Выше отмечена пространственная неоднородность территории нагорья и тот факт, что усредненные для всей территории климатические показатели в значительной степени преобразуются орографией, которая и определяет конкретные характеристики того или иного участка нагорья и, в конечном счете, пестроту почвенного и растительного покровов, а также роль лишайников в сообществах. Образцы *X. camtschadalis* для измерения отобраны из разных районов Хангая – Центрального и Восточного, а также из разных типов травяных сообществ: а) высокогорных лугов, б) низко- и среднегорных петрофитных степей. Одна серия проб (I–V в табл. 1) из общей выборки была из Центрального района Хангая, с разных высот одного склона г. Отгон-Тэнгэр. Если выделить эти пробы отдельно, то получим, что с увеличением абсолютной высоты места отбора слоевищ *X. camtschadalis* на юго-восточном склоне г. Отгон-Тэнгэр четко наблюдается обеднение ОВ лишайника более тяжелым изотопом ^{15}N (коэффициент корреляции = $-0,94$). Коэффициент корреляции доли азота в талломе с высотой около $-0,4$. Соотношение стабильных изотопов в слоевище здесь, вероятно, связано с долей азота в нем (коэффициент корреляции $0,5$). Если дополнить эти пробы еще двумя из Центрального Хангая, но других местоположения и типа растительности (VII и VIII в табл. 1), то в целом для всего этого района коэффициент корреляции между величинами $\delta^{15}\text{N}$ и абсолютной высотой места отбора составил всего $0,01$ (см. табл. 2).

Другая серия проб (VI, IX–XIII в табл. 1) представляет Восточный Хангай. Для этих

Т а б л и ц а 2

Величины коэффициентов корреляции между величинами $\delta^{15}\text{N}$, ‰, долей азота (N, %) в ОВ лишайника *X. camtschadalis* и абсолютной высотой местности (H, м) в региональном и локальном масштабах

Объект	Вся территория		Центральный Хангай		Восточный Хангай		Высокогорные луга		Низко- и среднегорные степи	
	H, м	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	H, м	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	H, м	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	H, м	$\delta^{15}\text{N}$, ‰	H, м	$\delta^{15}\text{N}$, ‰
$\delta^{15}\text{N}$, ‰	-0,3	#	-0,01	#	-0,5	#	-0,6	#	-0,7	#
N, %	-0,2	0,3	-0,2	0,4	-0,8	0,9	-0,1	0,5	-0,3	0,8

проб коэффициент корреляции между величинами $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайника и абсолютной высотой места отбора значимо отрицательный (см. табл. 2).

Из всех проанализированных проб также можно выделить приуроченные к высокогорным лугам (I–VI в табл. 1) и собранные в степных сообществах (VII–XIII в табл. 1). Коэффициенты корреляции между величинами $\delta^{15}\text{N}$ и абсолютной высотой луговых и степных сообществ значимо отрицательные (см. табл. 2).

Таким образом, если точки отбора проб сгруппировать по принадлежности к одному типу растительности, то видна отрицательная зависимость распределения величин $\delta^{15}\text{N}$ от абсолютной высоты места отбора проб, что свидетельствует об обеднении ОВ *X. camtschadalis* тяжелым изотопом ^{15}N с увеличением высоты. Особенно это заметно для серии проб, отобранных на склоне г. Отгон-Тэнгэр, для которых такая зависимость практически прямолинейная (коэффициент корреляции $-0,94$). На склоне этого поднятия градиент составляет около $-0,9\text{‰}$ на 100 м высоты, тогда как в высокогорных лугах в целом этот показатель около $-0,7\text{‰}$, а в низко- и среднегорных степях – около $-0,5\text{‰}$ на 100 м высоты.

Величина $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайника *X. camtschadalis*, вероятно, в той или иной степени зависит от доли азота в слоевище, а значение последней в большинстве случаев не зависит от абсолютной высоты местообитания (см. табл. 2).

