

УДК 630*181 + 581*192

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ХВОИ *PICEA ABIES* SSP. *OBOVATA* (LEDEB.) DOMIN НА СОДЕРЖАНИЕ В НЕЙ КОНДЕНСИРОВАННЫХ ТАНИНОВ

Н. А. Артемкина

Институт проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ «Кольский научный центр РАН», Апатиты, Россия

Ель сибирская (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin) является одной из доминирующих лесобразующих пород в северотаежных лесах, и изменения в химическом составе (например, содержания танинов) хвои ели могут сказываться на биогеохимических циклах в местах ее распространения. Проведено исследование содержания танинов в хвое разного возраста *Picea abies* ssp. *obovata* у деревьев различных элементарных биогеоареалов (ЭБГА) ельника кустарничково-зеленомошного в Мурманской области. Установлено, что во всех исследуемых ЭБГА с увеличением возраста хвои ели происходило значительное снижение уровня растворимых проантоцианидинов ($p < 0,001$). Такая закономерность менее выражена для связанных с клеточной стенкой конденсированных танинов ($p < 0,01$). У взрослых деревьев двух возрастных групп (старше 200 и в среднем 150 лет) содержание танинов в хвое одного возраста не различалось. Уровень танинов в молодой (текущего года и однолетней) хвое подростка ели (30–40 лет) достоверно выше, чем в соответствующей хвое деревьев старшего возраста. Увеличение содержания растворимых танинов при недостатке азотного питания отмечалось только у наиболее физиологически активной молодой (текущего года и однолетней) хвои ели. Повышение содержания растворимых танинов в старой (5–7- и 8–11-летней) хвое при увеличении содержания азота в L-подгоризонте подстилки можно объяснить различной интенсивностью вымывания танинов осадками, которая в значительной степени зависит от строения и плотности крон. Низкие плотные кроны, характерные для взрослых деревьев старше 200 лет и в меньшей степени – для ели в среднем 150 лет, пропускают значительно меньше осадков, что препятствует выносу танинов из хвои и минеральных компонентов, в том числе азота, из L-подгоризонта подстилки в подкромном пространстве.

Ключевые слова: ель; хвоя; возраст; танины; азот; элементарный биогеоареал (ЭБГА); северотаежные еловые леса.

N. A. Artemkina. AGE-SPECIFIC CONTENT OF CONDENSED TANNINS IN THE NEEDLES OF *PICEA ABIES* SSP. *OBOVATA* (LEDEB.) DOMIN

Siberian spruce (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin) is one of the dominant species in north-taiga forests and changes in the chemical composition (e. g. tannins) of spruce needles can significantly affect biogeochemical cycles in the areas of its distribution. Variations in the tannin content of *Picea abies* ssp. *obovata* needles of different ages among different elementary biogeoreas (EBGA) in dwarf shrub-true moss spruce forests in the Murmansk Region were studied. It was found that the concentration of sol-

uble proanthocyanidins ($p < 0.05$) decreased with age in needles of spruce trees in all the studied elementary biogeoreas. This pattern was less pronounced for cell wall-bound tannins, since the age-related variation of their content in spruce needles was only 4.0 to 8.8 mg/g, while soluble tannins ranged from 31.4 to 88.8 mg/g. Mature trees of two age categories (older than 200 years and an average of 150 years) did not differ in the content of tannins in needles of matching ages. Tannin levels in young (current-year and 1-year-old) needles of juvenile spruce (30–40 years old) were significantly higher than in needles of the same age in mature trees. A rise in the content of soluble tannins associated with a deficit of nitrous nutrition happened only in the most physiologically active young (current-year and 1-year-old) needles.

Keywords: *Picea*; age; needles; tannins; total nitrogen; elementary biogeoreas (EBGA); north-taiga spruce forests.

Введение

Танины являются важной составной частью организма растений. Среди огромного числа вторичных метаболитов по своему количеству танины занимают четвертое место в тканях сосудистых растений после целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина [Adamczyk et al., 2017]. Это гетерогенная группа природных полифенольных соединений с молекулярной массой от 500 до 3000 Da. В зависимости от условий произрастания, вида и органа растений содержание танинов может составлять до 40 % от сухого сырья [Kraus et al., 2003]. Химический характер танинов весьма сложен, но их обычно классифицируют на две группы: конденсированные и гидролизуемые. Конденсированные танины (проантоцианидины) – разнообразные по строению полигидроксифенольные соединения, в основном производные флаван-3-олов (катехинов) и флаван-3,4-диолов (лейкоантоцианов), реже гидроксистильбенов. К гидролизуемым танинам относят сложные эфиры моносахаридов, главным образом глюкозы, и фенолкарбоновых кислот (галловой, дигалловой, эллаговой и др.) [Запрометов, 1974].

В связи с широким распространением в растительном мире танины представляют значительный интерес для выяснения физиолого-биохимических процессов адаптации растений к условиям произрастания [Высочина и др., 2013; Бухарина и др., 2015], в том числе и в субарктическом регионе [Martz et al., 2009, 2010; Артемкина и др., 2019]. Предполагается, что одна из функций танинов в растениях – защита против травоядных животных [Barbehenn, Constabel, 2011] и патогенов [Hammerbacher et al., 2014].

