

Содержание элементов питания, лигнина и целлюлозы в растениях и лишайниках в высотном градиенте лес — тундра горы Юмечорр Хибинского горного массива*

Н. А. Артёмкина¹, Т. А. Сухарева¹, Е. А. Иванова¹, В. Э. Смирнов²

¹ Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН, Российская Федерация, 184209, Апатиты, Мурманская обл., мкр. Академгородок, 14А

² Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Российская Федерация, 117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

Для цитирования: Артёмкина, Н. А., Сухарева, Т. А., Иванова, Е. А., Смирнов, В. Э. (2023). Содержание элементов питания, лигнина и целлюлозы в растениях и лишайниках в высотном градиенте лес — тундра горы Юмечорр Хибинского горного массива. *Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле*, 68 (1), 153–170. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2023.109>

Представлены результаты исследований химического состава растений и лишайников в высотном градиенте лес — тундра на склоне г. Юмечорр Хибинского горного массива (Мурманская область). Показана видовая специфичность накопления макро- и микроэлементов ассимилирующими органами растений и лишайников в основных высотных поясах. Листья *Betula pubescens* и *Vaccinium myrtillus* наиболее богаты элементами минерального питания. Лишайники характеризуются низким содержанием N, Ca, K, P, Mg, S, а также Zn и Mn и высоким — Fe, Cu, Ni. Показаны изменения в содержании азота, минеральных элементов, вторичных метаболитов в высотном градиенте в ассимилирующих органах растений и лишайников, при переходе от лесного пояса к горно-тундровому. С увеличением высоты произрастания происходит увеличение содержания N в хвое *Pinus sylvestris*, в листьях *Arctostaphylos uva-ursi*, в листьях текущего года *Empetrum hermaphroditum*. Растения, произрастающие в горной тундре и лесотундре, отличаются высоким содержанием K. Содержание Zn также повышается с увеличением абсолютной высоты в хвое/листьях *P. sylvestris*, *B. pubescens*, *V. uliginosum*. При переходе от лесного пояса к горно-тундровому в листьях растений снижается содержание Ca и Mg. В листьях *E. hermaphroditum* минимальные концентрации Mn также выявлены в горной тундре. Содержание лигнина и целлюлозы в листьях кустарничков, за исключением *V. myrtillus*, в поясе хвойных лесов ниже, чем в поясе березовых лесов и тундр. С увеличением абсолютной высоты в Хибинских горах в листьях *B. nana* и *B. pubescens* содержание лигнина возрастает, а целлюлозы практически не изменяется. В хвое *P. sylvestris* наблюдается накопление лигнина в поясе березовых криволесий.

Ключевые слова: горные экосистемы, растения, листья/хвоя, лишайники, элементный состав, лигнин, целлюлоза, Мурманская область.

* Работа выполнена в рамках государственного задания ИППЭС КНЦ РАН № 122022400120-2 «Биоразнообразие и мультифункциональность наземных экосистем Евро-Арктического региона».

1. Введение

Высотные градиенты рассматривают как естественные и долгосрочные аналоги изменения климата (Aerts, 2006). В настоящее время в связи с процессами, обусловленными изменениями климата, к которым относятся, например, восходящее продвижение деревьев (выше лесного пояса), а также кустарничков, формирование более плотных лесов (в поясе лесов) (Шиятов и др., 2005; Wieser et al., 2009), изучение высотных градиентов приобретает особую актуальность, так как они наиболее чувствительны к различным воздействиям (Wieser et al., 2009; Aerts et al., 2012). Химический состав растений является одной из форм биоразнообразия и определяет в значительной степени тип биотического круговорота в экосистеме, где распространены растения (Базилевич и Титлянова, 2008). Взаимосвязи леса и тундры могут проявляться в изменении химического состава растений, произрастающих в данных условиях среды, что оказывает существенное воздействие на формирование почв, циклы углерода и элементов питания (Cornelissen et al., 2007; Orlova et al., 2013; Артёмкина и др., 2016). Горно-тундровые экосистемы характеризуются специфическим химическим составом растений и среды, что обусловлено накоплением мертвых растительных остатков вследствие низких температур, и несоответствием между поступлением опада и скоростью его разложения (Пугачев и Тихменев, 2017). В горной тундре влияние на растения оказывают физико-химические свойства почв, короткий период биологической активности и суровые климатические условия (Proctor et al., 2004). Оценить влияние высотной поясности на биоту можно путем сопоставления элементного состава растений и содержания вторичных метаболитов отдельных высотных поясов в их сопряженности.

Целью работы было исследование содержания углерода, азота, элементов минерального питания, лигнина и целлюлозы в ассимилирующих органах доминирующих растений и талломах лишайников в высотном градиенте лес — тундра г. Юмечорр Хибинского горного массива (Мурманская область).

2. Материалы и методы

Хибины — горный массив, расположенный в северотаежной подзоне Мурманской области. В Хибинах отчетливо выражена высотная смена растительных поясов. Так, лесной пояс на высоте 300–400 м сменяется горно-лесотундровым, на высоте 430–480 м — альпийским (горно-тундровым) и выше 800 м — поясом арктических пустынь (Мананов и Никонов, 1979). Господствующими растительными сообществами Хибин в лесном поясе являются сосновые и еловые леса, в лесотундровом — лишайниковые и кустарничковые березовые редколесья и криволесья, в тундровом — кустарничковые, лишайниковые, моховые группировки (Раменская, 1974; Переверзев, 2004; Куваев, 2006). Изменение климатических показателей по горному профилю определяет характер растительности поясов, а также интенсивность трансформации растительного опада и накопления в почвах органического вещества (Переверзев, 2010).

