

УДК 630*181:581*192

ВЗАИМОСВЯЗИ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ, ТАНИНОВ, ЛИГНИНА, АЗОТА И УГЛЕРОДА В РАСТЕНИЯХ ЕЛЬНИКОВ КУСТАРНИЧКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ¹

© 2023 г. Н. А. Артемкина*

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН,
мкр-н Академгородок, д. 14а, Апатиты, Мурманская обл., 184200 Россия

*E-mail: n.artemkina@ksc.ru

Поступила в редакцию 15.11.2021 г.

После доработки 17.01.2022 г.

Принята к публикации 06.04.2022 г.

Анализировали стареющие (оппадающие) органы (листья/хвоя) следующих растений: ель сибирская (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin), береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), водяника гермафродитная (*Empetrum hermaphroditum* Hager.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), политрихум (*Polytrichum* spp.), дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. & Graebn. (*Cornus suecica* L.)), овсик извилистый (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.). Установили значительное варьирование химического состава (содержание лигнина, фенольных соединений, танинов, азота и углерода, а также стехиометрические отношения “C/N”, “лигнин/N”, “лигнин/целлюлоза”) среди растений северотаежных лесов на межвидовом уровне. Поступление вторичных метаболитов с опадом зависит от видового состава растительных сообществ и вклада различных видов растений в состав растительного покрова. На внутривидовом уровне (для ели сибирской, произрастающей в различных положениях ландшафта ельников кустарничково-зеленомошных (автоморфный, транзитный и аккумулятивный ландшафты)) определили повышение содержания растворимых танинов ($p < 0.05$) в хвое ели в автоморфной позиции ландшафта. Изучены некоторые взаимосвязи между вторичными метаболитами, азотом и углеродом в составе стареющих фотосинтезирующих органах доминирующих различных видов растений в северотаежных ельниках кустарничково-зеленомошных.

Ключевые слова: фенольные соединения, лигнин, танины, азот, углерод, северотаежные леса, внутривидовое изменение, межвидовое изменение.

DOI: 10.31857/S0024114823010047, EDN: NGJMDA

Вторичные метаболиты, в том числе фенольные соединения вносят значительный вклад во взаимодействие растений с окружающей средой (Cheynier et al., 2013). Ранее мы установили, что мозаика растительности в лесных биогеоценозах определяет пространственную гетерогенность состава верхних органогенных горизонтов почв, формирующихся из опада доминирующих растений разного качества. Поступления элементов питания (C, N) и вторичных метаболитов (фенольных соединений, танинов и лигнина) с опадом зависят от видового состава растительных сообществ и вклада различных видов растений в состав растительного покрова (Артемкина и др., 2018а, 2018б; Шевченко и др., 2019; He et al., 2019; Rosenfield et al., 2020).

Известно, что скорость разложения опада определяется, в том числе стехиометрическими отношениями “C/N”, “лигнин/N”, “лигнин/целлюлоза” (Berg, 2014).

Показатель “C/N” повсеместно используется в экспериментах по разложению опада растений, передает взаимосвязь между азотом и углеродом, т.е. питательным статусом опада растений. Отношение “C/N” в опаде растений – хороший предсказатель скорости разложения этого опада. Чем уже отношение “C/N”, тем быстрее разлагается опад. При низких соотношениях C : N (например, при высоких концентрациях N) микроорганизмы высвобождают N непосредственно из опада. При более высоких начальных соотношениях C : N чистая иммобилизация обычно происходит, когда микроорганизмы получают доступ к N, находящемуся в подстилке, и преобразуют его в микробную биомассу или экзоферменты (Parton et al.,

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания темы НИР № 1021051803679-9.

2007). На начальных стадиях трансформации опада высокое содержание азота способствует разложению, тогда как на следующей стадии, стадии лигнина, оказывает обратное воздействие, так как происходит угнетение грибов белой гнили (Berg, 2000).

Показатель “лигнин/N” может выступать как индикатор динамики азота в процессах трансформации и формирования органического вещества почвы (Osono, Takeda, 2004). Установлена значимая отрицательная корреляционная связь ($r = -0.66$, $P < 0.001$) между начальным соотношением “лигнин/N” в опаде растений, произрастающих в Европе, и скоростью разложения этого опада (Fortunel et al., 2009).

Показатель отношения “лигнин/целлюлоза” в значительной степени определяет в дальнейшем скорость разложения опада в первой фазе его трансформации (Berg, 2014). В долгосрочной перспективе концентрация целлюлозы уменьшается, тогда как концентрация лигнина увеличивается, и существует уровень, при котором относительные количества остаются постоянными.

Было определено, что разложение всех органов (листья, стебли, корни, репродуктивные части) последовательно изменялось связанными со структурой растений показателями (лигнин, С и влажность) (Aerts et al., 2012). Другие исследования показывают, что идентичность опада (полное множество черт, включенных в каждую разновидность растений) — лучший предсказатель, чем простой стехиометрический показатель межвидового изменения скорости разложения опада (Cornwell и др., 2008). Ранее нами были представлены только результаты отдельно по фенольным соединениям, отдельно по С и N (горизонтальное, внутрибиогеоценотическое (между отдельными элементарными биогеоареалами) и межбиогеоценотическое варьирование). В этой работе показаны взаимодействия вторичных метаболитов с С и N.