В доступных автору источниках данные о высотном распределении величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайников отсутствуют. Аналогичные сведения о $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ сосудистых растений большей частью показывают, что с увеличением абсолютной высоты места отбора проб для измерения соотношения стабильных изотопов азота величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ растений снижаются. Это наблюдали у представителей нескольких семейств сосудистых эпифитов (бромелиевые, папоротникообразные и др.) в горных лесах Мексики [47], у трав из высокогорных лугов в Австрии [48, 49], у различных сосудистых растений Эфиопии, собранных в интервале абсолютных высот от 930 до 4050 м [50]. Однако есть данные о менее однозначной картине распределения величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ сосудистых растений. В горах вбли-

зи Пекина (Китай) растения для измерения $\delta^{15}\text{N}$ собраны на 18 точках в интервале абсолютных высот от 400 до 2300 м [51]. Средние величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ нескольких видов растений, собранных на одном высотном уровне, показали параболический тренд связи с абсолютной высотой места сбора – с 400 до 1350 м эти средние величины $\delta^{15}\text{N}$ с высотой уменьшались, а затем до высоты 2300 м увеличивались. Однако имеющиеся в статье графики, иллюстрирующие эту зависимость отдельно для каждого вида, свидетельствуют, что у ряда видов такой зависимости вовсе нет, у части видов с увеличением абсолютной высоты места произрастания величина $\delta^{15}\text{N}$ повышается, а у других – снижается [51]. В Польше на трансекте между абсолютными высотами от 739 до 1393 м величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ растений до высоты 900 м снижались, затем до 1050 м увеличивались, далее до высоты 1100 м вновь снижались, затем до 1250 м – увеличивались, а затем вновь уменьшались [52]. В упомянутом исследовании в горах Мексики [47] по результатам измерения $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ представителей 98 видов сосудистых эпифитных растений показано, что в интервале абсолютных высот от 720 до 2370 м на шести уровнях связь между средними для каждого высотного уровня величинами $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ всех отобранных растений уровня и абсолютной высотой отсутствует (коэффициент корреляции $0,15$).

Данные о распределении величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ мохообразных в зависимости от абсолютной высоты места произрастания свидетельствуют, что соотношение стабильных изотопов азота в их тканях с высотой увеличивается. Это наблюдали на юго-западе Китая, где величины $\delta^{15}\text{N}$ в молодых и старых тканях мха *Haplocladium microphyllum* повышались с увеличением высоты мест отбора проб – 990 и 3276 м над ур. м. [53]. Правда, нижней точкой была территория города с многочисленным населением, т. е. обогащенная соединениями азота. В Австрии по результатам измерения величин $\delta^{15}\text{N}$ в тканях нескольких видов мхов, собранных с 220 точек, более или менее равномерно распределенных по всей территории страны (2,5 точки на 1000 км²), установили высокозначимую положительную корреляцию между значениями $\delta^{15}\text{N}$ в тканях мхов и абсолютной высо-

той места сбора образцов [54]. Таким образом, у мохообразных, которые, как и лишайники, принадлежат к слоевищным и пойкилогидридным организмам, зависимость величин $\delta^{15}\text{N}$ от абсолютной высоты места произрастания иная, чем у кочующего лишайника *X. camtschadalis* в Хангае.

Полученные данные о распределении величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ кочующего листоватого лишайника *X. camtschadalis* в зависимости от абсолютной высоты места отбора проб в масштабах региона не соответствуют какому-либо из названных вариантов соотношения стабильных изотопов азота в ОВ растений, исключая результаты исследования в горах Мексики, согласно которому средние для каждого высотного уровня величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ всех сосудистых эпифитных растений уровня не зависели от абсолютной высоты места отбора проб [47]. В локальном масштабе (тип растительности, склон одной горы) характер распределения величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ кочующего листоватого лишайника *X. camtschadalis* в зависимости от абсолютной высоты места отбора проб (обеднение тканей ^{15}N) близок к зависимости, установленной для сосудистых растений, когда для установления подобных связей анализировали величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ отдельных конкретных видов растений или видов, представляющих одно семейство [47–50].