Однако все больше исследований посвящаются изучению роли танинов в регулировании питательного режима почвы [Hättenschwiler, Vitousek, 2000]. Танины, оказывая токсическое действие на микроорганизмы и ингибируя активность ферментов [Triebwasser et al., 2012],

могут замедлять скорость разложения растительного опада [Horner et al., 1987; Adamczyk et al., 2017] и минерализацию азота [Northup et al., 1998; Nierop et al., 2006], влияя таким образом на доступность его для растений в пределах наземных экосистем. Содержание и состав танинов в лесном опаде прежде всего зависит от разновидности растений [Maie et al., 2003; Preston et al., 2009], но и климатические и экологические факторы также могут привести к значительным качественным и количественным изменениям в опаде и подстилке (рис. 1) [Kraus et al., 2003, 2004; Артемкина и др., 2018a, б]. Предполагается, что внутривидовое изменение химического состава растений, в частности содержания танинов, является важным регулятором процессов в экосистеме [Schweitzer et al., 2004, 2008]. Ель сибирская (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin) является одной из доминирующих лесообразующих пород в северотаежных лесах. Поэтому изменения в химическом составе (например, содержания танинов) хвои ели могут существенно сказываться на биогеохимических циклах в местах ее распространения.

Цель нашей работы – исследование внутри-биогеоценотического варьирования в содержании конденсированных танинов в разновозрастной хвое деревьев *Picea abies* ssp. *obovata* разного возраста, произрастающих в различных элементарных биогеоареалах (ЭБГА) [Орлова, 2013]. А также изучение взаимосвязи между количеством растворимых конденсированных танинов в хвое и параметрами азотного пула почв.

Материалы и методы

Пробные площади размером 50×50 м были заложены в 5-кратной повторности в ельниках кустарничково-зеленомошных, произрастающих в окрестностях оз. Умбозеро (Кольский полуостров, 67°29' с. ш., 34°32' в. д.), где в автоморфных условиях *Picea abies* ssp. *obovata* разного

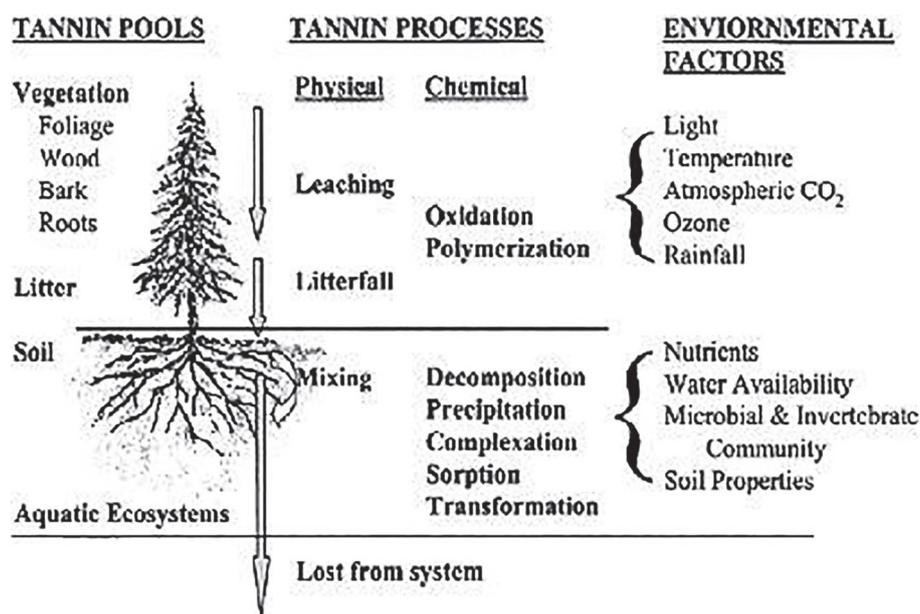


Рис. 1. Пулы танинов, процессы и факторы окружающей среды, влияющие на их синтез и трансформацию в лесных экосистемах [Kraus et al., 2003]

Fig. 1. Tannin pools, processes and environmental factors influencing their production and fate in forest ecosystems after [Kraus et al., 2003]

возраста формирует различные элементарные биогеоареалы (ЭБГА): еловый мертвопокровный (старше 200 лет), еловый кустарничково-зеленомошный (в среднем 150 лет) и подрост ели (30–40 лет) [Орлова и др., 2016]. На данном уровне исследовали внутрибиогеоценотическое варьирование. В древесных еловых ЭБГА во всех случаях доминировала ель, тогда как в напочвенном покрове были представлены: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* Hedw., *Cornus suecica* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drej [Манаков, Никонов, 1981].