Наша работа направлена на изучение взаимосвязей между вторичными метаболитами (фенольные соединения, включая лигнин, танины), азотом и углеродом в составе стареющих фотосинтезирующих органах доминирующих различных видов растений в северотаежных ельниках кустарничково-зеленомошных.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объекты исследования ельников кустарничково-зеленомошных расположены в центральной части Кольского полуострова ($67^{\circ}29'$ с.ш., $34^{\circ}32'$ в.д.) в водосборном бассейне озера Умбозеро (Мананов, Никонов, 1981). В древесном ярусе преобладает ель сибирская, возраст которой варьирует от 30 до 200 лет и более. В напочвенном покрове встречаются: водяника гермафродитная,

плевроциум Шребера, политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.), брусника обыкновенная, черника обыкновенная, дерен шведский, овсик извилистый. Пробные площади размером 50×50 м заложены в 5-кратной повторности в ельниках кустарничково — зеленомошных. На каждой пробной площади отобраны для анализа образцы стареющих фотосинтезирующих органов растений (хвоя ели, листья кустарничков, зеленые мхи).

В лаборатории образцы высушивали, затем каждый из них измельчали и просеивали через сито с ячейей 1 мм. Содержание азота определяли по Кьельдалю, углерода — по Тюрину. Количественное определение растворимых конденсированных танинов в образцах проводили фотоколориметрическим методом (555 нм) после взаимодействия с раствором н-бутанол: HCl (95 : 5 v/v) (Ossipova et al., 2001). Концентрации фенольных соединений определяли фотоколориметрическим методом (730 нм) с реактивом Фолина — Чокальтеу (Kanerva et al., 2008). Расчет количества фенольных соединений и танинов проводили по калибровочным графикам, построенным по таниновой кислоте и конденсированным танинам листьев березы Черепанова (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii*) соответственно. Содержание лигнина определяли с помощью обработки пробы 72%-ной серной кислотой после предварительного кипячения в растворе ЦТАБ (10 г цетилтриметиламмония бромид в 1 л 0.5-молярного раствора H₂SO₄) (Rowland, Roberts, 1994).

Статистическая обработка результатов проводилась с помощью пакета программ Excel 7.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Были определены концентрации вторичных метаболитов, в том числе лигнина, азота и углерода в доминирующих видах растений ельника кустарничково-зеленомошного. Анализировали стареющие (опадающие) органы (листья/хвоя) следующих растений: ели сибирской, березы пушистой, брусники обыкновенной, водяники гермафродитной, черники обыкновенной, плевроциума Шребера, политрихума, дерена шведского, овсика извилистого (табл. 1).

Содержание углерода существенно изменялось между исследованными видами растений с максимальными значениями для водяники гермафродитной (55.9%) и минимальными для дерена шведского (41.2%). Концентрации азота были наибольшими в березе пушистой (1.64%) и чернике обыкновенной (1.40%), немного меньше азота накапливалось в дерене шведском (1.14%). Минимальное содержание азота было установлено в политрихуме (0.62%) и водянике гермафродитной (0.65%).

Таблица 1. Химический состав растений ельника кустарничково-зеленомошного

Виды растений	C, %	N, %	C/N	Лигнин/N	Лигнин/целлюлоза
Ель сибирская	52.4 ± 1.3	0.83 ± 0.07	64 ± 5	18.0 ± 1.2	0.92 ± 0.05
Плевроциум Шребера	45.6 ± 1.8	0.70 ± 0.07	67 ± 6	33.3 ± 2.6	0.68 ± 0.05
Политрихум	44.8 ± 2.0	0.62 ± 0.05	80 ± 5	49.0 ± 7.2	0.71 ± 0.03
Водяника гермафродитная	55.9 ± 1.5	0.65 ± 0.03	87 ± 6	43.8 ± 4.6	2.49 ± 0.12
Брусника обыкновенная	50.1 ± 1.0	0.94 ± 0.14	49 ± 9	15.5 ± 2.4	0.67 ± 0.08
Черника обыкновенная	49.6 ± 0.7	1.40 ± 0.18	35 ± 4	8.8 ± 0.3	0.80 ± 0.02
Береза пушистая	47.3 ± 1.5	1.64 ± 0.04	29 ± 1	8.6 ± 0.2	1.31 ± 0.10
Дерен шведский	41.2 ± 0.9	1.14 ± 0.03	36 ± 1	2.0 ± 0.2	0.19 ± 0.02
Овсик извилистый	45.0 ± 1.6	0.95 ± 0.03	47 ± 3	3.4 ± 0.2	0.12 ± 0.00

Примечание. Представлены средние значения и стандартная ошибка ($n = 3-5$).

Значение показателя “C/N” существенно варьирует в зависимости от вида растений, и его можно представить в порядке уменьшения: водяника гермафродитная (87), политрихум (80), плевроциум Шребера (67), ель сибирская (64), брусника обыкновенная (49), овсик извилистый (47), дерен шведский (36), черника обыкновенная (35), береза пушистая (29). Причем изменения показателя “C/N” объясняются как трансформациями азота, так и углерода в различных видах растений.

По уровню значения показателя “лигнин/N” опад можно расположить в следующий ряд: политрихум (49.0) > листья водяники гермафродитной (43.8) > плевроциум Шребера (33.3) > хвоя ели сибирской (18.0) > листья брусники обыкновенной (15.5) > листья черники обыкновенной (8.8) > листья березы пушистой (8.6) > овсик извилистый (3.4) > дерен шведский (2.0). Таким образом, по рассматриваемому параметру наиболее устойчивыми к разложению являются мхи политрихума, наименее — дерен шведский.

Отношение “лигнин/целлюлоза” (в значительной степени определяет в дальнейшем скорость разложения опада в первой фазе его трансформации) уменьшается в порядке: водяника гермафродитная (2.49) > ель сибирская (0.83) > черника обыкновенная (0.80) > политрихум обыкновенный (0.71) > плевроциум Шребера (0.68) > брусника обыкновенная (0.67) > дерен шведский (0.19) > овсик извилистый (0.12).