Для объяснения полученного в этом исследовании характера распределения величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ кочующего лишайника *X. camtschadalis* из Хангайского нагорья, согласно которому в масштабе всего региона корреляция между величинами $\delta^{15}\text{N}$ и абсолютной высотой места отбора проб не выражена, тогда как в локальном масштабе (низко- и среднегорные степные сообщества, высокогорные луговые сообщества, склон горы Отгон-Тэнгэр) с увеличением абсолютной высоты у представителей этого вида наблюдается обеднение ОВ тяжелым изотопом ^{15}N , несомненно, желательны дополнительные сведения и исследования. К сожалению, пока нет оснований привязать полученные величины к какому-либо конкретным данным о температуре воздуха, количестве осадков и другим параметрам среды в местах отбора проб из-за крайне скудных для территории Монголии наблюдений за показателями среды, не-

обходимыми для объяснения. Полученные в этом исследовании сведения позволяют предполагать, что результаты, полученные на локальном уровне, не всегда совпадают с результатами, характеризующими весь регион в целом. Несомненно, при всей важности сведений о величинах $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ всего сообщества на том или ином высотном уровне для установления зависимостей от абсолютной высоты более ценную информацию представляют данные о значениях $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ конкретных видов, встречающихся на всех высотных уровнях.

Благодарю А. В. Тиунова и К. Б. Гонгальского за измерение $\delta^{15}\text{N}$ и доли азота в пробах лишайника.

ЛИТЕРАТУРА

1. Галимов Э. М. Природа биологического фракционирования изотопов. М.: Наука, 1981. 247 с.
2. Хёфс Й. Геохимия стабильных изотопов. Пер. с англ. М.: Мир, 1983. 200 с.
3. Högborg P. ^{15}N natural abundance in soil-plant systems // *New Phytologist*. 1997. Vol. 137. P. 179–203.
4. Robinson D. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. Vol. 16. P. 153–162.
5. Dawson T. E., Mambelli S., Plamboeck A. H., Temper P. H., Tu K. P. Stable isotopes in plant ecology // *Ann. Rev. of Ecology & Systematics*. 2002. Vol. 33. P. 507–559.
6. Fry B. Stable isotope ecology. Springer Science + Business Media, LLC. 2006. P. 308.
7. Тиунов А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2007. № 4. С. 475–489.
8. Макаров М. И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор) // *Почвоведение*. 2009. № 12. С. 1432–1445.
9. Environmental isotopes in biodegradation and bioremediation / eds C. M. Aelion, P. Höhener, D. Hunkeler, R. Aravena. CRC Press, 2010. 435 p.
10. Lange O. L. Pflanzenleben unter Stress: Flechten als Pioniere der Vegetation an Extremstandorten der Erde. *Rostra Universitatis Wirceburgensis*, 1992. 59 S.
11. Бязров Л. Г., Медведев Л. Н., Чернова Н. М. Лишайниковые консорции в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // *Биогеоэкологические исследования в широколиственно-еловых лесах*. М.: Наука, 1971. С. 252–270.
12. Бязров Л. Г. Группировки лишайников как среда обитания беспозвоночных животных // Тез. докл. Второй Всерос. конф. “Биогеография почв”, посвященной 70-летию со дня рождения чл.-кор. РАН Д. А. Криволуцкого. Москва, 28–30 сентября 2009 г. М., 2009. С. 16.
13. Baur B., Baur A. *Xanthoria parietina* as a food resource and shelter for the land snail *Balea perversa* // *Lichenologist*. 1997. Vol. 29. P. 99–102.