Отбор образцов хвои и подстилки проводили в трехкратной повторности у деревьев разного возраста с учетом доминирующих ЭБГА в конце вегетационного периода. Исследовали состав молодой хвои – текущего года и однолетней, а также старой – 5–7-летней, при наличии 8–11-летней. Аналитические пробы измельчали до размера частиц, проходящих сквозь сито с отверстиями диаметром 1 мм. Около 0,130 г (точная навеска) измельченного сырья помещали в пробирку вместимостью 10 мл, прибавляли 2,5 мл 70% ацетона, встряхивали, оставляли на 2 часа при комнатной температуре. Экстракцию повторяли 4 раза, полученные извлечения объединяли и центрифугировали 10 мин при 2500 об/мин. Количественное определение конденсированных танинов (проантоцианидинов) в образцах проводили методом, представленным в работе [Ossipova et al., 2001].

Растворимые проантоцианидины. В стеклянных термостойких пробирках на 10 мл к 0,1 мл полученного извлечения прибавляли 0,6 мл дистиллированной воды и 6 мл раствора HCl: н-бутанол (5:95 v/v). Пробирку с полученным раствором закрывали пробкой, встряхивали и нагревали в сушильном шкафу при 95 °C в течение 50 мин. После охлаждения измеряли оптическую плотность при длине волны 550 нм в кювете с толщиной слоя 10 мм, используя в качестве раствора сравнения такой же раствор без нагревания.

Связанные проантоцианидины. Использовали нерастворимый в ацетоне остаток. К 7 мг сухого остатка прибавляли 0,7 мл дистиллированной воды и 6 мл раствора HCl: н-бутанол (5:95 v/v). Далее повторяли действия, изложенные выше. Расчет количества танинов проводили по калибровочному графику, построенному по конденсированным танинам листьев *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*.

Азот определяли по методу Кьельдаля.

Статистическая обработка результатов проводилась с помощью пакета программ Statistica 9.0. Для выявления достоверности различий в химическом составе хвои ели использовали непараметрический тест Краскела – Уоллиса (Kruskal – Wallis ANOVA).

Результаты и обсуждение

Во всех исследуемых ЭБГА у ели с увеличением возраста хвои при сравнении молодой

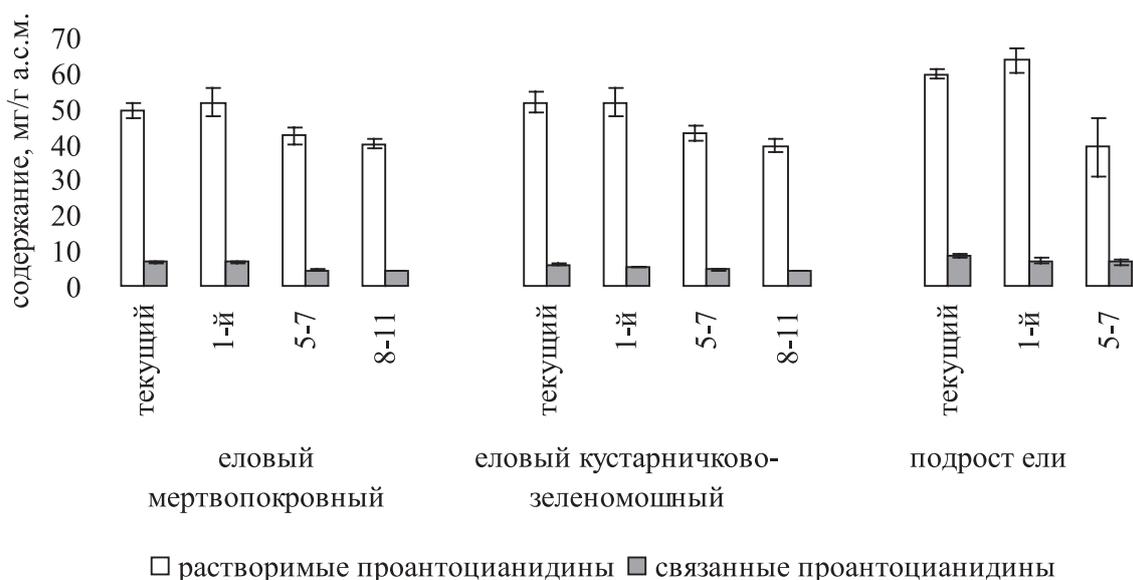


Рис. 2. Содержание растворимых и связанных проантоцианидинов в разновозрастной хвое деревьев *Picea abies* ssp. *obovata*, формирующих три различных элементарных биогеоареала ельника кустарничково-зеленомошного

Fig. 2. The concentration of soluble and cell wall-bound proanthocyanidins in different age needles of *Picea abies* ssp. *obovata*, forming three different elementary biogeocoenoses (EBGA) in dwarf-shrub spruce forests

(текущего года и однолетней) и старой (5–7- и 8–11-летней) происходило значительное снижение концентрации растворимых проантоцианидинов ($p < 0,001$) (рис. 2). В существенно меньшей степени такая закономерность касалась связанных с клеточной стенкой конденсированных танинов ($p < 0,01$). Подобное снижение содержания растворимых танинов в хвое с повышением ее возраста было установлено ранее для пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) [Horner et al., 1987] и для *Juniperus sibirica* [Артемкина и др., 2016].