Самые большие отношения C/N и лигнин/N были определены для водяники гермафродитной (85.8 и 43.8 соответственно), политрихума (72.5 и 49.0) и плевроциума Шребера (64.8 и 33.3). Кроме того, для листьев водяники гермафродитной найден самый широкий показатель “лигнин/целлюлоза” (2.49). Именно этим трем видам опада свойственна низкая скорость разложения, и, следовательно, замедленный круговорот питательных веществ.

Мы установили, что различные виды растений могут быть сгруппированы согласно своему химическому составу (рис. 1). Два компонента, N и лигнин, как уже было сказано выше, играют определяющую роль в процессах трансформации опада и в первую очередь влияют на скорость его разложения (Berg, 2000; Лебедев, Шестибратов, 2021). Ранее были выявлены особенности влияния эндогенного и минерального азота как на минерализацию, так и на гумификацию лесного опада (Ларионова и др., 2017). Анализируя полученные данные, мы нашли, что различные виды растений фактически сформировали отличные гомогенные группы, которые не накладывались друг на друга (рис. 1). Исключение составляют: водяника гермафродитная и политрихум, химический состав которых близок по этим параметрам. Для сравнения: стареющие органы водяники гермафродитной и политрихума характеризуются наличием одновременно низких концентраций N и высоких лигнина, тогда как опад черники обыкновенной и березы пушистой отличается высоким содержанием N и средними концентрациями лигнина. Для многолетней хвои ели сибирской были определены более высокие концентрации лигнина, чем для брусники обыкновенной, и далее — для овсика извилистого и дерена шведского при среднем содержании N.

Рассмотрев взаимосвязь лигнина и углерода, мы также нашли различные гомогенные группы растений. Группа из политрихума обыкновенного и плевроциума Шребера показывает высокое содержание лигнина и среднее углерода. Черника обыкновенная, брусника обыкновенная, береза пушистая и ель сибирская формируют группу с высоким содержанием C и средним лигнина. Овсик извилистый и дерен шведский образуют группу с низким содержанием лигнина при средних концентрациях C. Отдельную позицию занимает водяника гермафродитная, у которой высокое содержание и лигнина, и углерода.

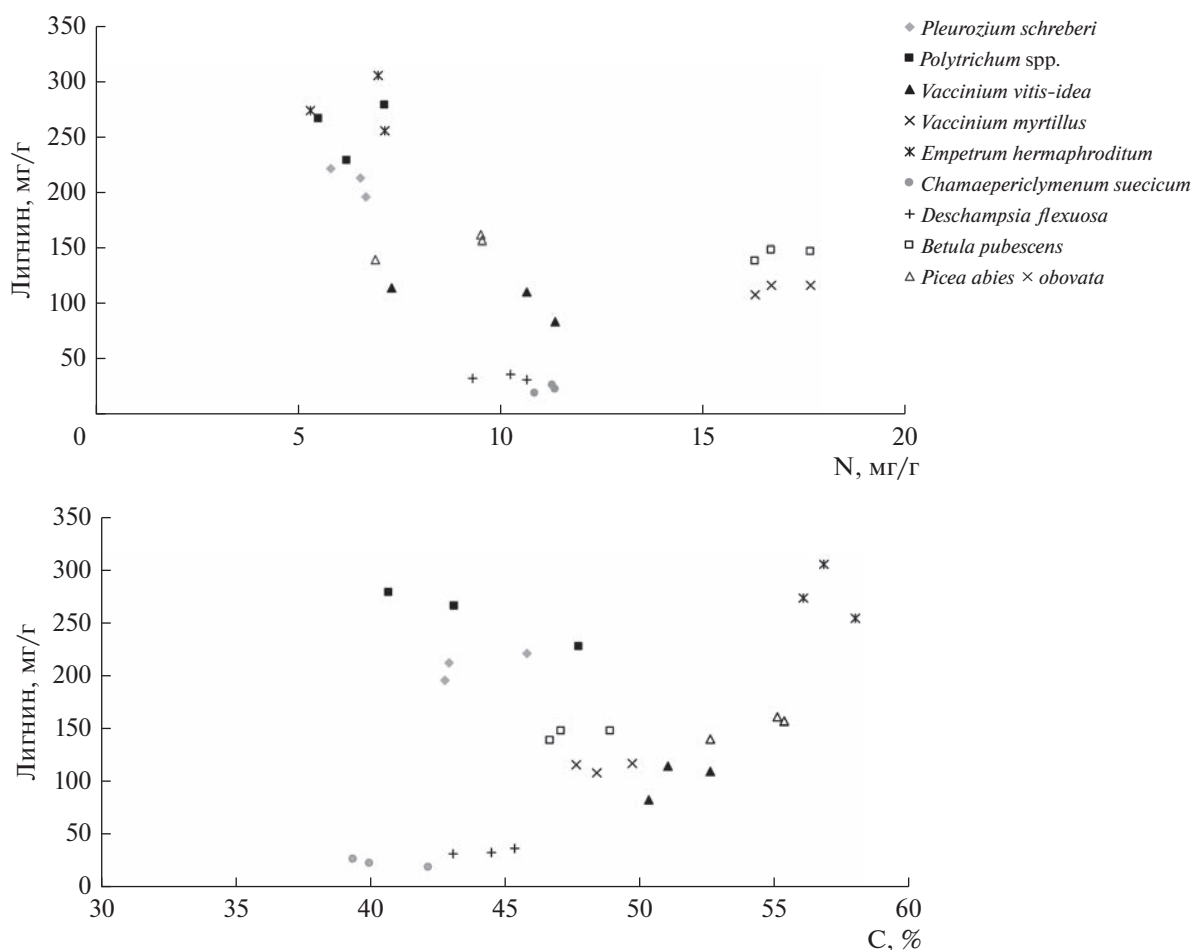


Рис. 1. Концентрации лигнина, азота (N) и углерода (C) в различных видах растений ельника кустарничково-зеленомошного.

