

УДК 574:539:582.29:581.1

**ВЕЛИЧИНЫ СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ УГЛЕРОДА ($\delta^{13}\text{C}$) В
ТАЛЛОМАХ АРИДНОГО КОЧУЮЩЕГО ЛИШАЙНИКА
XANTHOPARMELIA CAMTSCHADALIS В ВЫСОТОНМ ГРАДИЕНТЕ
ХАНГАЙСКОГО НАГОРЬЯ**

© 2012 Л.Г. Бязров

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

Поступила 10.11.2010

Определены величины $\delta^{13}\text{C}$ в органическом веществе (ОВ) талломов аридного кочующего лишайника *Xanthoparmelia camtschadalis*, собранных на разных высотах (1550-3250 м н.у.м.) в степных и высокогорнолуговых сообществах Хангайского нагорья (Монголия). В низко- и среднегорных степных сообществах Восточного Хангая в интервале абсолютных высот 1550-2300 м с увеличением абсолютной высоты наблюдается обогащение ОВ лишайника тяжелым изотопом ^{13}C . В высокогорных луговых сообществах Центрального Хангая, т.е. с высот более 2300 м, с увеличением абсолютной высоты у представителей этого вида отмечено обеднение ОВ тяжелым изотопом ^{13}C . Представленные данные дают основания предполагать, что результаты, полученные на локальном уровне, не всегда совпадают с результатами, характеризующие весь регион в целом. Вероятно, популяции *X. camtschadalis*, сформировавшиеся в низко- и среднегорных сухих степях, на почвах без многолетней мерзлоты, имеют иной тип дискриминации углерода в сравнении с популяциями, формирование которых происходило в условиях высокогорных лугов на многолетнемерзлых породах.

Ключевые слова: кочующие лишайники, *Xanthoparmelia camtschadalis*, стабильные изотопы, углерод-13, фракционирование, дискриминация, локальный масштаб, региональный масштаб, горные степи, высокогорные луга, многолетнемерзлые породы, Хангайское нагорье, Монголия.

Изучение фракционирования, т.е. изменения соотношения стабильных изотопов в ходе метаболических процессов, в последние три десятилетия все более интенсивно используется в исследованиях экологии грибов, растений, животных, микроорганизмов, почвенных процессов (Dawson et al., 2002; Иванов и др., 2007; Тиунов. 2007; Моргун и др., 2008; Environmental isotopes..., 2010; Turner et al., 2010). В статье о стабильных изотопах углерода в слоевищах boreального лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (Бязров, 2011), на основе обобщения уже названных и других публикаций (Галимов, 1981; Yakir, Sternberg, 2000) приведено детальное обоснование использования соотношения стабильных изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) в экологических и других исследованиях, показаны особенности лишайников как объектов подобного изучения (Park, Epstein, 1960; Lange et al., 1988; Lange, 1992; Palmqvist et al., 1998; Batts et al., 2004; Kappen, Valldares, 2007; Lakatos et al., 2007, 2009; Honegger, 2009). Анализ указанных публикаций позволил заключить, что содержание ^{13}C в органическом веществе (ОВ) лишайника в природе определяется содержанием ^{13}C в источнике углерода, изотопными эффектами, связанными с особенностями фотобиона (зеленая водоросль, цианобактерия), наличием у фотобиона CO₂-концентрирующего механизма, метаболизмом и биосинтезом, и конечным бюджетом углерода в клетке. В оптимальных для организма условиях наблюдается дискриминация поглощения ^{13}C , а при ухудшении условий происходит обогащение этим изотопом, как за счет угнетения