Содержание растворимых танинов в хвое текущего года и однолетней хвое подрост ели (30–40 лет) выше, чем у деревьев старше 100 лет: концентрации растворимых танинов в подросте ели достоверно выше в хвое текущего года и однолетней, чем в аналогичной хвое ели кустарничково-зеленомошных ($p < 0,01$ и $p < 0,05$ соответственно) и мертвопокровных ($p < 0,05$ и $p < 0,04$ соответственно) ЭБГА. Такая закономерность, возможно, является проявлением аллелопатического эффекта в результате конкуренции за элементы питания между подростом ели и кустарничками семейств *Empetraceae* и *Ericaceae* [Blanco, 2007]. Кроме того, это может быть проявлением защиты от травоядных животных [Barbehenn, Constabel, 2011] или зависимостью от фактора освещенности, так как подрост произрастает на открытых участках леса [Kivimäenpää et al.,

2014]. Уровень танинов в разновозрастной хвое елей, образующих еловый кустарничково-зеленомошный и еловый мертвопокровный ЭБГА, существенно не различается.

Как уже было изложено выше, танины выполняют ряд регуляторных функций в экосистеме, в частности, обладая ингибирующим действием на активность микроорганизмов и ферментов, могут замедлять скорость минерализации азота, влияя таким образом на доступность его для растений, что, в свою очередь, оказывает влияние на обратные связи между почвенными условиями и уровнем танинов в хвое ели, т. е. трансформирующиеся свойства почв вызовут изменения в содержании танинов в растении.

Зависимость содержания растворимых танинов от условий азотного питания проявлялась только для наиболее физиологически активной молодой (текущего года и однолетней) хвои ели (рис. 3). Такой результат согласуется с теорией «углерод/элементы питания» (CNB) (carbon/nutrient balance) [Bryant et al., 1983], в соответствии с которой концентрации вторичных метаболитов на основе углерода увеличиваются при недостатке элементов питания. Была показана обратная зависимость между уровнем содержания танинов в хвое ели и запасом ионов аммония в почве, на которой она произрастала [Лузиков и др., 2005].

Повышение содержания растворимых танинов в старой (5–7- и 8–11-летней) хвое при уве-

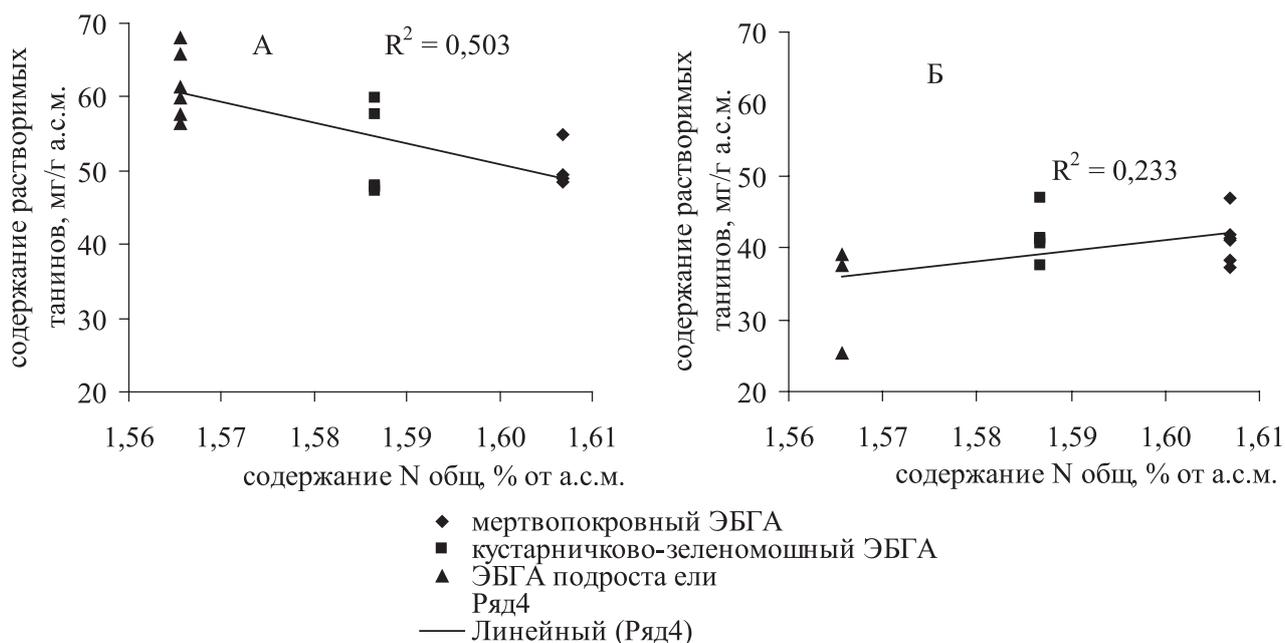


Рис. 3. Зависимость содержания растворимых проантоцианидинов в молодой (текущего года и однолетней) (А) и старой (5–7- и 8–11-летней) (Б) хвое от содержания общего азота в L-подгоризонте подстилки ельника кустарничково-зеленомошного ($p < 0,05$)