Фенольные соединения обладают высокой аллелопатической активностью и подавляют всхожесть семян (Лебедев, Лебедев, 2015; Колмогорова, Уфимцев, 2018). Содержание лигнина, фенольных соединений и танинов соответствует данным, представленным ранее для растений бореальных лесов Швеции (Wardle et al., 2003). По показателям фенольных соединений и азота (рис. 2) практически большинство видов проявляют индивидуальный характер, за исключением брусники обыкновенной и дерена шведского (высокое содержание фенольных соединений и среднее N), а также политрихума обыкновенного и плевроциума Шребера (низкое содержание азота и фенольных соединений). Для черники обыкновенной свойственны высокие концентрации и фенолов, и азота. Для ели сибирской — средние концентрации N при среднем содержании фенолов. Береза пушистая выявляется в области значительного содержания N при среднем фенолов. Овсяник извилистый показывает низкое содержание фенолов и среднее азота, а водяника гермафродитная — низкое содержание азота и фенольных соединений.

Такое же разнообразие химического состава свойственно растениям при сопоставлении концентраций углерода и фенольных соединений. Овсяник извилистый показывает низкое содержание углерода при низком содержании фенольных соединений, еще ниже этот показатель установлен для политрихума обыкновенного и плевроциума Шребера. Опад ели сибирской обнаруживает высокое содержание углерода при среднем фенольных соединений. Береза пушистая проявляется на диаграмме в области средних концентраций углерода и фенольных соединений. Высокое содержание фенольных соединений типично для брусники обыкновенной (высокие концентрации C), черники обыкновенной (средние концентрации C) и дерена шведского (низкие концентрации C). Водяника гермафродитная при низких концентрациях фенольных соединений показывает максимальные среди рассматриваемых растений концентрации углерода.

Проанализировав взаимосвязь танинов и азота (рис. 3), мы нашли четыре основных кластера. Брусника обыкновенная представляет высокие

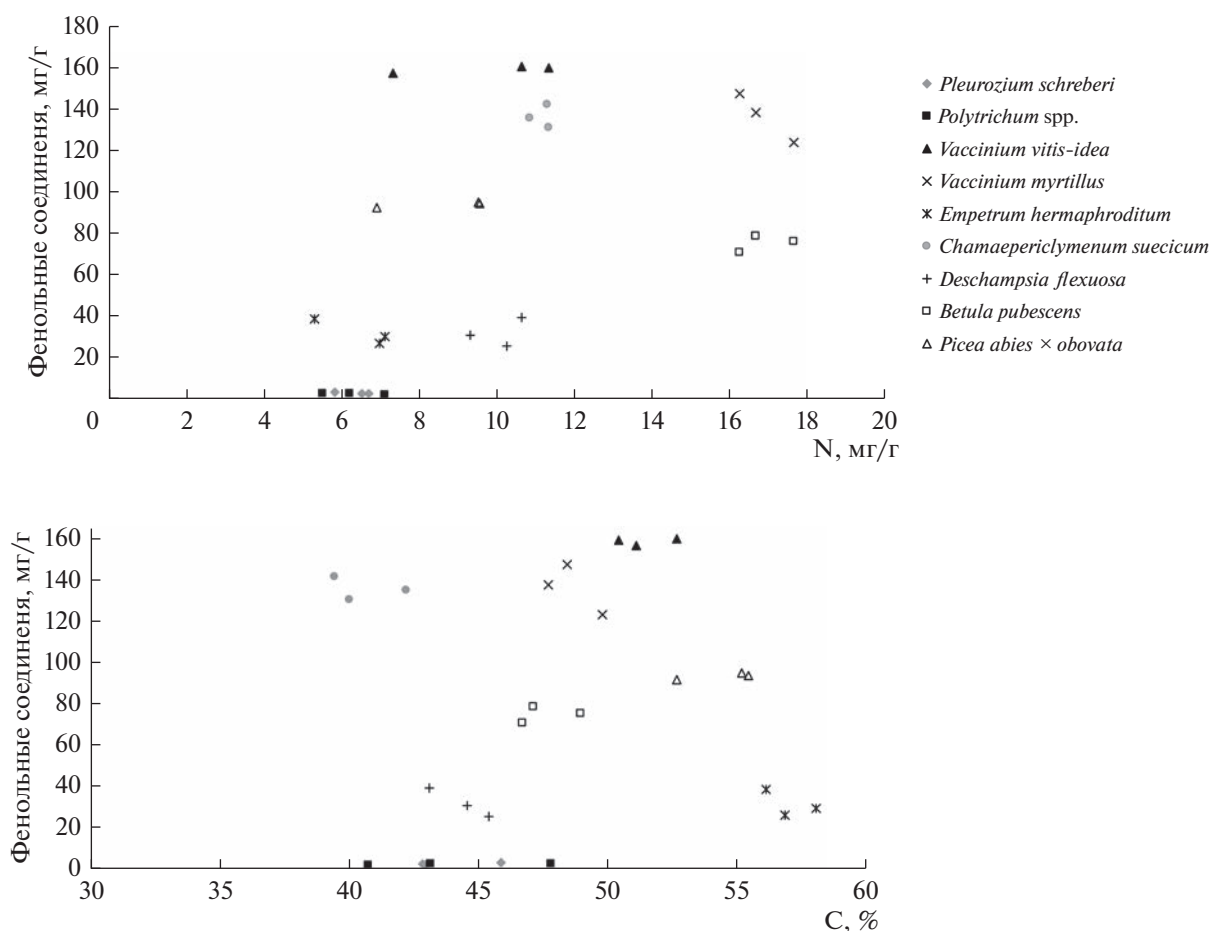


Рис. 2. Концентрации фенольных соединений, азота (N) и углерода (C) в различных видах растений ельника кустарничково-зеленомошного.