фотосинтеза, так и за счет усиления дыхания (Shomer-Ilani et al., 1979; Бязров, 2011). Медленный рост, принадлежность лишайников к пойкилогидридным организмам, широкие географические и экологические спектры ряда видов дают основание полагать, что некоторые виды лишайников - удобный объект для изучения зависимости процессов метаболизма углерода в локальном, региональном и глобальном масштабах, поскольку ОВ лишайника интегрирует в себе влияние 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 зависит температура воздуха и субстрата, количество осадков, давление воздуха, спектр солнечного света и другие параметры (Vonarburg, 1993). Измерения соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в ОВ сосудистых растений показали зависимость величины $\delta^{13}\text{C}$ от абсолютной высоты местообитания растений (Chen et al., 2010; Tieszen et al., 1979). Однако в упомянутых и других исследованиях на каждом высотном уровне соотношение изотопов измеряли в представителях нескольких видов растений, сквозные для всех высот виды отсутствовали, и значения $\delta^{13}\text{C}$ в тканях растений для каждого высотного уровня представляют среднюю величину для нескольких видов, состав которых на разных высотах был неодинаков. Среди лишайников достаточно много видов, встречающихся в широком интервале абсолютных высот (Голубкова, 1983). Соответственно, использование таких видов для измерения соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в ОВ позволили бы получить сведения об особенностях метаболических процессов на разных абсолютных высотах у представителей видов, а не сообществ. Целью исследования было установить соотношение стабильных изотопов углерода в ОВ лишайника, представляющего иную, нежели *H. physodes*, жизненную форму и аридные биотопы той же горной территории.

Материалы и методы

Соотношение стабильных изотопов ^{12}C и ^{13}C измеряли в образцах *Xanthoparmelia camtschadalensis* (Ach.) Hale из гербария лишайников Лаборатории радиоэкологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации ИПЭЭ РАН. Материал был 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 (Maguas, Brugnoli, 1996; Cuna et al., 2007; Бязров и др., 2010; Бязров, 2011), поскольку лишайники лишены структур, регулирующих водообмен слоевища со средой и в воздушно-сухом состоянии они латентны, т.е. в этот период в их талломах практически отсутствуют метаболические процессы. (Kappen, Valldares, 2007). Однако увлажненные слоевища даже после длительного (десятка лет) пребывания их в сухом состоянии восстанавливали фотосинтез и дыхание (Lange, 1992)..

Нагорье расположено в центре западной части Монголии, южный макросклон которого переходит в пустынные степи и пустыню Гоби. Крайние западная и восточные 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, высота большинства которых составляет 2000-3500 м н.у.м., и межгорных долин различной ширины, абсолютная высота которых более 1000 м н.у.м. (Геоморфология..., 1982). Максимальная высота главного магистрального хребта нагорья, являющегося частью мирового водораздела, отмечена в горном массиве Отгон-Хайрхан-нур, на главной вершине которого горе Отгон-Тэнгэр (3905 м н.у.м.) примерно с высоты 3500 м и летом многие десятилетия сохранялся глубокий слой снега.

Положение нагорья в центре мощного азиатского антициклона определяет резко континентальный климат территории. Амплитуда средних температур воздуха между январем и июлем здесь достигает $32\text{-}43^{\circ}\text{C}$, также велики амплитуды 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 (Береснева, 2006). 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, в конечном счете, пестроту почвенного и растительного покровов (Бязров и др., 1989; Береснева, 2006). Об этом свидетельствует и установленный И.А. Бересневой (1983) в этом нагорье термический феномен, который проявляется в том, что между пьедесталами нагорья и его холодными вершинами зимой располагается теплый инверсионный слой шириной 500–700 м по вертикали, где температура воздуха на 5–10° С выше зональных. В Хангае на фоне зональных смен (полупустыни, степи, леса) можно проследить самые разнообразные формы проявления вертикальной поясности. Соответственно, по особенностям сочетания зональности и поясности территорию нагорья разделяют на 6 районов: северный, западный, центральный, северо-восточный, восточный и южный (Карамышева, Банзрагч, 1977). В целом по площади преобладают травяные сообщества (степи, луга), в которых определенную роль, иногда заметную, играют лишайники (Бязров, 1976, 1988, 1990).

Таблица 1. Места сбора слоевищ *Xanthoparmelia camtschadalais* на разных абсолютных высотах (Н, м) в травяных сообществах Хангайского нагорья (Монголия) и средние ($M \pm SE$, $n=4$) величины $\delta^{13}\text{C}$, ‰ и C, % в ОВ талломов *X. Camtschadalais*. **Table 1.** The collecting places of the thallii lichen *Xanthoparmelia camtschadalais* marked at a different elevation (H, m) in grass communities of Khangai plateau (Mongolia) and $\delta^{13}\text{C}$, ‰ и C, % averages measured in its thallus.