Горный массив Хибины характеризуется специфическим климатом, отличающимся от соседних низменных районов, и наряду с Ловозерскими горами составляет отдельный климатический район Мурманской области, на который воздейству-

ют циркуляционные факторы атмосферы (Яковлев, 1961). Вегетационный период горных экосистем характеризуется краткостью, относительно низкими температурами и длительным солнечным освещением. Продолжительность периода со среднесуточными температурами выше 0 °С для небольших высот (200–350 м над уровнем моря) центральной части Хибин равна примерно 170 дням, с высотой — значительно уменьшаясь. Вегетационный период длится в среднем 100–105 дней, а в отдельные годы не превышает 90–95 дней. Преобладающие дневные температуры вегетационного периода — 10–12 °С, среднесуточная амплитуда температуры в летние месяцы — примерно 8–10 °С. Начало вегетационного периода, как правило, приходится на первую декаду июня, когда устанавливается среднесуточная температура от 5 °С и выше, хотя еще возможны заморозки до –10 и даже до –15 °С. С середины июня обычно начинается безморозный период, однако заморозки в горах возможны в любой день лета (Шляков, 1961; Шмакова и др., 2008; Боровичёв и Королёва, 2022).

Полевые исследования были проведены в августе 2008 г. в основных растительных сообществах в высотном градиенте лес — тундра на юго-западном склоне г. Юмечорр Хибинского горного массива, где отчетливо выражена смена растительных поясов, соответствующая широтной зональности Мурманской области. Всего заложено четыре пробные площади: в ельнике кустарничково-зеленомошном, сосняке лишайниково-кустарничковом, березовом кустарничковом редколесье и кустарничково-лишайниковой горной тундре. Почвы в тундровом и лесотундровом поясах представлены иллювиально-железистыми подзолами (Carbic Podzols, WRB), в лесном поясе — иллювиально-гумусовыми подзолами (Rustic Podzols, WRB). Характеристика пробных площадей представлена в таблице. Подробное описание почвы на исследуемой территории приводится в работе (Orlova et al., 2013). Состав почвообразующей породы по содержанию Ca, Mn, Mg K, P, Fe в высотном градиенте г. Юмечорр изменяется незначительно (Orlova et al., 2013).

Объектами исследования послужили листья/хвоя различных видов растений: ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), березы карликовой (*Betula nana* L.), вороники (*Empetrum hermaphroditum* Hager.), черники (*Vaccinium myrtillus* L.), голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng), зеленого мха (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), а также талломы напочвенных лишайников (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda, *Flavocetraria nivalis* (L.) Karnef. et Thell). Отбор образцов проводили в пятикратной повторности в поясе еловых и сосновых лесов, березовых криволесий (лесотундр) и тундр. Количество обследованных деревьев на каждой пробной площади составляло 5 шт. Для составления смешанной пробы (повторности) растений напочвенного покрова и лишайников использовали не менее 100 особей каждого вида. В лаборатории хвоя ели и сосны разбиралась на возрастные классы, листья вороники — на листья текущего года и многолетние, брусники — на листья текущего года, зеленые мхи — на текущий прирост и многолетнюю часть. Образцы растений и лишайников высушивали при комнатной температуре, размалывали. Растительные образцы перед химическим анализом не отмывали.

Содержание химических элементов в растительных образцах определяли после разложения концентрированной HNO₃ (мокрое озоление). Концентрации Ca,

Таблица. Характеристика пробных площадей

Тип растительного сообщества	Высота над уровнем моря, м	Доминирующие виды			Почвообразующая порода*	Тип почвы*
		Древесный ярус	Кустарничковый ярус	Лишайниковый и моховой ярусы		
Тундра лишайниково-кустарничковая	437	-	<i>E. hermaphroditum</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>A. uva-ursi</i>	<i>Cetraria sp.</i>	Морена + эловый нефелиновых сие-нитов	Carbic Podzols
Березовое кустарничково-редколесье	372	<i>B. pubescens</i>	<i>E. hermaphroditum</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>V. myrtillus</i> <i>A. uva-ursi</i> , <i>B. nana</i>	<i>C. stellaris</i> , <i>Cetraria sp.</i>	Морена + эловый нефелиновых сие-нитов	Carbic Podzols
Сосняк лишайниково-кустарничковый	351	<i>P. sylvestris</i>	<i>E. hermaphroditum</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>V. myrtillus</i> <i>A. uva-ursi</i> , <i>B. nana</i>	<i>C. stellaris</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	Морена	Rustic Podzols
Ельник кустарничково-зеленомошный	314	<i>P. obovata</i>	<i>E. hermaphroditum</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>A. uva-ursi</i> , <i>B. nana</i>	<i>C. stellaris</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	Морена	Rustic Podzols

* Составлено по: (Orlova et al., 2013).

** Составлено по: (Классификация WRB. Доступно на: <https://www.fao.org/3/13794RU/13794ru.pdf> [Дата доступа 02.09.2022]).

Mg, Al, Fe, Zn, Cu, Ni, Mn определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии; К — методом атомно-эмиссионной спектрометрии; Р — фотоколориметрическим методом (метод Лоури — Лопеса); S — турбодиметрическим методом; N — по методу Кьельдаля; С — по методу Тюрина. Содержание лигнина и целлюлозы определяли путем обработки пробы 72 %-ной H_2SO_4 после предварительного кипячения в растворе ЦТАБ (10 гр цетилтриметиламмония бромид в 1 л 0.5 M H_2SO_4) (Rowland and Roberts, 1994). Суммарное содержание веществ, не переходящих в раствор ЦТАБ, обозначили как ADF (acid-detergent fibre).