Fig. 3. The dependence of the content of soluble proanthocyanidins in young (current and 1-year) (A) and mature (5–7- and 8–11-year) (B) needles on the content of total nitrogen in the subhorizon L of the litter in dwarf-shrub spruce forests

личении содержания азота в L-подгоризонте подстилки, вероятно, можно объяснить процессами старения и различной интенсивностью вымывания танинов осадками, которая в значительной степени зависит от строения и плотности крон. Низкие плотные кроны, характерные для мертвопокровных и в меньшей степени для кустарничково-зеленомошных ЭБГА, пропускают значительно меньше осадков, чем кроны подроста ели, что препятствует выносу питательных веществ и вторичных метаболитов, в частности танинов, из хвои и L-подгоризонта подстилки в подкрановом пространстве [Орлова и др., 2011].

Заключение

Во всех исследуемых элементарных биогеоареалах с увеличением возраста хвои ели происходило значительное снижение уровня растворимых проантоцианидинов ($p < 0,001$). В существенно меньшей степени такая закономерность касалась связанных с клеточной стенкой конденсированных танинов ($p < 0,01$).

Исследование внутрибиогеоценотического варьирования в содержании танинов в хвое ели показало, что между взрослыми деревьями, образующими мертвопокровные (возраст ели

старше 200 лет) и кустарничково-зеленомошные (возраст ели в среднем 150 лет) ЭБГА, существенных различий нет. В то время как уровень танинов в молодой (текущего года и однолетней) хвое ели (30–40 лет), произрастающей в ЭБГА подроста ели, достоверно выше, чем у соответствующей хвои деревьев старшего возраста.

Увеличение содержания растворимых танинов при недостатке азотного питания наблюдалось только у наиболее физиологически активной молодой (текущего года и однолетней) хвои ели.

Теоретическая значимость исследования состоит в углублении знаний о влиянии азотного питания на накопление вторичных метаболитов, в частности танинов, в системе «почвенный L-подгоризонт – ассимилирующие органы хвойных» на уровне ЭБГА еловых биогеоценозов. Выявленные взаимосвязи между параметрами азотного питания почв и содержанием танинов в хвое ели могут послужить ключевыми переменными в биогеохимических моделях, описывающих процессы экосистемы.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ФИЦ КНЦ РАН (№ 0226-2018-0111).