№	Н, м	Местонахождение	Сообщество, дата сбора, № гербарного образца	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	C, %
I	3250	Центральный Хангай, Дзабханский аймак, сомон Отгон, гора Отгон-Тэнгэр, юго-восточный склон, 47°35' с.ш. и 97°32' в.д.	Коброзиевый [Kobresia sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.] луг. На почве. 13.07.1976. № 7291	-24.1±0.4	42.7±1.0
II	3100	Там же	Коброзиевый (<i>K. sibirica</i>) луг. На почве. 13.07.1976. № 7094	-22.2±0.5	42.2±0.2
III	3000	Там же	Коброзиевый луг (<i>K. sibirica</i>) с осыпями камней. На почве. 13.07.1976. № 7093	-22.6±0.7	41.4±0.5
IV	2800	Там же	Осоково-коброзиевый (<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	-22.3±0.4	33.1±1.1
V	2650	Там же	Коброзиевый луг (<i>K. sibirica</i>). На почве. 12.07.1976. № 7091	-21.0±0.8	40.8±1.0
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.	Коброзиевый луг (<i>K. sibirica</i>). На почве. 22.06.1977. № 7298.	-21.8±0.7	39.3±0.8
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.	-21.5±0.5	41.2±0.4

VIII	2170	Центральный Хангай, Дзабханский аймак, сомон Яру, 11 км на ССЗ от Яру, южный склон, крутизна 3°. 48°15' с.ш. и 96°45' в.д.	Петрофитная степь (<i>F. lenensis</i>). На почве. 26.06.1978. № 7099.	-21.5±0.3	41.7±0.7
IX	1960	Центральный Хангай, Дзабханский аймак, сомон Нуурэг. Гребень местного хребта. 48°52' с.ш. и 96°55' в.д.	Петрофитная степь (<i>F. lenensis, Stipa krylovii Roshev.</i>). На почве. 04.07.1976. № 7083.	-21.6±0.3	41.6±0.7
X	1800	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, 5 км от Тэвшрулэха на юг по лошине, южный склон местного хребта. 47°19' с.ш. и 102°06' в.д.	Петрофитноразнотравная (<i>F. lenensis, S. krylovii, Oxytropis filiformis DC., Androsace incana Lam.</i>) степь. На почве. 29.07.1973. № 898.	-22.5±0.4	36.8±1.9
XI	1700	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, 15 км от Тэвшрулэха на север, 2,5 км на запад от горы Обот, вершина сопки. 47°26' в.д. и 102°01' в.д.	Петрофитная (<i>F. lenensis, S. krylovii</i>) степь. На почве. 10.07.1980. № 4386.	-24.4±0.5	41.3±1.3
XII	1600	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, 16 км от Тэвшрулэха на С, гребень увала с общим уклоном на ЮВ 1-2°. 47°29' с.ш. и 102°06' в.д.	Петрофитноразнотравная (<i>F. lenensis, S. krylovii, O. filiformis, A. incana</i>) степь. На почве. 03.08.1978. № 6053.	-24.4±0.3	41.3±0.7
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, Poa attenuata Trin.</i>) степь. На почве. 27.07.1977. № 7294.	-24.4±0.1	41.3±0.8

Объектами измерения были талломы кочующего лихенизированного гриба *Xanthoparmelia camtschadalais* (Ach.) Hale [= *Parmelia vegans* Nyl.]. Вид принадлежит к жизненной форме эпигенных свободноживущих листоватых рассеченнолопастных лишайников (Голубкова, Бязров, 1989). Этот вид является хлоролишайником, т.е. в качестве фотосинтезирующего бионта в его талломах представлена зеленая водоросль рода *Trebouxia*. Слоевища у него плотные, 3-7 см в диаметре, матовые до светло желтоватых, разделены на лопасти 1,3-3 мм ширины. Наличие этого аридного фотофильного лишайника зафиксировано на почве в травяных сообществах Европы, Азии, запада Северной Америки (Hale, 1990). Он встречается на всей территории Монголии, а в Хангайском нагорье в степях и лугах низко-, средне- и высокогорного поясов (Бязров и др., 1989). Запас массы этого лишайника в травяных сообществах Хангаля составлял от 25 до 1010 кг/га (Бязров, 1986).