Для сравнения содержания химических элементов у разных видов и в листьях/хвое разного возраста использовали непараметрический статистический критерий U-критерия Манна — Уитни в Statistica 13.3. Анализ главных компонент (PCA) выполнен по химическому составу растительных образцов в высотном градиенте лес — тундра с целью выявления основных факторов, влияющих на содержание элементов питания, лигнина и целлюлозы в растениях и лишайниках. Для сравнения химического состава отдельных видов растений и лишайников внутри высотных поясов (лес, лесотундра, тундра) использовали χ -критерий. Расчет главных компонент и χ -критерия выполнялся в среде статистического программирования R (Husson et al., 2017; R Core Team..., 2020).

3. Результаты исследований

Анализ данных методом главных компонент показал, что основными факторами, оказывающими наибольшее влияние на варьирование химического состава растений и лишайников в высотном градиенте лес — тундра, являются видовая принадлежность и возраст ассимилирующих органов. На рис. 1 представлено расположение элементов питания, лигнина и целлюлозы в пространстве первых двух факторов (осей). Первые два фактора объясняют 61.9 % общей вариации и могут отражать существенные направления варьирования химического состава. Первую ось можно интерпретировать как градиент видовой принадлежности (объясняет 40.2 % вариаций данных). Тесные отрицательные корреляции с этой осью проявляет большинство элементов питания N (–0.80), K (–0.80), P (–0.89), Ca (–0.71), Mg (–0.89), Mn (–0.75), Fe (0.72), Zn (–0.62), Ni (0.54), а также отношение N/C (0.92) и лигнин/целлюлоза (–0.59). На ординационной диаграмме выделяются наиболее богатые элементами питания представители рода *Vaccinium* и рода *Betula*.

Вторую ось можно интерпретировать как возрастные особенности химического состава растений. На ординационной диаграмме выделяются листья хвой/листьев *P. obovata*, *P. sylvestris* и *E. hermafroditum*. С этой осью достоверно коррелируют Al (–0.63), Fe (–0.52) и Cu (–0.48), по содержанию которых многолетние ассимилирующие органы листьев *P. sylvestris* и *E. hermafroditum* ($p < 0.05$) достоверно отличаются от растений с листьями текущего года (*B. pubescens*, *B. nana*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*) или с листьями, сохраняющимися на побегах не более двух лет (*A. uva-ursi*).

Элементный состав. Элементный состав растений и лишайников в высотном градиенте лес — тундра представлен в прил. 2.1–2.7¹. Наиболее богаты эле-

¹ Здесь и далее прил. 2.1–2.7 можно найти по электронному адресу: <https://escjournal.spbu.ru/article/view/13785/10273>. Приложения даны в авторской редакции.

ментами минерального питания (Ca, K, P, Mg, Mn, S, Al, Fe, Zn, Cu, Ni) ассимилирующие органы *B. pubescens* и *V. myrtillus*. Среди изучаемых древесных растений листья *B. pubescens* отличаются максимальным содержанием Ca, Mg, Mn, Ni ($p < 0.05$) (прил. 2.2). У представителей хвойных отмечено высокое содержание в ассимилирующих органах калия (*P. obovata*) и алюминия (*P. sylvestris*) ($p < 0.05$) (прил. 2.1 и 2.5). Среди кустарничков наиболее высокие концентрации кальция и марганца отмечены в листьях *V. myrtillus* > *V. uliginosum* > *V. vitis-idea* ($p < 0.05$). Представители рода *Vaccinium* (*V. myrtillus*, *V. uliginosum*) накапливают в листьях повышенные концентрации N, P, Mg ($p < 0.05$) по сравнению с другими исследуемыми видами кустарничков. В отличие от представителей рода *Vaccinium*, в листьях *E. hermaphroditum* выявлены низкие концентрации марганца ($p < 0.05$), что подтверждается литературными данными (Владыченский и Абысова, 2006; Лукина и др., 2008). Листья *A. uva-ursi* характеризуются низкими концентрациями Ca, Mg, S ($p < 0.05$). Особенно следует отметить низкое содержание Mn в листьях *A. uva-ursi*, оно в десятки раз ниже по сравнению с другими исследуемыми кустарничками. В листьях *A. uva-ursi* отмечены высокие концентрации Al и Fe ($p < 0.05$) в тундре, в листьях *V. uliginosum* — Zn ($p < 0.05$) в тундре и лесотундре (прил. 2.3).

Многолетние побеги зеленых мхов характеризуются максимальным содержанием Al и Fe среди всех исследуемых нами видов растений и лишайников ($p < 0.05$). Следует отметить, что в побегах текущего года и многолетних побегах зеленого мха *Pleurozium schreberi*, встречающегося только в лесном поясе, содержание Mn и Zn ($p < 0.05$) выше в еловых лесах по сравнению с сосновыми. Кроме того, содержание K и Cu в побегах текущего года также выше в ельниках, тогда как в многолетних побегах — в сосняках ($p < 0.05$).

В лишайниках выявлены наиболее низкие концентрации N, Ca, K, P, Mg, S ($p < 0.05$) (прил. 2.4).