14. Schneider K., Migge S., Norton R. A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // *Soil Biology & Biochemistry*. 2004. Vol. 36. P. 1769–1774.
15. Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L. Feeding guilds in *Collembola* based on nitrogen stable isotope ratios // *Soil Biology & Biochemistry*. 2005. Vol. 37. P. 1718–1725.
16. Huiskes A. H. L., Boschker H. T. S., Lud D., Moerdijk-Poortvliet T.C.W. Stable isotope ratios as a tool for assessing changes in carbon and nutrient sources in Antarctic terrestrial ecosystems // *Plant Ecology*. 2006. Vol. 182. P. 79–86.
17. Bokhorst S., Huiskes A., Convey P., Aerts R. External nutrient inputs into terrestrial ecosystems of the Falkland islands and the maritime Antarctic region // *Polar Biology*. 2007. Vol. 30. P. 1315–1321.
18. Erdmann G., Otte V., Langel R., Scheu S., Maraun M. The trophic structure of bark-living oribatid mite communities analysed with stable isotopes (^{15}N , ^{13}C) indicates strong niche differentiation // *Experimental & Applied Acarology*. 2007. Vol. 41. P. 1–10.
19. Nash T. H. (ed.). *Lichen Biology*. 2nd Edition. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 486 p.
20. Honegger R. Lichen-Forming Fungi and Their Photobionts // *Plant Relationships*. 2nd Edition / *The Mycota*. Berlin Heidelberg: Springer Verlag. 2009. Vol. 5. P. 307–333.
21. Palmqvist K., Dahlman L., Valladares F., Tehler A., Sancho L. G., Mattsson J. E. CO_2 exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones // *Oecologia*. 2002. Vol. 133. P. 295–306.
22. Fogel M. L., Wooller M. J., Cheeseman J., Smallwood B. J., Roberts Q., Romero I., Meyers M.J. Unusually negative nitrogen isotopic compositions ($\delta^{15}\text{N}$) of mangroves and lichens in an oligotrophic, microbially-influenced ecosystem // *Biogeosciences*. 2008. Vol. 5. P. 1693–1704.
23. Kappen L., Valladares F. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs // *Functional Plant Ecology*. 2nd Edition. 2007. P. 7–65.
24. Lange O. L., Green T. G. A., Ziegler H. Water status related photosynthesis and carbon isotope discrimination in species of the lichen genus *Pseudocyphellaria* with green or blue-green photobionts and in photosymbiodemes // *Oecologia*. 1988. Vol. 75. P. 494–501.
25. Ovestedal D. O., Lewis Smith R. I. Lichens of Antarctica and South Georgia: a guide to their identification and ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 411 p.
26. Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 190 с.
27. Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 199 с.
28. Maguas C., Brugnoli E. Spatial variation in carbon-isotope discrimination across the thalli of several lichen species // *Plant, Cell & Environment*. 1996. Vol. 19. P. 437–446.
29. Cuna S., Balas G., Hauer E. Effects of natural environmental factors on $\delta^{13}\text{C}$ of lichens // *Isotopes in Environmental & Health Studies*. 2007. Vol. 43. P. 95–104.
30. Lakatos M., Hartard B., Maguas C. The stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of lichens can be used as tracers of microenvironmental carbon and water sources // *Stable isotopes as indicators of ecological change*. Elsevier Inc. 2007. P. 77–92.
31. Геоморфология Монгольской Народной Республики / отв. ред. Н. А. Флоренсов, С. С. Коржув. М.: Наука, 1982. 260 с.
32. Береснева И. А. Климаты аридной зоны Азии. М.: Наука, 2006. 287 с.
33. Береснева И. А. Климат // *Горная лесостепь Восточного Хангая*. М.: Наука, 1983. С. 32–39.
34. Бязров Л. Г., Ганболд Э., Губанов И. А., Улзийхутаг Н. Флора Хангая. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 191 с.
35. Карамышева З. В., Банзрагч Д. О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // *Растительный и животный мир Монголии*. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. С. 7–26.
36. Бязров Л. Г. Запас массы эпигейных макролишайников в некоторых горно-степных сообществах Хангая (МНР) // *Экология*. 1976. № 2. С. 81–84.
37. Бязров Л. Г. Лишайники в сухих степях Восточного Хангая // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1988. Т. 93, № 6. С. 66–80.
38. Бязров Л. Г. Лишайниковые синузии и структура биогеоценоза // *Журн. общ. биологии*. 1990а. Т. 51. С. 632–641.
39. Бязров Л. Г. Лишайниковые синузии луговой петрофитной степи Восточного Хангая (МНР) // *Ботан. журн.* 1990б. Т. 75. С. 1690–1699.
40. Бязров Л. Г. О номенклатуре пармелии кочующей и запасах этого лишайника в Хангае // *Природные условия и биологические ресурсы МНР*. М.: Наука, 1986. С. 67–68.
41. Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лишеносинузии // *Ботан. журн.* 1989. Т. 74. С. 794–805.
42. Hale M. A monograph of the lichen genus *Xanthoparmelia* (Vainio) Hale (Ascomycotina, Parmeliaceae) // *Smithsonian contributions to botany*. 1990. N 74. P. 1–250.
43. Bargagli R., Iosco F. P., D'Amato M. L. Zonation of trace metal accumulation in three species of epiphytic lichens belonging to the genus *Parmelia* // *Cryptogamie, Bryologie, Lichenologie*. 1987. Vol. 8. P. 331–337.
44. Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
45. Бязров Л. Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. М.: КМК, 2005. 476 с.
46. Мейчик Н. Р., Любимова Е. Г., Ермаков И. П. Ионно-обменные свойства клеточной стенки кустистого лишайника *Cladonia rangiferina* // *Физиология растений*. 2010. Т. 57. С. 273–279.
47. Hietz P., Wanek W., Popp M. Stable isotopic composition of carbon and nitrogen and nitrogen content in vascular epiphytes along an altitudinal transect // *Plant, Cell & Environment*. 1999. Vol. 22. P. 1435–1443.
48. Huber E., Wanek W., Gottfried M., Pauli H., Schweiger P., Arndt S. K., Reiter K., Richter A. Shift in soil-plant nitrogen dynamics of an alpine-nival ecotone // *Plant & Soil*. 2007. Vol. 301. P. 65–76.
49. Männel T. T., Auerswald K., Schnyder H. T. Altitudinal gradients of grassland carbon and nitrogen isotope