Для измерения из гербарного материала были отобраны слоевища, собранные на почве в луговых и степных сообществах Центрального и Восточного Хангая на абсолютных высотах от 1550 до 3250 м (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.

Методика отбора проб для определения соотношения стабильных изотопов ^{12}C и ^{13}C , а также процедуры их подготовки, использованный инструментарий аналогичны описанным в уже упоминавшейся публикации (Бязров, 2011). Статистическую обработку полученных величин $\delta^{13}\text{C}$ проводили с использованием соответствующего приложения программы Microsoft Office Excel 2003 для уровня значимости $p=0,05$.

Результаты и обсуждение

Результаты измерения соотношения стабильных изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в ОВ *X. camtschadalis*, выраженное средними величинами $\delta^{13}\text{C}$, а также доля углерода (%) в талломах лишайника, собранных на разных абсолютных высотах, показаны в таблице 1. Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ лишайника *X. camtschadalis* с 13 высотных уровнями находятся в интервале от -24,4 до -21,0‰, а доля углерода в нем – от 33,1 до 42,7%.

Величина коэффициента корреляции между абсолютной высотой всех мест сбора лишайника и величинами $\delta^{13}\text{C}$ и долей углерода в ОВ лишайника очень низкие (табл. 2), что показывает отсутствие связи соотношения стабильных изотопов углерода с этими параметрами в масштабе всего региона, где были отобраны слоевища. Выше отмечалось пространственная неоднородность территории нагорья и 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 и роль лишайников в сообществах. Образцы *X. camtschadalis* для измерения были отобраны из отличающихся друг от друга районов Хангая – Центрального и Восточного, а также из разных типов травяных сообществ: а) высокогорных лугов и б) низко- и среднегорных петрофитных степей. Одна серия проб из общей выборки (I-V в табл. 1) была взята из Центрального района Хангая с разных высот одного склона г. Отгон-Тэнгэр. Если выделить эти пробы отдельно, то с увеличением абсолютной высоты места отбора слоевищ *X. camtschadalis* на юго-восточном склоне г. Отгон-Тэнгэр наблюдается четкое снижение доли более тяжелого изотопа ^{13}C в ОВ лишайника (коэффициент корреляции = -0,9). Можно отметить тенденцию увеличения с высотой доли углерода в талломе (коэффициент корреляции = 0,5). Однако соотношение стабильных изотопов в слоевище не связано с долей углерода в нем (коэффициент корреляции = 0,2). Если дополнить эти пробы еще двумя из Центрального Хангая, но другого местоположения (VII и VIII в табл. 1), то в целом для всего этого района коэффициент корреляции между величинами $\delta^{13}\text{C}$ и абсолютной высотой места отбора составляет -0,8 (табл. 2).

Таблица 2. Величины коэффициентов корреляции между $\delta^{13}\text{C}$, ‰, долей углерода (С, %) в ОВ лишайника *X. camtschadalis* и абсолютной высотой местности (Н, м) в региональном и локальном масштабах. **Table 2.** The coefficients of correlation between $\delta^{13}\text{C}$, ‰, carbon fraction (С, %) in the organic matter of the lichen *X. camtschadalis* and areas' absolute elevation (Н, m) in the regional and local scales.

Объект	Вся территория		Центральный Хангай		Восточный Хангай		Высокогорные луга		Горные степи	
	Н, м	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	Н, м	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	Н, м	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	Н, м	$\delta^{13}\text{C}$, ‰	Н, м	$\delta^{13}\text{C}$, ‰
Параметр	0.3	#	-0.8	#	0.8	#	-0.8	#	0.9	#
$\delta^{13}\text{C}$, ‰	0.3	#	-0.8	#	0.8	#	-0.8	#	0.9	#
C, %	0.01	-0.2	0.5	0.2	-0.3	-0.4	0.4	0.2	0.2	-0.03

Другая серия проб (VI, IX-XIII в табл. 1) представляет Восточный Хангай. Для этих проб коэффициент корреляции между величинами $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ лишайника и абсолютной высотой места отбора значительно положительный (табл. 2).