В листьях исследуемых растений (*V. uliginosum*, *E. hermaphroditum*), представленных в различных поясах, выявлено возрастание содержания K с увеличением абсолютной высоты над уровнем моря, в горной тундре. В листьях *B. pubescens*, *P. sylvestris*, верхней границей распространения которых является березовое криволесье, и в листьях *B. nana* максимальное содержание K наблюдается в березовом криволесье. В талломах лишайников *F. nivalis* и *C. stellaris* при переходе к тундровому поясу и поясу березовых криволесий концентрации K снижаются. Содержание Zn повышается с увеличением абсолютной высоты в хвое/листьях *P. sylvestris*, *B. pubescens*, *V. uliginosum*. В листьях *B. nana* содержание Zn возрастает при переходе от сосновых лесов к лесотундре и снижается в тундре. В хвое *P. sylvestris* при переходе от леса к лесотундре возрастает содержание Al, Fe, Cu, в листьях *V. uliginosum* — Al. В тундровом поясе в листьях кустарничка *A. uva-ursi* и талломах лишайника *F. nivalis* отмечено возрастание концентраций Al, Fe, Ni, Cu.

В древесных растениях с увеличением высоты произрастания отмечено достоверное возрастание концентрации N в хвое *P. sylvestris* и снижение в листьях *B. pubescens*. В листьях кустарничков *A. uva-ursi*, *E. hermaphroditum* (листья текущего года) происходит увеличение содержания N в тундре, а в ассимилирующих органах *V. uliginosum*, *B. nana* содержание N снижается при переходе от пояса сосновых лесов к березовому кустарничковому криволесью. В лишайниках минимальные концентрации азота отмечены в лесотундре (*C. stellaris*) и тундре (*F. nivalis*).

С увеличением абсолютной высоты происходит снижение содержания Са в листьях большинства исследуемых видов растений *B. pubescens*, *B. nana*, *E. hermaphroditum*, *V. myrtillus*, *A. uva-ursi*. Минимальные концентрации Са обнаружены в тундровом поясе и поясе березовых криволесий, максимальные — в лесном поясе. Аналогичные закономерности выявлены в содержании Mg как в листьях растений, так и в талломах лишайника *C. stellaris*. В хвое сосны разного возраста самые низкие концентрации Mg наблюдаются в березовом криволесье. В листьях *E. hermaphroditum* в тундре и в талломах лишайника *C. stellaris* в лесотундре выявлены также минимальные концентрации Mn. С высотой, в поясе тундр и березовых криволесий, также снижается содержание P в листьях *B. pubescens*, *B. nana*, *V. uliginosum*, *E. hermaphroditum* (многолетние листья).

В листьях *V. uliginosum*, *E. hermaphroditum*, талломах лишайника *C. stellaris* показатель C/N достигает максимальных значений в березовом криволесье. У других исследуемых видов растений показатель C/N остается относительно постоянным и не изменяется с высотой. Листья *V. uliginosum*, *V. myrtillus*, *B. nana* и *B. pubescens* характеризовались узкими соотношениями C/N (20–30). Значительно шире показатель C/N был найден в листьях/хвое *A. uva-ursi* (23–68) и *P. sylvestris* (21–70). Максимальные значения C/N были зафиксированы в талломах лишайников (90–202) и многолетних листьях *E. hermaphroditum* (54–120).

Содержание лигнина и целлюлозы. Полученные в нашем исследовании данные по содержанию ADF, лигнина и целлюлозы в различных видах растений представлены в прил. 2.6. Среди изучаемых растений более высокие концентрации лигнина установлены для хвои *P. obovata* — в среднем 14.4% от абсолютно сухого вещества (далее % представлены усредненные значения по всем местообитаниям) и *B. nana* — 12.3–14.6%. В хвое *P. sylvestris* и листьях *B. pubescens* содержание лигнина различается незначительно и составляет 10.3–13.2 и 10.4–12.7% соответственно. Максимальные концентрации целлюлозы характерны для хвои *P. sylvestris* (21.6–24.3%), несколько меньше ее в хвое *P. obovata* (19.2%). В листьях *B. pubescens* и *B. nana* количество целлюлозы сравнимо и составляет 11.2–12.0 и 11.0–11.3% соответственно. По уровню содержания ADF в хвое/листьях растений можно предложить следующий ряд: хвоя *P. sylvestris* (33.1–37.6%) > хвоя *P. obovata* (34.4%) > листья *B. nana* (23.7–25.8%) > листья *B. pubescens* (22.0–24.9%).

Среди исследуемых кустарничков концентрации лигнина также изменялись в зависимости от условий произрастания и варьировали в пределах 7.8–11.5% для *V. myrtillus*, 9.9–16.1% для *V. uliginosum*, 11.5–26.7% для *E. hermaphroditum*, 10.8–11.0% для *A. uva-ursi*. Содержание лигнина было самым высоким в листьях *V. uliginosum* (26.7%), минимальные концентрации зафиксированы для *V. myrtillus* (7.8%). Значительные вариации данных и наибольшее содержание ADF отмечены в *E. hermaphroditum* (20.4–38.5%). Немного меньше ADF в листьях *V. uliginosum* (22.3–30.1%) и еще меньше в листьях *A. uva-ursi* (18.7–19.7%) и листьях *V. myrtillus* (20.2–24.8%).

Содержание лигнина в *Pleurozium schreberi* зафиксировано в диапазоне 18.1–19.9%, целлюлозы примерно в 1.5 раза больше — 29.7–32.1%. Лишайники либо совсем не содержат лигнин и целлюлозу, как в случае с *F. nivalis*, либо концентрации этих элементов незначительны, как у *C. stellaris* (0.3–0.4% для лигнина, 1.1–1.5% для целлюлозы). В еловом лесу концентрация лигнина в *Pleurozium schreberi* выше по сравнению с сосновым.

Данные показали, что в хвое *P. sylvestris* происходит накопление лигнина при увеличении высоты относительно уровня моря. Для листьев *B. nana* и *B. pubescens* максимальное количество лигнина наблюдается в березовом криволесье, минимальное — в лесном поясе.