- composition are recorded in the hair of grazers // *Global Ecology & Biogeography*. 2007. Vol. 16. P. 583–592.
50. Liu X.-H., Zhao L.-J., Gasaw M., Gao D.-Y., Qin D.-H., Ren J.-W. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of C_3 plants in the Ethiopia Rift Valley and their environmental controls // *Chinese Science Bull.* 2007. Vol. 52. P. 1265–1273.
51. Liu X.-Z., Wang G.-A., Li J.-Z., Wang Q. Nitrogen isotope composition characteristics of modern plants and their variations along an altitudinal gradient in Dongling Mountain in Beijing // *Science China: Earth Sciences*. 2010. Vol. 53. P. 128–140.
52. Skrzypek G., Jezierski P., Szykiewicz A. Preservation of primary stable isotope signatures of peat-forming plants during early decomposition – observation along an altitudinal transect // *Chemical Geology*. 2010. Vol. 273. P. 238–249.
53. Liu X.-Y., Xiao H.-Y., Liu C.-Q., Li Y.-Y., Stable carbon and nitrogen isotopes of the moss *Haplodadium microphyllum* in an urban and a background area (SW China): The role of environmental conditions and atmospheric nitrogen deposition // *Atmospheric Environment*. 2008. Vol. 42. P. 5413–5423.
54. Zechmeister H. G., Richter A., Smidt S., Hohenwaller D., Roder L., Maringer S., Wanek W. Total Nitrogen Content and $\delta^{15}\text{N}$ Signatures in Moss Tissue: Indicative Value for Nitrogen Deposition Patterns and Source Allocation on a Nationwide Scale // *Environmental Science & Technology*. 2008. Vol. 42. P. 8661–8667.

Stable Nitrogen Isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) in the Thallii of Arid Vagrant Lichen *Xanthoparmelia camtschadalis* Across the Altitudinal Gradient in the Khangai Plateau, Mongolia

L. G. BIAZROV

*A. N. Severtsov Institute of Ecology & Evolution RAS
119071, Moscow, Leninsky ave., 33
E-mail: lev.biazrov@rambler.ru*

Stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) were measured in the organic matter (OM) of the thallii of vagrant lichen *Xanthoparmelia camtschadalis* collected across the altitudinal gradient, from 1550 to 3250 m a.s.l. in the steppe and highland meadows in the Khangai Plateau, Mongolia. On the regional scale (all sites), a correlation between $\delta^{15}\text{N}$ values and the altitude range is absent. However, in the steppes at low and medium altitudes (Eastern Khangai) OM is depleted in ^{15}N with increasing altitude from 1550 to 2300 m a.s.l. Also in the highland meadows of Central Khangai, OM is depleted in ^{15}N with increasing altitude. According to our own data, the results obtained at a local scale do not always correspond to those on the regional scale.

Key words: vagrant lichens, *Xanthoparmelia camtschadalis*, stable isotopes, nitrogen-15, fractionation, local scale, regional scale, altitude, mountain steppes, high mountain meadows, Khangai plateau, Mongolia.