Литература

- Артемкина Н. А., Орлова М. А., Лукина Н. В. Химический состав хвои *Juniperus sibirica* (CUPRESSACEAE) в экотоне лес-тундра, Хибинские горы // Экология. 2016. № 4. С. 243–250. doi: 10.7868/S0367059716040077
- Артемкина Н. А., Лукина Н. В., Орлова М. А. Пространственное варьирование содержания вторичных метаболитов, углерода и азота в подстилках северотаежных ельников // Лесоведение. 2018а. № 1. С. 37–47. doi: 10.7868/S0024114818010035
- Артемкина Н. А., Орлова М. А., Лукина Н. В. Микромозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // Лесоведение. 2018б. № 2. С. 97–106. doi: 10.7868/S002411481802002X
- Артемкина Н. А., Орлова М. А., Лукина Н. В. Пространственное варьирование содержания фенольных соединений и элементов питания в хвое ели северотаежных лесов // Лесоведение. 2019. № 4. С. 243–256. doi: 10.1134/S0024114819040028
- Бухарина И. Л., Кузьмина А. М., Кузьмин П. А. Особенности содержания танинов в листьях древесных растений в техногенной среде // Химия растительного сырья. 2015. № 4. С. 71–76. doi: 10.14258/jcprgm.201504711
- Высочина Г. И., Кукушкина Т. А., Васфилова Е. С. Биологически активные вещества *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., произрастающего на Среднем Урале // Химия в интересах устойчивого развития. 2013. Т. 21, № 4. С. 387–393.
- Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высшая школа, 1974. 213 с.
- Лузиков А. В., Трофимов С. Я., Загоскина Н. В. Взаимосвязь между запасами ионов аммония в почвах и содержанием фенольных соединений в хвое ели (на примере ненарушенных ландшафтов Центрально-Лесного заповедника) // Вестник Московского университета. Сер. 17: Почвоведение. 2005. № 3. С. 42–47.
- Манаков К. Н., Никонов В. В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука, 1981. 196 с.
- Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Артемкина Н. А. Влияние ели на формирование кислотности и плодородия почв в северотаежных ельниках кустарничково-зеленомошных // Почвоведение. 2016. № 11. С. 1355–1367. doi: 10.7868/S0032180X16110071
- Орлова М. А. Элементарная единица лесного биогеоценотического покрова для оценки экосистемных функций лесов // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 6. С. 126–132.
- Орлова М. А., Лукина Н. В., Камаев И. О., Смирнов В. Э., Кравченко Т. В. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.
- Adamczyk B., Simon J., Kitunen V., Adamczyk S., Smolander A. Tannins and their complex interaction with different organic nitrogen compounds and enzymes: Old paradigms versus recent advances // ChemistryOpen. 2017. Vol. 6, no. 5. P. 610–614. doi: 10.1002/open.201700113
- Barbehenn R. V., Constabel C. P. Tannins in plant – herbivore interactions // Phytochem. 2011. Vol. 72, no. 13. P. 1551–1565. doi: 10.1016/j.phytochem.2011.01.040
- Blanco J. A. The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models // Ecol. modeling. 2007. Vol. 209, no. 2–4. P. 65–77. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.06.014
- Bryant J. P., Chapin F. S. III, Klein D. R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory // Oikos. 1983. Vol. 40, no. 3. P. 357–368. doi: 10.2307/3544308
- Hammerbacher A., Paetz C., Wright L. P., Fischer T. C., Bohlmann J., Davis A. J., Fenning T. M., Gershenson J., Schmidt A. Flavan-3-ols in Norway spruce: Biosynthesis, accumulation and function in response to attack by the bark beetle-associated fungus *Ceratocystis polonica* // Plant Physiol. 2014. Vol. 164, no. 4. P. 2107–2122. doi: 10.1104/pp.113.232389
- Hättenschwiler S., Vitousek P. M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling // Trends Ecol. Evol. 2000. Vol. 15, no. 6. P. 238–243. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01861-9
- Horner J. D., Cates R. G., Gosz J. R. Tannin, nitrogen, and cell wall composition of green vs. senescent Douglas-fir foliage // Oecologia. 1987. Vol. 72, no. 4. P. 515–519. doi: 10.1007/BF00378976
- 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 Physiol. 2014. Vol. 34, no. 4. P. 389–403. doi: 10.1093/treephys/tpu023
- Kraus T. E. C., Dahlgren R. A., Zasoski R. J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // Plant and Soil. 2003. Vol. 256, no. 1. P. 41–66. doi: 10.1023/A:1026206511084
- Kraus T. E. C., Zasoski R. J., Dahlgren R. A. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots // Plant and Soil. 2004. Vol. 262, no. 1. P. 95–109. doi: 10.1023/B:PLSO.0000037021.41066.79
- Maie N., Behrens A., Knicker H., Kögel-Knabner I. Changes in the structure and protein binding ability of condensed tannins during decomposition of fresh needles and leaves // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35, no. 4. P. 577–589. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00051-8
- Martz F., Jaakola L., Julkunen-Tiitto R., Stark S. Phenolic composition and antioxidant capacity of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) leaves in Northern Europe following foliar development and along environmental gradients // Chem. Ecol. 2010. Vol. 36, no. 9. P. 1017–1028. doi: 10.1007/s10886-010-9836-9
- Martz F., Peltola R., Fontanay S., Duval R. E., Riitta J.-T., Stark S. Effect of latitude and altitude on the terpenoid and soluble phenolic composition of juniper (*Juniperus communis*) needles and evaluation of their antibacterial activity in the boreal zone // J. Agr. Food Chem. 2009. Vol. 57, no. 20. P. 9575–9584. doi: 10.1021/jf902423k

Nierop K. G. J., Preston C. M., Verstraten J. M. Linking the B ring hydroxylation pattern of condensed tannins to C, N and P mineralization: a case study using four tannins // *Soil Biol. Biochem.* 2006. Vol. 38, no. 9. P. 2794–802. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.04.049

Northup R. R., Dahlgren R. A., McColl J. G. Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's pygmy forest: a positive feedback? // *Biogeochem.* 1998. Vol. 42, no. 1. P. 189–220. doi: 10.1007/978-94-017-2691-7_10

Ossipova S., Ossipov V., Haukioja E., Laponen J., Pihlaja K. Proanthocyanidins of mountain birch leaves: quantification and properties // *Phytochem. Analysis.* 2001. Vol. 12, no. 2. P. 128–133. doi: 10.1002/pca.568

Preston C. M., Nault J. R., Trofymow J. A., Smyth C., CIDET Working Group. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions // *Ecosystems.* 2009. Vol. 12, no. 7. P. 1053–1077. doi: 10.1007/s10021-009-9266-0

Schweitzer J. A., Bailey J. K., Rehill B. J., Martinsen G. D., Hart S. C., Lindroth R. L., Keim P., Whitham T. G. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes // *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7, no. 2. P. 127–134. doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00562.x

Schweitzer J. A., Madritch M. D., Bailey J. K., LeRoy C. J., Fischer D. G., Rehill B. J., Lindroth R. L., Hagerman A. E., Wooley S. C., Hart S. C., Whitham T. G. From genes to ecosystems: The genetic basis of condensed tannins and their role in nutrient regulation in a *Populus* Model // *Ecosystems.* 2008. Vol. 11, no. 6. P. 1005–1020. doi: 10.1007/s10021-008-9173-9

Triebwasser D. J., Tharayil N., Preston C. M., Gerard P. D. The susceptibility of soil enzymes to inhibition by leaf litter tannins is dependent on the tannin chemistry, enzyme class and vegetation history // *New Phytol.* 2012. Vol. 196, no. 4. P. 1122–1132. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04346.x