Установлено, что в листьях *V. uliginosum* происходит значительное повышение количества лигнина и целлюлозы в поясе березовых криволесий по сравнению с другими поясами. В листьях *V. myrtillus* максимальное содержание лигнина также выявлено в лесотундре. В листьях *E. hermaphroditum* наиболее высокие концентрации лигнина выявлены в поясе сосновых лесов. Предельные концентрации ADF в листьях *E. hermaphroditum*, *V. uliginosum* и *A. uva-ursi* обнаружены в кустарничково-лишайниковой горной тундре, что, в свою очередь, указывает на уменьшение количества веществ, растворимых в растворе ЦТАБ (к ним относятся: растворимые в этаноле, растворимые в горячей воде гемицеллюлозы) на этих площадках.

4. Обсуждение результатов

4.1. Элементный состав

Сравнительный анализ химического состава растений и лишайников, произрастающих в разных поясах Хибинского горного массива, показывает видовую специфичность накопления макро- и микроэлементов их ассимилирующими органами. В горнолесном поясе ель является аккумулятором калия среди изучаемых видов растений и лишайника *C. stellaris*. Это согласуется с данными о максимальном вкладе внутреннего биотического цикла в общий круговорот калия в ельниках, несмотря на то что затем калий, как и азот, теряется из экосистемы, биотический цикл не может его удержать (Базилевич и Титлянова, 2008). Представители рода *Betula* (*B. pubescens*, *B. nana*) характеризуются высоким содержанием азота, фосфора и цинка во всех высотных поясах. Концентрации N, Ca, Mg, S, Mn, Zn в листьях *B. pubescens* значительно превышают таковые в хвое сосны и ели.

Способность кустарничков накапливать кальций можно рассматривать как важную адаптацию для формирования оптимального питательного режима в фитоценозах, формирующихся на бедных этим важнейшим элементом питания почвах (Лукина и Никонов, 1996). Кустарнички рода *Vaccinium* аккумулируют в ассимилирующих органах значительное количество марганца, благодаря этому данный элемент вовлекается в активную биологическую миграцию и становится доступным для других растений.

В мохово-лишайниковом ярусе Хибинского горного массива доминирующими представителями напочвенного покрова являются зеленые мхи и лишайники. Они выполняют важную роль в формировании питательного режима бореальных лесов и создают своеобразный экран, эффективно поглощающий и надолго задерживающий элементы питания, поступающие из атмосферы (Лукина и др., 2005). Мхи поддерживают температурный режим почвы, заселяя и закрепляя прежде всего «безжизненный» субстрат, и способствуют накоплению органического вещества в экосистемах (Шмакова и Ермолаева, 2017). В побегах текущего года зеленых мхов горнолесного пояса отмечено высокое содержание N, K, P, Mg, Mn по сравнению с многолетними побегами. Сходные возрастные особенности формирования хи-

мического состава зеленых мхов были выявлены нами ранее для разных типов лесных экосистем Мурманской области (Сухарева, 2018). Зеленые мхи, особенно их многолетние побеги, интенсивнее, чем лишайники, аккумулируют никель и медь. Следует отметить, что содержание азота в зеленых мхах довольно низкое по сравнению с другими видами растений. Зеленые мхи горных экосистем отличаются от зональных ельников и сосняков низким содержанием азота, калия, марганца.

С увеличением высоты над уровнем моря не только изменяются условия произрастания для растений, а соответственно меняется характер растительности, но и трансформируется элементный состав ассимилирующих органов. Растения в высотном градиенте лес — тундра демонстрируют разнонаправленные изменения в накоплении азота в листьях. Возрастание содержания азота с увеличением высоты ранее наблюдали в хвое *Picea abies* (Oleksyn et al., 1998) и в хвое/листьях других видов растений, произрастающих в Андах (Боливия) (Hoch and Körner, 2005), в Андах (Перу) (Fisher et al., 2013) и Гималаях (Li et al., 2008). Кёрнер (Körner, 1989) при изучении более 150 видов растений из девяти различных горных экосистем, охватывающих большинство климатических зон, обнаружил, что содержание азота в хвое/листьях возрастало с увеличением высоты. Напротив, в некоторых работах показано, что содержание азота в хвое/листьях уменьшается с высотой в пределах высотных поясов, но различия между химическим составом растений не были статистически существенными (Richardson, 2004). Значительное уменьшение концентрации азота с высотой было зафиксировано для растений тропических горных лесов в Эквадоре (Soethe et al., 2008).

Достоверных изменений в концентрации общего углерода в хвое/листьях растений с увеличением высоты не выявлено, за исключением *P. sylvestris*, в однолетней хвое которой максимальные концентрации углерода обнаружены в березовом криволесье. Для характеристики мобильного углерода обычно используют показатели содержания неструктурных составов, содержащих углерод (неструктурные карбогидраты (non-structural carbohydrates (NSC)): крахмал, низкомолекулярные сахара, а также липиды). На основании этих данных установлено, что с увеличением высоты не происходит никакого истощения запасов углерода в растениях, а в большинстве случаев концентрации неструктурных карбогидратов даже увеличиваются. Причем такая зависимость была отмечена, как для лиственных, так и для хвойных растений, произрастающих в различных климатических зонах (тропической, умеренной и арктической) (Hoch and Körner, 2012).

Увеличение концентрации калия в листьях в высотном градиенте лес — тундра, вероятно, стимулирует процессы лигнификации. Это было показано для хвой *Picea abies* в условиях щелочного загрязнения (Mandre, 2002). Наши результаты показали тесную положительную связь между концентрациями лигнина и калия только в листьях *V. uliginosum* ($r=0.73$, $n=24$). Более слабая связь характерна для хвой *P. sylvestris* ($r=0.52$, $n=15$), листьев *E. hermaphroditum* ($r=0.49$, $n=20$) и *B. nana* ($r=0.49$, $n=20$).