концентрации танинов при средних значениях азота. Опаву березы пушистой и черники обыкновенной присуще высокое содержание азота при среднем танинов. Водяника гермафродитная проявляется в области низкого содержания и танинов, и азота. Средние значения концентраций азота и танинов характерны для опада ели сибирской. Минимальные концентрации танинов свойственны овсику извилистому и дерену шведскому при средних значениях азота.

Четыре группы растений мы определили при анализе взаимодействия танинов и углерода. Максимальные концентрации танинов при средних значениях углерода типичны для брусники обыкновенной. Береза пушистая и черника обыкновенная представлены в области средних значений содержания танинов и углерода. Ель сибирская и черника обыкновенная проявляются в области максимальных значений углерода и малых концентраций танинов. Овсик извилистый и дерен шведский показывают минимальные концентрации и углерода, и танинов.

Ель сибирская произрастает в различных положениях ландшафта ельников кустарничково-зеленомошных (автоморфный ландшафт, транзитный ландшафт, аккумулятивный ландшафт). Проанализировав взаимосвязи лигнина, фенольных соединений, танинов, азота и углерода, мы нашли только повышение содержания танинов ($p < 0.05$) в хвое ели в автоморфной позиции ландшафта. Автоморфная позиция ландшафта находится на вершине склона. Одним из основных факторов влияния на повышение содержания танинов в данном случае может быть световой режим (Kivimäenpää et al., 2014). По другим характеристикам достоверных различий не установлено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, мы определили значительное варьирование химического состава растений (лигнин, фенольные соединения, танины, азот и углерод) северотаежных лесов на межвидовом уровне. Поступление вторичных метаболитов с опадом определяется видовым составом расти-

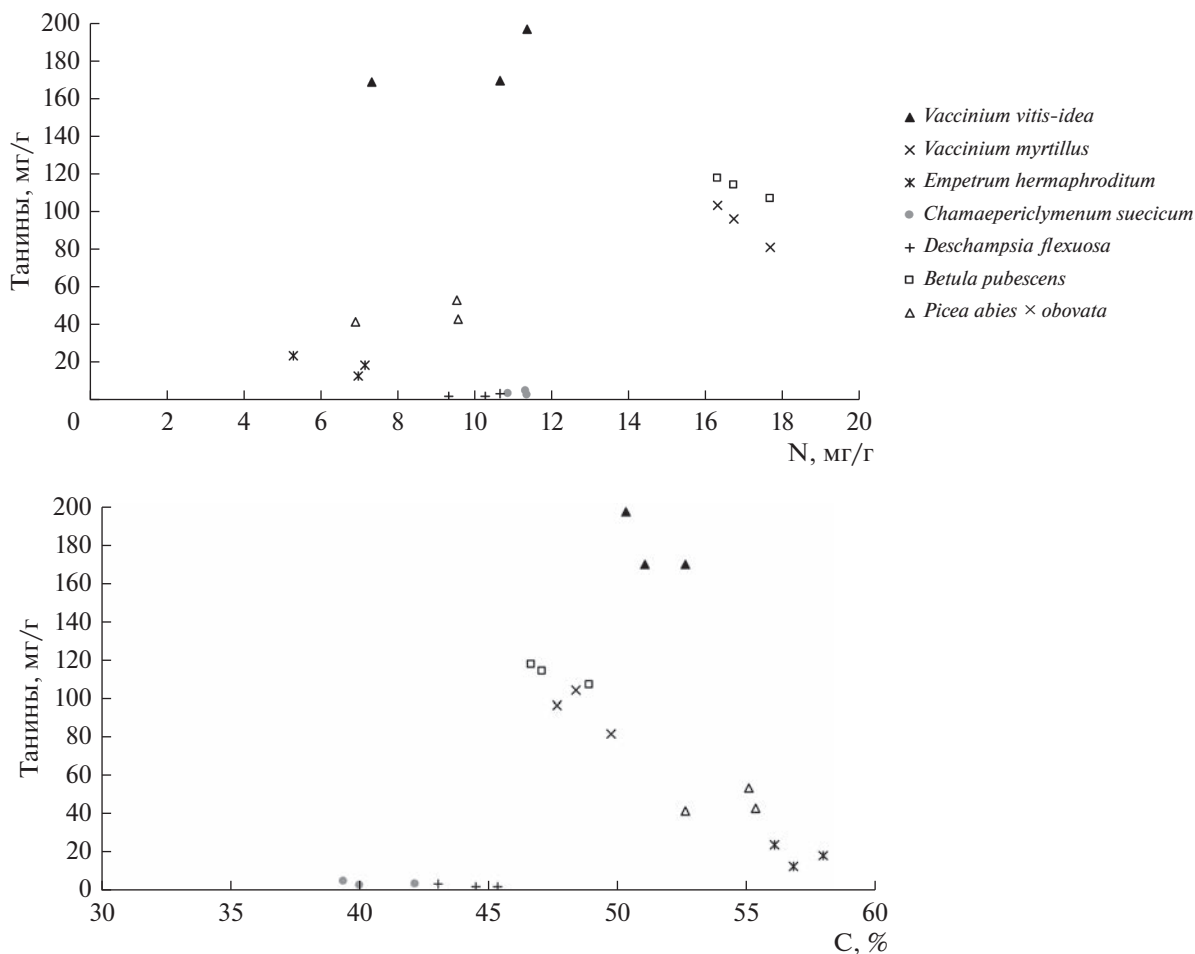


Рис. 3. Концентрации танинов, азота (N) и углерода (C) в различных видах растений ельника кустарничково-зелено-мошного.