Из всех проанализированных проб также можно выделить те, которые приурочены к высокогорным лугам (I-VI в табл. 1), и образцы, собранные в степных сообществах (VII-XIII в табл. 1). Коэффициент корреляции между величинами $\delta^{13}\text{C}$ и абсолютной высотой луговых сообществ значительно отрицательный, а для степных сообществ значение этого коэффициента значительно положительное (табл. 2).

Таким образом, если точки отбора проб сгруппировать либо по принадлежности к одному типу растительности, либо по приуроченности к районам Хангая, что в нашем случае практически совпадает, то наблюдается близкая к прямолинейной зависимость распределения величин $\delta^{13}\text{C}$ от абсолютной высоты места отбора проб. Только в луговых сообществах и в Центральном Хангае, т.е. с высот более 2300 м эта зависимость отрицательная, что свидетельствует об обеднении ОВ *X. camtschadalis* тяжелым изотопом ^{13}C с увеличением высоты, а в степных сообществах в интервале абсолютных высот 1550–2300 м связь положительная, т.е. с увеличением абсолютной высоты происходит обогащение ОВ этим изотопом. В первом случае градиент составляет около -0.5‰ на 100 м высоты, а во втором – примерно 0.3‰. Величина $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ лишайника не зависит от доли углерода в слоевище, а значение последней не зависит от абсолютной высоты местообитания (табл. 2). Следует отметить, что эти два высотных уровня отличаются по геокриологическим условиям – в нижнем многолетнемерзлые породы представлены спорадически, а в конкретных местах отбора проб в степных сообществах они вообще отсутствовали, тогда как верхний высотный уровень с высокогорными лугами относят к поясу сплошного распространения многолетнемерзлых пород, которые летом протаивали до глубины 20–30 см (Чигир, 1983).

Доступные данные о высотном распределении величин $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ лишайников немногочисленны. В том же Хангайском нагорье характер распределение $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ лесного эпифита *Hypogymnia physodes* напоминает поведение этого показателя в ОВ *X. camtschadalis* – в интервале абсолютных высот 1250–1700 м с увеличением высоты происходит обогащение ОВ лишайника тяжелым изотопом ^{13}C , а в интервале высот 1880–2400 м с увеличением абсолютной высоты у представителей этого вида наблюдается обеднение ОВ тяжелым изотопом ^{13}C (Бязров, 2011).. При этом у *H. physodes* наблюдается отрицательная корреляция величин $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ от содержания углерода в слоевище, тогда как у *X. camtschadalis* такая зависимость не выявлена

В Австралии по данным измерений соотношения стабильных изотопов углерода в слоевищах кустистого напочвенного лишайника *Cladonia aggregata*, собранных в 36 пунктах как в городе Сидней, так и на удалении от него на 213 км в высотном интервале от 5 до 1100 м н.у.м. зависимость между абсолютной высотой мест отбора проб и величиной $\delta^{13}\text{C}$ оказалась слабой – коэффициент корреляции 0.45 (Batts et al., 2004). Однако если из всех этих точек выделить шесть компактно расположенных в 74–142 км к северу от Сиднея, вне загрязняющего воздействия на среду этого мегаполиса, в интервале высот 10–220 м н.у.м., то коэффициент корреляции между величинами $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ *C. aggregata* и абсолютной высотой места отбора проб для этих шести точек будет значимо высоким (0.7), т.е. с увеличением высоты происходило обогащение ОВ лишайника тяжелым изотопом ^{13}C . А в Восточных Карпатах (Румыния) по данным рис. 4 в статье S. Cuna et al. (2007, с. 101) я определил, что в интервале высот 1000–1550 м н.у.м. коэффициент корреляции между величиной $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ эпифитного лишайника *H. physodes* и абсолютной высотой равен 0.9, а для другого эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* этот показатель равен 0.8.

Аналогичные данные для ОВ сосудистых растений можно сгруппировать в три категории:

1. С увеличением абсолютной высоты места отбора проб для измерения соотношения стабильных изотопов углерода величины $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ растений снижаются, т.е. наблюдали дискриминацию изотопа ^{13}C (Ц. Ф. И., Янг, 2007; Tieszen et al., 1979).