Снижение содержания калия, магния, марганца и фосфора в листьях/хвое растений с увеличением абсолютной высоты согласуется с данными других исследователей. Об уменьшении минеральных элементов фосфора, калия кальция и магния с высотой сообщали для хвой *Picea rubens* Sarg. и *Abies balsamea* [L.] Mill, произрастающих на северо-востоке США (Friedland et al., 1988; Richardson, 2004).

В листьях растений восточного склона Анд в южном Эквадоре с увеличением высоты снижалось содержание фосфора, калия и серы, а также кальция и магния, однако для двух последних элементов различия были незначительны (Soethe et al., 2008).

Согласно современным представлениям, основным источником минерального питания растений с корневой стратегией питания является органогенный горизонт. Показано, что с увеличением абсолютной высоты в подгоризонте FH органогенного горизонта почвы достоверно ($p < 0.05$) снижаются концентрации кальция, магния, калия и фосфора (прил. 2.7). Ранее проведенные исследования химического состава почв в высотном градиенте лес — тундра на склоне г. Юмечорр Хибинского горного массива показали, что растения оказывают значительное влияние на питательный статус почвы. Обнаружены тесные положительные корреляции между содержанием биодоступных кальция, магния и фосфора в органогенных горизонтах почвы и концентрациями этих элементов в растениях в высотном градиенте лес — тундра. Выявленные закономерности позволяют предположить, что более высокие концентрации элементов питания в растениях березовых и еловых лесов по сравнению с малозольными лишайниками, доминирующими в тундре, объясняют высокую концентрацию кальция, магния и фосфора в органогенных горизонтах почвы горнолесного пояса (Orlova et al., 2013).

4.2. Содержание лигнина и целлюлозы

Полученные в нашем исследовании данные по содержанию ADF, лигнина и целлюлозы в различных видах растений частично или полностью согласуются с данными более ранних исследований: для хвои, *Picea abies* (Gallet and Lebreton, 1995), *P. sylvestris*, для листьев *B. pubescens*, *V. myrtillus*, *E. hermaphroditum* (Wardle et al., 2003), *B. nana* (Straková et al., 2010), *V. uliginosum* (Gehrke et al., 1995), *A. uva-ursi* (Severson and Uresk, 1988), а также для зеленого мха *Pleurozium schreberi* (Wardle et al., 2003) и лишайника *C. stellaris* (Josefsen et al., 1996). Виды рода *Vaccinium* концентрируют в большом количестве вторичные метаболиты (фенольные соединения) (Артёмкина, 2010).

Результаты исследования указывают на значительные изменения в содержании лигнина в зависимости от высоты над уровнем моря в большинстве исследованных видов растений. Увеличение концентрации лигнина на определенных высотах может быть связано с ухудшением условий произрастания растений (например, с усилением ветра, понижением температуры) и/или с влиянием озона и УФ-излучения (Zagoskina et al., 2003; Moura et al., 2010). Также известно, что лигнификацию в тканях растений может вызвать снижение питательного статуса почв (Sariyildiz and Anderson, 2006). В литературе недостаточно данных по содержанию структурных компонентов (лигнина и целлюлозы) хвои/листьев растений для высотных градиентов, и они противоречивы. В одних работах сообщается о повышении концентрации лигнина с увеличением высоты (Blanco et al., 2011), в других — представлены противоположные результаты (Richardson, 2004). В некоторых исследованиях (Gallet and Lebreton, 1995) показаны как уменьшение, так и увеличение содержания лигнина с изменением высоты для различных видов растений, в частности для *Picea abies* и *V. myrtillus*.

Большинство исследуемых видов растений представлены в сосняке лишайниково-кустарничковом и березовом кустарничковом криволесье (по девять видов). Здесь показатель отношения лигнин/целлюлоза (в значительной степени определяет в дальнейшем скорость разложения опада в первой фазе) уменьшается в следующем порядке: *E. hermaphroditum* > *B. nana* ≈ *A. uva-ursi* > *V. uliginosum* > *B. pubescens* > *P. obovata* > *V. myrtillus* > *Pleurozium schreberi* > *P. sylvestris* > *C. stellaris*. Еще один показатель, лигнин/азот, может выступать как индикатор динамики азота в процессах трансформации и формирования органического вещества почвы (Osono and Takeda, 2004). В нашем исследовании показатели лигнин/азот были определены в диапазоне от 0.7 до 35.8, с самыми большими значениями для *Pleurozium schreberi* (33.1–35.8). Узкие показатели лигнин/азот найдены для листьев/хвои растений. Например, для хвои *P. sylvestris* (7.6–9.6) и листьев *B. pubescens* (9.8). Непосредственно в опаде соотношение лигнин/азот значительно расширяется (> 25 для растений бореальных лесов) (Osono and Takeda, 2004).

Химический состав растений во многом определяется влиянием высотного градиента, который выражается в смене высотных поясов от подножия до вершин гор и видовыми особенностями биоты. Эти факторы обуславливают химические особенности органогенных горизонтов почвы и интенсивность поглощения растениями органогенных и минеральных элементов, аккумуляцию их в ассимилирующих органах.