Поступила в редакцию 07.11.2019

References

Artemkina N. A., Orlova M. A., Lukina N. V. Chemical composition of *Juniperus sibirica* needles (Cupressaceae) in the forest – tundra ecotone, the Khibiny Mountains. *Russian J. Ecol.* 2016. Vol. 47, no. 4. P. 321–328. doi: 10.1134/S106741361604007X

Artemkina N. A., Lukina N. V., Orlova M. A. Prostranstvennoe var'irovanie soderzhaniya 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* [Russ. J. Forest Sci.]. 2018a. No. 1. P. 37–47. doi: 10.7868/S0024114818010035

Artemkina N. A., Orlova M. A., Lukina N. V. Mikro-mozaika rastitel'nosti i variabel'nost' khimicheskogo sostava L-gorizontov severotaezhnykh el'nikov kustarnichkovo-zelenomoshnykh [Microscale mosaic of vegetation and variability in chemical composition of sub-horizon L in dwarf-shrub-moss spruce forests in North taiga]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2018b. No. 2. P. 97–106. doi: 10.7868/S002411481802002X

Artemkina N. A., Orlova M. A., Lukina N. V. Prostranstvennoe var'irovanie soderzhaniya fenol'nykh soedinenii i elementov pitaniya v khvoe eli severotaezhnykh lesov [Spatial variability of concentration of phenolic compounds and nutritional elements in needles of forests of Northern taiga]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2019. No. 4. P. 243–256. doi: 10.1134/S0024114819040028

Bukharina I. L., Kuz'mina A. M., Kuz'min P. A. Osobennosti soderzhaniya taninov v list'yakh drevesnykh rastenii v tekhnogennoi srede [Features of the content of tannins in leaves of wood plants in the technogenic environment]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya* [Chem. Plant Raw Material]. 2015. No. 4. P. 71–76. doi: 10.14258/jcprp.201504711

Luzikov A. V., Trofimov S. Ya., Zagoskina N. V. Vzaimosvyaz' mezhdu zapasami ionov ammoniya v pochvakh i soderzhaniiem fenol'nykh soedinenii v khvoe eli (na primere nenarushennykh landshaftov Tsentral'no-Lesnogo zapovednika) [Soil ammonium supply and polyphenol

content in pine needles interrelation (on the example of Central Forest Reserve undisturbed landscapes)]. *Vestnik Moskovskogo univ. Ser. 17: Pochvovedenie* [Moscow Univ. Soil Sci. Bull.]. 2005. No. 3. P. 42–47.

Manakov K. N., Nikonov V. V. Biologicheskii krugovorot mineral'nykh elementov i pochvoobrazovanie v el'nikakh Krainego Severa [Biological cycle of mineral elements and pedogenesis in spruce forests of the Far North]. Leningrad: Nauka, 1981. 196 p.

Orlova M. A., Lukina N. V., Smirnov V. E., Artemkina N. A. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of Northern Taiga dwarf shrub – green moss spruce forests. *Eurasian Soil Sci.* 2016. Vol. 49, no. 11. P. 1276–1287. doi: 10.1134/S1064229316110077

Orlova M. A. Elementarnaya edinitsa lesnogo biogeotsenoticheskogo pokrova dlya otsenki ekosistemnykh funktsii lesov [Elementary unit of the forest biogeocenotic cover for investigation of forest ecosystem functions]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2013. No. 6. P. 126–132.

Orlova M. A., Lukina N. V., Kamaev I. O., Smirnov V. E., Kravchenko T. V. Mozaichnost' lesnykh biogeotsenozov i plodorodie pochv [Forest ecosystem mosaics and soil fertility]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 2011. No. 6. P. 39–48.

Vysochina G. I., Kukushkina T. A., Basfilova E. S. Biologicheski aktivnye veshchestva *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., proizrastayushchego na Srednem Urale [Biologically Active Substances in *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. growing in the Middle Urals]. *Khimiya v interesakh ustoychivogo razvitiya* [Chemistry for Sustainable Development]. 2013. Vol. 21, no. 4. P. 387–393.

Zaprometov M. N. Osnovy biokhimii fenol'nykh soedinenii [Fundamentals of phenolic compounds biochemistry]. Moscow: Vysshaya shkola, 1974. 214 p.

Adamczyk B., Simon J., Kitunen V., Adamczyk S., Smolander A. Tannins and their complex interaction with different organic nitrogen compounds and enzymes: Old paradigms versus recent advances. *Chemistry Open.* 2017. Vol. 6, no. 5. P. 610–614. doi: 10.1002/open.201700113