2. С увеличением абсолютной высоты места отбора проб для измерения соотношения стабильных изотопов углерода величины $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ растений повышаются, т.е. наблюдали обогащение материала изотопом ^{13}C (Hultine, Marshall, 2000; Liu et al., 2008; Qiang et al., 2003).

3. С увеличением абсолютной высоты места отбора проб для измерения соотношения стабильных изотопов углерода величины $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ растений сначала снижаются, а затем повышаются (Chen et al., 2010; Li et al., 2009).

Полученные для Хангая данные о распределении величины $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ кочующего листоватого лишайника *X. camtschadalis* в зависимости от абсолютной высоты места отбора проб в масштабах региона не соответствуют какому-либо из этих трех вариантов соотношения стабильных изотопов углерода в ОВ растений. Только, вероятно, следует учитывать, что все высотные уровни Хангайского нагорья представляет один вид *X. camtschadalis*, тогда как в большинстве упомянутых исследований основной целью было установление C3 и C4 растений в сообществах. На каждом высотном уровне соотношение изотопов измеряли в представителях нескольких видов растений, сквозные для всех высот виды отсутствовали, и значения $\delta^{13}\text{C}$ в тканях растений для каждого высотного уровня представляют среднюю величину для нескольких видов, состав которых на разных высотах был неодинаков.

Заключение

Для объяснения характера полученного в этом исследовании распределения величин $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ кочующего лишайника *X. camtschadalis* из Хангайского нагорья, согласно которому в среднегорных степных сообществах Восточного Хангая в интервале абсолютных высот 1550–2300 м с увеличением абсолютной высоты происходит обогащение тканей лишайника тяжелым изотопом ^{13}C , а в высокогорных луговых сообществах Центрального Хангая, т.е. с высот более 2300 м, с увеличением абсолютной высоты у представителей этого вида наблюдается обеднение ОВ тяжелым изотопом ^{13}C , несомненно, желательны дополнительные сведения. К сожалению, нет возможности привязать полученные данные к каким-либо конкретным сведениям о температуре воздуха, количеству осадков и другим параметрам среды в местах отбора проб из-за крайне редкой сети метеостанций на территории Монголии. Имеются основания предполагать, что распределение величин $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ лишайника скорее связано с особенностями функционирования организмов на локальном уровне, и, соответственно, отражает пространственную неоднородность всего региона в целом. Об этом свидетельствуют и упоминавшиеся данные из Австралии (Batts et al., 2004). Вероятно, популяции *X. camtschadalis*, сформировавшиеся в низко- и среднегорных сухих степях Хангайского нагорья, на почвах без многолетней мерзлоты, имеют иной тип дискриминации углерода в сравнении с популяциями, формирование которых происходило в условиях влажных высокогорных лугов на многолетнемерзлых породах. Возможно, характер высотного распределения величин $\delta^{13}\text{C}$ в ОВ *X. camtschadalis* из Хангайского нагорья связан и с упоминавшимся термическим феноменом, установленным в Хангае И.А. Бересневой (1983), который проявляется в том, что между пьедесталами нагорья и его холодными вершинами зимой располагается теплый инверсионный слой шириной 500–700 м по вертикали, где температура воздуха на 5–10°С выше зональных. Именно в этом слое расположены участки низко- и среднегорных степей.

Благодарности. Измерение величин $\delta^{13}\text{C}$ и С в пробах лишайника при содействии К.Б. Гонгальского бескорыстно провел А.В. Тиунов, за что я им глубоко признателен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Береснева И.А. 1983. Климат // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука. С. 32-39.
 Береснева И.А. 2006. Климаты аридной зоны Азии. М.: Наука. 287 с.
 Бязров Л.Г. 1976. Запас массы эпигейных макролишайников в некоторых горно-степных сообществах Хангая (МНР) // Экология. № 2. С. 81-84.
 Бязров Л.Г. 1986. О номенклатуре пармелии кочующей и запасах этого лишайника в Хангае // Природные условия и биологические ресурсы МНР. М.: Наука. С. 67-68.
 Бязров Л.Г. 1988. Лишайники в сухих степях Восточного Хангая // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. Т.93. № 6. С. 66-80.