5. Заключение

Проведенные исследования позволили выявить особенности химического состава растений и лишайников, произрастающих в высотном градиенте лес — тундра г. Юмечорр Хибинского горного массива. Важнейшим фактором, оказывающим влияние на химический состав листьев, является видовая принадлежность. Листья березы (*B. pubescens*) содержат более высокие концентрации минеральных элементов (Mg, K, P, Mn и Zn), чем ассимилирующие органы хвойных деревьев (*P. sylvestris* и *P. obovata*). Среди кустарничков наибольшие концентрации Ca в высотном градиенте лес — тундра отмечены в листьях *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, последние также накапливают Zn. Для листьев *A. uva-ursi* свойственны низкие концентрации Ca, Mg и особенно Mn. Многолетние побеги *Pleurozium schreberi* характеризуются максимальными концентрациями Al, Fe, Cu и Ni среди всех исследуемых нами видов растений и лишайников. Зеленые мхи интенсивнее, чем лишайники, аккумулируют Ni и Cu, особенно многолетние побеги. Лишайники характеризуются самым низким содержанием N, Ca, K, P, Mg, Mn, S и высоким — Al, Fe.

Выявлены изменения химического состава растений и лишайников в условиях высотного градиента, которые носят разнонаправленный характер у различных видов. С увеличением высоты произрастания обнаружено увеличение содержания N в хвое *P. sylvestris* и снижение в листьях *B. pubescens*. В листьях кустарничков *A. uva-ursi*, *E. hermaphroditum* (листья текущего года) наблюдается увеличение содержания N в тундровом поясе, а в ассимилирующих органах *V. uliginosum*, *B. nana* содержание N снижается при переходе от пояса сосновых лесов к березовому криволесью. В листьях растений, представленных в различных поясах (*V. uliginosum*, *E. hermaphroditum*), содержание K также увеличивается в горной тундре и лесотун-

дре. Содержание Zn повышается с увеличением абсолютной высоты в хвое/листьях *P. sylvestris*, *B. pubescens*, *V. uliginosum*. В лишайниках минимальные концентрации N и K выявлены в лесотундре (*C. stellaris*) и тундре (*F. nivalis*).

С увеличением абсолютной высоты наблюдается снижение содержания Са в листьях большинства исследуемых видов растений: *B. pubescens*, *B. nana*, *E. hermaphroditum*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *A. uva-ursi*. Аналогичные закономерности выявлены в отношении содержания Mg и P во всех исследуемых видах растений. В горной тундре минимальное содержание Mn обнаружено в листьях *A. uva-ursi*.

В хвое *P. sylvestris* выявлено накопление лигнина и целлюлозы, а также их суммы при увеличении высоты над уровнем моря. Для листьев *B. nana* и *B. pubescens* максимальное количества лигнина наблюдается в березовом криволесье, минимальное — в горнолесном поясе. Установлено, что в листьях *V. uliginosum* происходит значительное повышение количества лигнина в поясе березовых редколесий и тундры. Максимальное содержание лигнина в листьях *E. hermaphroditum* выявлено в поясе сосновых лесов. Концентрации лигнина и целлюлозы в листьях *A. uva-ursi* возрастают в горнотундровом поясе.

Установлено, что основными факторами, оказывающими наибольшее влияние на химический состав растений и лишайников в высотном градиенте лес — тундра, являются видовая принадлежность и возраст ассимилирующих органов.

Литература

- Артёмкина, Н. А. (2010). Содержание фенольных соединений в *V. vitis-idaea* L. сосновых лесов Кольского полуострова. *Химия растительного сырья*, 3, 153–160.
- Артёмкина, Н. А., Орлова, М. А., Лукина, Н. В. (2016). Химический состав хвои *Juniperus sibirica* (CUPRESSACEAE) в экотоне лес — тундра, Хибинские горы. *Экология*, 4, 243–250. <https://doi.org/10.7868/S0367059716040077>
- Базилевич, Н. И. и Тиглянова, А. А. (2008). *Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах*. Новосибирск: Изд-во СО РАН.
- Боровичёв, Е. А. и Королёва, Н. Е., под ред. (2022). *Хибины: природа и человек*. СПб.: Свое издательство.
- Владыченский, А. С. и Абысова, О. Н. (2006). Элементный состав растительных сообществ горнотундрового пояса юго-западной части Хибин. *Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение*, 4, 10–18.
- Куваев, В. Б. (2006). *Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов*. М.: Т-во научных изданий КМК.
- Лукина, Н. В. и Никонов, В. В. (1996). Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. В 2 ч. Ч. 2. Апатиты: КНЦ РАН.
- Лукина, Н. В., Полянская, Л. М., Орлова, М. А. (2008). *Питательный режим почв северотаежных лесов*. М.: Наука.
- Лукина, Н. В., Сухарева, Т. А., Исаева, Л. Г. (2005). *Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах*. М.: Наука.
- Манаков, К. Н. и Никонов, В. В. (1979). Закономерности биологического круговорота минеральных элементов и почвообразование в биогеоценозах трех горно-растительных поясов. В: *Почвообразование в биогеоценозах трех горно-растительных поясов Хибинских гор*. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 65–94.
- Переверзев, В. Н. (2004). *Лесные почвы Кольского полуострова*. М.: Наука.
- Переверзев, В. Н. (2010). Генетические особенности почв природных поясов Хибинских гор (Кольский полуостров). *Почвоведение*, 5, 548–557.