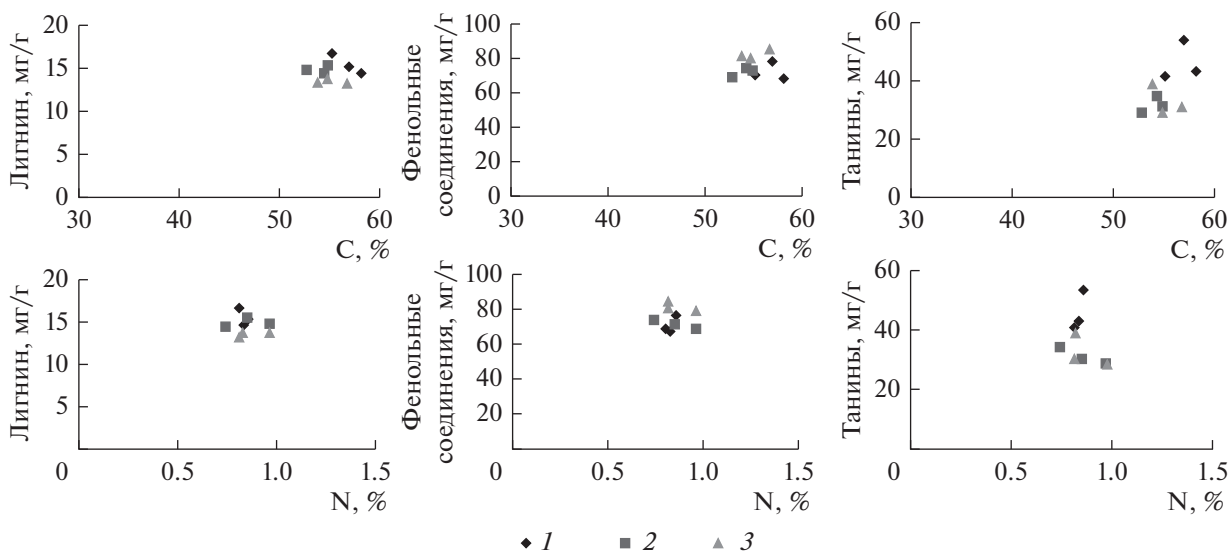


Рис. 4. Концентрации лигнина, фенольных соединений, танинов, азота (N) и углерода (C) в опаде ели сибирской в различных положениях ландшафта. 1 – автоморфный ландшафт; 2 – транзитный ландшафт; 3 – аккумулятивный ландшафт.

тельных сообществ и вкладом различных видов растений в состав растительного покрова (Артемкина и др., 2018а). На внутривидовом уровне (для ели сибирской) определили только повышение содержания танинов ($p < 0.05$) в хвое ели в автоморфной позиции ландшафта.