- Barbehenn R. V., Constabel C. P. Tannins in plant – herbivore interactions. *Phytochem.* 2011. Vol. 72, no. 13. P. 1551–1565. doi: 10.1016/j.phytochem.2011.01.040
- Blanco J. A. The representation of allelopathy in ecosystem-level forest models. *Ecological modeling.* 2007. Vol. 209, no. 2–4. P. 65–77. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.06.014
- Bryant J. P., Chapin F. S. III, Klein D. R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos.* 1983. Vol. 40, no. 3. P. 357–368. doi: 10.2307/3544308
- Hammerbacher A., Paetz C., Wright L. P., Fischer T. C., Bohlmann J., Davis A. J., Fenning T. M., Gershenzon J., Schmidt A. Flavan-3-ols in Norway spruce: Biosynthesis, accumulation and function in response to attack by the bark beetle-associated fungus *Ceratomyces polonica*. *Plant Physiol.* 2014. Vol. 164, no. 4. P. 2107–2122. doi: 10.1104/pp.113.232389
- Hättenschwiler S., Vitousek P. M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.* 2000. Vol. 15, no. 6. P. 238–243. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01861-9
- Horner J. D., Cates R. G., Gosz J. R. Tannin, nitrogen, and cell wall composition of green vs. senescent Douglas-fir foliage. *Oecologia.* 1987. Vol. 72, no. 4. P. 515–519. doi: 10.1007/BF00378976
- 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 Physiol.* 2014. Vol. 34, no. 4. P. 389–403. doi: 10.1093/treephys/tpu023
- Kraus T. E. C., Dahlgren R. A., Zasoski R. J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review. *Plant and Soil.* 2003. Vol. 256, no. 1. P. 41–66. doi: 10.1023/A:1026206511084
- Kraus T. E. C., Zasoski R. J., Dahlgren R. A. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots. *Plant and Soil.* 2004. Vol. 262, no. 1. P. 95–109. doi: 10.1023/B:PLSO.0000037021.41066.79
- Maie N., Behrens A., Knicker H., Kögel-Knabner I. Changes in the structure and protein binding ability of condensed tannins during decomposition of fresh needles and leaves. *Soil Biol. Biochem.* 2003. Vol. 35, no. 4. P. 577–589. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00051-8
- Martz F., Jaakola L., Julkunen-Tiitto R., Stark S. Phenolic composition and antioxidant capacity of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) leaves in Northern Europe following foliar development and along environmental gradients. *Chem. Ecol.* 2010. Vol. 36, no. 9. P. 1017–1028. doi: 10.1007/s10886-010-9836-9
- Martz F., Peltola R., Fontanay S., Duval R. E., Riitola J.-T., Stark S. Effect of latitude and altitude on the terpenoid and soluble phenolic composition of juniper (*Juniperus communis*) needles and evaluation of their antibacterial activity in the boreal zone. *J. Agr. Food Chem.* 2009. Vol. 57, no. 20. P. 9575–9584. doi: 10.1021/jf902423k
- Nierop K. G. J., Preston C. M., Verstraten J. M. Linking the B ring hydroxylation pattern of condensed tannins to C, N and P mineralization: a case study using four tannins. *Soil Biol. Biochem.* 2006. Vol. 38, no. 9. P. 2794–802. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.04.049
- Northup R. R., Dahlgren R. A., McColl J. G. Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's pygmy forest: a positive feedback? *Biogeochem.* 1998. Vol. 42, no. 1. P. 189–220. doi: 10.1007/978-94-017-2691-7_10
- Ossipova S., Ossipov V., Haukioja E., Loponen J., Pihlaja K. Proanthocyanidins of mountain birch leaves: quantification and properties. *Phytochem. Analysis.* 2001. Vol. 12, no. 2. P. 128–133. doi: 10.1002/pca.568
- Preston C. M., Nault J. R., Trofymow J. A., Smyth C., CIDET Working Group. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions. *Ecosystems.* 2009. Vol. 12, no. 7. P. 1053–1077. doi: 10.1007/s10021-009-9266-0
- Schweitzer J. A., Bailey J. K., Rehill B. J., Martinsen G. D., Hart S. C., Lindroth R. L., Keim P., Whitham T. G. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7, no. 2. P. 127–134. doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00562.x
- Schweitzer J. A., Madritch M. D., Bailey J. K., LeRoy C. J., Fischer D. G., Rehill B. J., Lindroth R. L., Hagerman A. E., Wooley S. C., Hart S. C., Whitham T. G. From genes to ecosystems: The genetic basis of condensed tannins and their role in nutrient regulation in a *Populus* Model. *Ecosystems.* 2008. Vol. 11, no. 6. P. 1005–1020. doi: 10.1007/s10021-008-9173-9
- Triebwasser D. J., Tharayil N., Preston C. M., Gerard P. D. The susceptibility of soil enzymes to inhibition by leaf litter tannins is dependent on the tannin chemistry, enzyme class and vegetation history. *New Phytol.* 2012. Vol. 196, no. 4. P. 1122–1132. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04346.x

Received November 07, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Артемкина Наталья Александровна

старший научный сотрудник лаб. наземных экосистем, к. х. н.
Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение
Федерального исследовательского центра
«Кольский научный центр РАН»
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл.,
Россия, 184209
эл. почта: n.artemkina@ksc.ru
тел.: (81555) 79252

CONTRIBUTOR:

Artemkina, Natalia

Institute of North Industrial Ecology Problems,
Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences
14a Akademgorodok St., 184209 Apatity, Russia
e-mail: n.artemkina@ksc.ru
tel.: (81555) 79252