- Бязров Л.Г. 1990. Лишайниковые синузии и структура биогеоценоза // Журнал общей биологии. Т. 51. №5. С. 632-641.
- Бязров Л.Г. 2011. Стабильные изотопы углерода ($\delta^{13}\text{C}$) в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* в высотном градиенте Хангайского нагорья (Монголия) // Ботанический журнал. Т. 96. № 4. С. 481-493.
- Бязров Л.Г., Ганболд Э., Губанов И.А., Улзийхутаг Н. 1989. Флора Хангая. Л.: Наука. 191 с.
- Бязров Л.Г., Гонгальский К.Б., Пельгунова Л.А., Тиунов А.В. 2010. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) талломов лишайников в лесах вблизи Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. Т. 50. №1. С. 98-105.
- Галимов Э.М. 1981. Природа биологического фракционирования изотопов. М.: Наука. 247 с.
- Геоморфология Монгольской Народной Республики. 1982. М.: Наука. 260 с.
- Голубкова Н.С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука. 248 с.
- Голубкова Н.С., Бязров Л.Г. 1989. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии // Ботанический журнал. Т. 74. № 6. С. 794-805.
- Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Циглер Х., Дайгеле К., Гунин П.Д., Пьянков В.И. 2007. Влияние межвидовой конкуренции на функциональные свойства растений в горно-степных сообществах Гоби // Экология. № 3. С. 172-177.
- Карамышева З.В., Банзрагч Д. 1977. О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука. С. 7-26.
- Моргун Е.Г., Ковда И.В., Рысков Я.Г., Олейник С.А. 2008. Возможности и проблемы использования методов геохимии стабильных изотопов углерода в почвенных исследованиях (обзор литературы) // Почвоведение. № 3. С. 299-310.
- Тиунов А.В. 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Серия биологическая. № 4. С. 475-489.
- Ц.Ф. И., Янг И.Ц. 2007. Влияние имитации глобального потепления на величину $\Delta^{13}\text{C}$ у семи видов растений, произрастающих на альпийских лугах Тибета // Физиология растений. Т. 54. № 6. С. 828-832.
- Чигир В.Г. 1983. Геокриологические условия (криогенез) // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука. С. 39-51.
- Batts J.E., Calder L.J., Batts B.D. 2004. Utilizing stable isotopes abundances of lichens to monitor environmental change // Chemical Geology. Vol. 204. P. 345-368.
- Chen P.-N., Wang G.-A., Han J.-M., Liu X.-J., Liu M. 2010. $\delta^{13}\text{C}$ difference between plants and soil organic matter along the eastern slope of Mount Gongga // Chinese Science Bulletin. Vol. 55. P. 55-62.
- Cuna S., Balas G., Hauer E. 2007. Effects of natural environmental factors on $\delta^{13}\text{C}$ of lichens // Isotopes in Environmental & Health Studies. Vol. 43. P. 95-104.
- Dawson T.E., Mambelli S., Plamboeck A.H., Temper P.H., Tu K.P. 2002. Stable isotopes in plant ecology // Annual Review Ecol. Syst. Vol. 33. P. 507-559.
- Environmental Isotopes in Biodegradation and Bioremediation. 2010. CRC Press (Taylor and Francis Group), Boca Raton, 450 p.
- Hale M. 1990. A monograph of the lichen genus *Xanthoparmelia* (Vainio) Hale (Ascomycotina, Parmeliaceae) // Smithsonian contributions to botany. No 74. 250 p.
- Honegger R. 2009. Lichen-forming fungi and their photobionts // Plant Relationships. 2nd Edition. The Mycota. Springer Verlag: Berlin Heidelberg. Vol. 5. P. 307-333.
- Hultine K.P., Marshall J.D. 2000. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition // Oecologia. Vol. 123. P. 32-40.
- Kappen L., Valladares F. 2007. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs // Functional Plant Ecology. CRC Press. P. 7-65.
- Lakatos M., Hartard B., Maguas C. 2007. 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. P. 77-92.
- Lakatos M., Hartard B., Maguas C. 2009. Okologie und Physiologie Borken bewohnender Flechten // Okologische Rolle der Flechten. Munchen. S. 129-141.
- Lange O. L. 1992. Pflanzenleben unter Stress: Flechten als Pioniere der Vegetation an Extremstandorten der Erde. Rostra Universitatis Wirceburgensis. 59 S.
- Lange O. L., Green T.G.A., Ziegler H. 1988. 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. Vol. 75. P. 494-501.