Полученные данные послужат возможной основой для более полного понимания того, как будут влиять различные растения на химические свойства опада и почвы в арктических лесных экосистемах, а следовательно, на особенности их функционирования. На основе корреляционных связей между качеством опада и скоростью разложения химический состав опада (содержание фенольных соединений, в том числе танинов, лигнина) может быть использован как предсказатель для определения темпов потери массы среди растений и также может послужить ключевыми переменными в биогеохимических моделях, описывающих процессы в экосистемах, в частности, процесс разложения опада растений, процесс трансформации углерода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемкина Н.А., Орлова М.А., Лукина Н.В. Микромозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов подстилки северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // Лесоведение. 2018а. № 2. С. 97–106.
<https://doi.org/10.7868/S002411481802002X>
- Артемкина Н.А., Лукина Н.В., Орлова М.А. Пространственное варьирование содержания вторичных метаболитов, углерода и азота в подстилках северотаежных ельников // Лесоведение. 2018б. № 1. С. 37–47.
<https://doi.org/10.7868/S0024114818010035>
- Колмогорова Е.Ю., Уфимцев В.И. Некоторые особенности химического состава опада сосны обыкновенной, произрастающей в условиях породного отвала // Успехи современного естествознания. 2018. № 11–2. С. 267–272.
- Ларионова А.А., Квиткина А.К., Быховец С.С., Лопес де Гереню В.О., Колягин Ю.Г., Каганов В.В. Влияние азота на минерализацию и гумификацию лесных опавов в модельном эксперименте // Лесоведение. 2017. № 2. С. 128–139.
- Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Генная инженерия биосинтеза лигнина в деревьях: компромисс между свойствами древесины и жизнеспособностью растений // Физиология растений. 2021. Т. 68. № 4. С. 339–355.
- Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Вопросы аллелопатии в лесных фитоценозах – состояние и перспективы // Агрохимия. 2015. № 4. С. 85–91.
- Манакон К.Н., Никонов В.В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука, 1981. 196 с.
- Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераскина А.П., Горнов А.В., Грабенко Е.А., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. Сукцессионная динамика растительности и запасы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 163–176.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819030082>
- Aerts R., van Bodegom P.M., Cornelissen J.H.C. Litter stoichiometric traits of plant species of high-latitude ecosystems show high responsiveness to global change without causing strong variation in litter decomposition // New Phytologist. 2012. V. 196. P. 181–188.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04256.x>
- Berg B. Foliar Litter Decomposition: A Conceptual Model with Focus on Pine (*Pinus*) Litter – A Genus with Global Distribution // ISRN Forestry. 2014. V. 2014. P. 1–22.
<https://doi.org/10.1155/2014/838169>
- Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils // Forest Ecology and Management. 2000. V. 133. P. 13–22.
- Cheynier V., Comte G., Davies K.M., Lattanzio V., Martens S. Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology // Plant Physiology and Biochemistry. 2013. V. 72. P. 1–20.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Perez-Harguindeguy N. et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide // Ecology Letters. 2008. V. 11. № 10. P. 1065–1071.
- Fortunel C., Garnier E., Joffre R., Kazakou E., Quested H., Grigulis K., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Doležal J., Eriksson O., Freitas H., Golodets C., Jouany C., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Lepš J., Meier T., Pake-man R., Papadimitriou M., Papanastasis V. P., Quetier F., Robson M., Sternberg M., Theau J.-P., Thebault A., Zaroval M. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe // Ecology. 2009. V. 90. № 3. P. 598–611.
- He M., Zhao R., Tian Q., Huang L., Wang X., Liu F. Predominant effects of litter chemistry on lignin degradation in the early stage of leaf litter decomposition // Plant and Soil. 2019. V. 442. P. 453–469.
<https://doi.org/10.1007/s11104-019-04207-6>
- Kanerva S., Kitunen V., Lopenen J., Smolander A. Phenolic compounds and terpenes in soil organic horizon layers under silver birch, Norway spruce and Scots pine // Biology and Fertility of Soils. 2008. V. 44. P. 547–556.
- Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T. Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation // Tree Physiology. 2014. V. 34. № 4. P. 389–403.
- Osono T., Takeda H. Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species // Ecological Research. 2004. V. 19. № 6. P. 593–602.
- Ossipova S., Ossipov V., Haukioja E., Lopenen J., Pihlaja K. Proanthocyanidins of mountain birch leaves: quantification and properties // Phytochemical Analysis. 2001. V. 12. № 2. P. 128–133.
- Parton W., Silver W.L., Burke I.C., Grassens L., Harmon M.E., Currie W.S., King J.Y., Adair E.C., Brandt L.A., Hart S.C., et al.

Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition // *Science*. 2007. V. 315. P. 361–364. <https://www.jstor.org/stable/20035252>

Rosenfield M.V., Keller J.K., Clausen C., Cyphers K., Funk J.L. Leaf traits can be used to predict rates of litter decomposition // *Oikos*. 2020. V. 129. P. 1589–1596. <https://doi.org/10.1111/oik.06470>

Rowland A.P., Roberts J.D. Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid-detergent fibre methods // *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 1994. V. 25. № 3–4. P. 269–277.

Wardle D.A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Gallet C. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry*. 2003. V. 35. P. 827–835.

Relations of Phenolic Compounds, Tannins, Lignin, Nitrogen and Carbon in Plants of the Empetro-Piceetum Forests of the Kola Peninsula

N. A. Artemkina*

*Institute of Industrial Ecology Problems of the North, Kola Science Centre of the RAS,
Academgorodok st., 14a, Apatity, Murmansk Oblast, 184200 Russia*

*E-mail: n.artemkina@ksc.ru

The study presents an analysis of aging (falling) organs (leaves/needles) of the following plants: Siberian spruce (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin), downy birch (*Betula pubescens* Ehrh), common cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.), crowberry hermaphroditic (*Empetrum hermaphroditum* Hager.), blueberry (*Vaccinium myrtillus* L.), Schreber's pleurium (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), polytrichum (*Polytrichum* spp.), dwarf cornel (*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. & Graebn. (*Cornus suecica* L.)), wavy hair-grass (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.). A significant variation in the chemical composition (the content of lignin, phenolic compounds, tannins, nitrogen and carbon, as well as the stoichiometric ratios "C/N", "lignin/N", "lignin/cellulose") was found among plants of the northern taiga forests at the interspecific level. The influx of secondary metabolites with litter depends on the plant communities' species composition and the contribution of various plant species to the vegetation cover's composition. At the intraspecific level (for Siberian spruce growing in different landscape positions within empetro-piceetum forests (in automorphic, transit and accumulative landscapes)) an increase in the content of soluble tannins ($p < 0.05$) in spruce needles from the automorphic positions of landscape was determined. Also have been studied some interrelations between secondary metabolites, nitrogen and carbon in the composition of aging photosynthetic organs of dominant plant species in northern taiga empetro-piceetum forests.

Keywords: phenolic compounds, lignin, tannins, nitrogen, carbon, northern taiga forests, intraspecific variability, interspecific variability.

Acknowledgements: the study has been carried out within the framework of the State contract for the research topic № 1021051803679-9.

REFERENCES

Aerts R., van Bodegom P. M., Cornelissen J. H. C., Litter stoichiometric traits of plant species of high-latitude ecosystems show high responsiveness to global change without causing strong variation in litter decomposition, *New Phytologist*, 2012, Vol. 196, pp. 181–188. DOI 10.1111/j.1469-8137.2012.04256.x

Artemkina N.A., Lukina N.V., Orlova M.A., Prostranstvennoe var'irovanie sodержaniya vtorichnykh metabolitov, ugleroda i azota v podstilkakh severotaezhnykh el'nikov (Spatial variability of secondary metabolites, carbon and nitrogen in litters of spruce forests in northern taiga), *Lesovedenie*, 20186, No. 1, pp. 37–47.

Artemkina N.A., Orlova M.A., Lukina N.V., Micromosaic structure of vegetation and variability of the chemical composition of L layer of the litter in dwarf shrub–green moss spruce forests of the northern taiga, *Contemporary Problems of Ecology*, 2018a, Vol. 11, No. 7, pp. 754–761.

Berg B., Foliar Litter Decomposition: A Conceptual Model with Focus on Pine (*Pinus*) Litter – A Genus with Global

Distribution, *ISRN Forestry*, 2014, Vol. 2014, pp. 1–22. DOI <http://dx.doi.org/10.1155/2014/838169>

Berg B., Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 133, pp. 13–22.

Cheyrier V., Comte G., Davies K. M., Lattanzio V., Martens S., Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology, *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, Vol. 72, pp. 1–20.

Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Perez-Harguindeguy N. et al., Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide, *Ecology Letters*, 2008, Vol. 11, No. 10, pp. 1065–1071.

Fortunel C., Garnier E., Joffre R., Kazakou E., Quested H., Grigulis K., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Doležal J., Eriksson O., Freitas H., Golodets C., Jouany C., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Lepš J., Meier T., Pake-man R., Papadimitriou M., Papanastasis V. P., Quetier F., Robson M., Sternberg M., Theau J.-P., Thebault A., Zarovali M., Leaf traits capture the effects of land use changes

and climate on litter decomposability of grasslands across Europe, *Ecology*, 2009, Vol. 90, No. 3, pp. 598–611.

He M., Zhao R., Tian Q., Huang L., Wang X., Liu F., Predominant effects of litter chemistry on lignin degradation in the early stage of leaf litter decomposition, *Plant and Soil*, 2019, Vol. 442, pp. 453–469.

DOI <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04207-6>

Kanerva S., Kitunen V., Loonen J., Smolander A., Phenolic compounds and terpenes in soil organic horizon layers under silver birch, Norway spruce and Scots pine, *Biology and Fertility of Soils*, 2008, Vol. 44, pp. 547–556.

Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T., Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation, *Tree Physiology*, 2014, Vol. 34, No. 4, pp. 389–403.

Kolmogorova E.Y., Ufimtsev V.I., Nekotorye osobennosti khimicheskogo sostava opada sosny obyknovennoi, proizrastayushchei v usloviyakh porodnogo otvala (Some peculiarities of the chemical composition of Scotch pine debris, growing under conditions of coal pit), *Uspekhi sovremenno-go estestvoznaniya*, 2018, No. 11-2, pp. 267–272.

Larionova A.A., Kvitkina A.K., Bykhovets S.S., Lopes-De-Gerenyu V.O., Kolyagin Y.G., Kaganov V.V., Vliyanie azota na mineralizatsiyu i gumifikatsiyu lesnykh opadov v model'nom eksperimente (The contribution of nitrogen to mineralization and humification of forest litter in simulation study), *Lesovedenie*, 2017, No. 2, pp. 128–139.

Lebedev V.G., Shestibratov K.A., Genetic engineering of lignin biosynthesis in trees: compromise between wood properties and plant viability, *Russian J. Plant Physiology*, 2021, Vol. 68, No. 4, pp. 596–612.

Lebedev V.M., Lebedev E.V., Voprosy allelopattii v lesnykh fitotsenozakh – sostoyanie i perspektivy (Questions of allelopathy in forest phytocenoses – state and prospects), *Agrokimiya*, 2015, No. 4, pp. 85–91.

Manakov K.N., Nikonov V.V., *Biologicheskii krugovorot mineral'nykh elementov i pochvoobrazovanie v el'nikakh Krainego Severa* (Biologic cycle of mineral elements and pedogenesis in spruce forest of the High Arctic), Leningrad: Nauka, 1981, 196 p.

Osono T., Takeda H., Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species, *Ecological Research*, 2004, Vol. 19, No. 6, pp. 593–602.

Ossipova S., Ossipov V., Haukioja E., Loonen J., Pihlaja K., Proanthocyanidins of mountain birch leaves: quantification and properties, *Phytochemical Analysis*, 2001, Vol. 12, No. 2, pp. 128–133.

Parton W., Silver W.L., Burke I.C., Grassens L., Harmon M.E., Currie W.S., King J.Y., Adair E.C., Brandt L.A., Hart S.C. et al., Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition, *Science*, 2007, Vol. 315, pp. 361–364, available at: <https://www.jstor.org/stable/20035252>

Rosenfield M.V., Keller J.K., Clausen C., Cyphers K., Funk J.L., Leaf traits can be used to predict rates of litter decomposition, *Oikos*, 2020, Vol. 129, pp. 1589–1596. DOI 10.1111/oik.06470

Rowland A.P., Roberts J.D., Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid-detergent fibre methods, *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1994, Vol. 25, No. 3–4, pp. 269–277.

Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Grabenko E.A., Tikhonova E.V., Lukina N.V., Suktsessionnaya dinamika rastitel'nosti i zapasy pochvennogo ugleroda v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Succession dynamics of vegetation and storages of soil carbon in mixed forests of Northwestern Caucasus), *Lesovedenie*, 2019, No. 3, pp. 163–176.

Wardle D.A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Gallet C., Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, Vol. 35, pp. 827–835.