- Li C.-Y., Wu C.-C., Duan B.-L., Korpelainen H., Luukkanen O. 2009. Age-related nutrient content and carbon isotope composition in the leaves and branches of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient // Trees. Vol. 23. P. 1109-1121.
- Liu X.-Y., Xiao H.-Y., Liu C.-Q., Li Y.-Y., Xiao H.-W. 2008. Stable carbon and nitrogen isotopes of the moss *Haplolygonum microphyllum* in an urban and a background area (SW China): The role of environmental conditions and atmospheric nitrogen deposition // Atmospheric Environment. Vol. 42, P. 5413-5423.
- Maguas C., Brugnoli E. 1996. Spatial variation in carbon-isotope discrimination across the thalli of several lichen species // Plant, Cell & Environment. Vol. 19. P. 437-446.
- Palmqvist K., Campbell D., Ekblad A., Johansson H. 1998. Photosynthetic capacity in relation to nitrogen content and its partitioning in lichens with different photobionts // Plant, Cell & Environment. Vol. 21. P. 361-372.
- Park R., Epstein S. 1960. Carbon isotope fractionation during photosynthesis // Geochimica et Cosmochimica Acta. Vol. 21. P. 110-126.
- Qiang W.-Y., Wang X.-L., Chen T., Feng H.-Y., An L.-Z., He Y.-Q., Wang G. 2003. Variation of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian mountains // Trees. Vol. 17. P. 258-262.
- Shomer-Ilan A., Nissenbaum A., Galun M., Waisel Y. 1979. Effect of water regime on carbon isotope composition of lichens // Plant Physiology. Vol. 63. P. 201-205.
- Tieszen L. L., Senyimba M. M., Imbamba S.K., Troughton J.H. 1979. The distribution of C3 and C4 grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya // Oecologia. Vol. 37. P. 337-350.
- Turner T.F., Collyer M.L., Krabbenhoft T.J. 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies // Ecology. Vol. 91. P. 2227-2233.
- Vonarburg C. 1993. Das Mikroklima an Standorten epiphytischer Flechten. Immissionsökologische Untersuchungen entlang eines Huhengradienten in den Zentralschweizer Voralpen // Vereffentlichungen aus dem Natur-Museum Luzern. Bd. 5. S. 1-122.
- Yakir D., Sternberg L.S.L. 2000. The use of stable isotopes to study ecosystem gas exchange // Oecologia. Vol. 123. P. 297-311.

VALUES OF CARBON STABLE ISOTOPES ($\delta^{13}\text{C}$) IN THE THALLII OF ARID VAGRANT LICHEN *XANTHOPARMELIA CAMTSCHADALIS* ACROSS AN ALTITUDINAL GRADIENT IN KHANGAI PLATEAU

© 2012. L.G. Biazrov

*A.N. Severtsov Institute of Ecology & Evolution, Russian Academy of Sciences
Russia, 119071 Moscow, Leninsky prosp., 33. E-mail: lev.biazrov@rambler.ru*

Carbon stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) are measured in organic matter (OM) of the thallii of an arid vagrant lichen *Xanthoparmelia camtschadalis* collected across an altitudinal gradient, from 1550 to 3250 m a.s.l. in the steppe and highland meadows in Khangai Plateau, Mongolia. In Eastern Khangai, in the steppes at low and medium altitudes, OM is enriched in ^{13}C with the increasing altitude from 1550 to 2300 m a.s.l. In the highland meadows of Central Khangai, OM is depleted in ^{13}C with the increasing altitude. According to own data, the results obtained at a local scale do not always correspond with those on a regional scale. Probably, the populations of *X. camtschadalis* growing in the steppes at low and medium altitudes without permafrost, have another carbon discrimination as compared to those formed at the highland meadows on permafrost soils.

Keywords: vagrant lichens, *Xanthoparmelia camtschadalis*, stable isotopes, carbon-13, fractionation, discrimination, local scale, regional scale, altitude, mountain steppes, high mountain meadows, permafrost, Khangai plateau, Mongolia.