- Пугачев, А. А. и Тихменев, Е. А. (2017). Консервация растительного вещества и почвообразование в экосистемах зональных тундр крайнего северо-востока Азии. *Arctic Environmental Research*, 3, 255–264. <https://doi.org/10.17238/issn2541-8416.2017.17.3.255>
- Раменская, М. Л. (1974). К типологии лесотундровых и горных березняков. *Ботанические исследования в Субарктике*. Апатиты: Кол. фил. АН СССР.
- Сухарева, Т. А. (2018). Элементный состав зеленых мхов фоновых и техногенно нарушенных территорий. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*, 3 (172), 89–96. <https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.130>
- Шиятов, С. Г., Терентьев, М. М., Фомин, В. В. (2005). Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале. *Экология*, 2, 83–90.
- Шляков, Р. Н. (1961). *Флора листостебельных мхов Хибинских гор*. Мурманск: Мурманское книжн. изд-во.
- Шмакова, Н. Ю. и Ермолаева, О. В. (2017). Рост и накопление массы *Polytrichum commune* в лесном поясе Хибин. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*, 6 (167), 38–44.
- Шмакова, Н. Ю., Ушакова, Г. И., Костюк, В. И. (2008). *Горно-тундровые сообщества Кольской Субарктики (эколого-физиологический аспект)*. Апатиты: КНЦ РАН.
- Яковлев, Б. А. (1961). *Климат Мурманской области*. Мурманск: Мурманское книжн. изд-во.
- Aerts, R. (2006). The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 94 (4), 713–724.
- Aerts, R., van Bodegom, P. M., Cornelissen, J. H. C. (2012). 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*, 196 (1), 181–188.
- Blanco, J. A., Imbert, J. B., Castillo, F. J. (2011). Thinning affects *Pinus sylvestris* needle decomposition rates and chemistry differently depending on site conditions. *Biogeochemistry*, 106, 3, 397–414.
- Cornelissen, J. H. C., van Bodegom, P. M., Aerts, R., Callaghan, T. V., van Logtestijn, R. S. P., Alatalo, J., Chapin, F. S., Gerdol, R., Gudmundsson, J., Gwynn-Jones, D., Hartley, A. E., Hik, D. S., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I. S., Karlsson, S., Klein, J. A., Laundre, J., Magnusson, B., Michelsen, A., Molau, U., Onipchenko, V. G., Quested, H. M., Sandvik, S. M., Schmidt, I. K., Shaver, G. R., Solheim, B., Soudzilovskaia, N. A., Stenström, A., Tolvanen, A., Totland, Ø., Wada, N., Welker, J. M., Zhao, X., Team, M. O. L. (2007). Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 10, 7, 619–627. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01051.x>
- Fisher, J. B., Malhi, Y., Torres, I. C., Metcalfe, D. B., van de Weg, M. J., Meir, P., Silva-Espejo, J. E., Huasco, W. H. (2013). Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, 172, 3, 889–902.
- Friedland, A. J., Hawley, G. J., Gregory, R. A. (1988). Red spruce (*Picea rubens* Sarg.) foliar chemistry in Northern Vermont and New York, USA. *Plant and Soil*, 105, 189–193.
- Gallet, C. and Lebreton, P. (1995). Evolution of phenolic patterns in plants and associated litters and humus of a mountain forest ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 157–165.
- Gehrke, C., Johanson, U., Callaghan, T. V., Chadwick, D., Robinson, C. H. (1995). The impact of enhanced ultraviolet-B radiation on litter quality and decomposition processes in *Vaccinium* leaves from the Subarctic. *Oikos*, 72 (2), 213–222.
- Hoch, G. and Körner, C. (2005). Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 19 (6), 941–951.
- Hoch, G. and Körner, C. (2012). Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 8, 861–871.
- Husson, F., Le, S., Pages, J. (2017). *Exploratory multivariate analysis by example using R*. Chapman & Hall/CRC.
- Josefsen, T. D., Aagnes, T. H., Mathiesen, S. D. (1996). Influence of diet on the morphology of the ruminal papillae in reindeer calves (*Rangifer tarandus tarandus* L.). *Rangifer*, 16 (3), 119–128.
- Körner, C. (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81 (3), 379–391.
- Li, M. H., Xiao, W. F., Shi, P. L., Wang, S. G., Zhong, Y. D., Liu, X. L., Wang, X. D., Cai, X. H., Shi, Z. M. (2008). Nitrogen and carbon source–sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. *Plant, Cell and Environment*, 31 (10), 1363–1521.
- Mandre, M. (2002). Relationships between lignin and nutrients in *Picea abies* L. under alkaline air pollution. *Water, Air and Soil Pollution*, 133 (1–4), 363–379.

- Moura, J. C. M. S., Bonine, C. A. V., Viana, J. O. F., Dornelas, M. C., Mazzafera, P. (2010). Abiotic and Biotic Stresses and Changes in the Lignin Content and Composition in Plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52 (4), 360–376. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00892.x>
- Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M. G., Zytkowski, R., Reich, P. B., Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, 12 (4), 573–590.
- Orlova, M. A., Lukina, N. V., Tutubalina, O. V., Smirnov, V. E., Isaeva, L. G., Hofgaard, A. (2013). Soil nutrient's spatial variability in forest–tundra ecotones on the Kola Peninsula, Russia. *Biogeochemistry*, 113 (1–3), 283–305. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9756-6>
- Osono, T. and Takeda, H. (2004). Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species. *Ecological Research*, 19 (6), 593–602.
- Proctor, J., Alexeeva–Popova, N. V., Kravkina, I. M., Yurtsev, B. A., Drozdova, I. V., Kataeva, M. N. (2004). Arctic ultramafics: new investigations on Polar Ural vegetation. In: *Proc. Int. Congress on ultramafic (serpentine) ecology. Ultramafics rocks: their soils, vegetation and fauna*. London: Science reviews, 121–135.
- R Core Team. R. (2020). *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. [online] Austria, Vienna. Available at: <http://www.R-project.org> [Accessed 02.09.2022].
- Richardson, A. D. (2004). Foliar chemistry of balsam fir and red spruce in relation to elevation and the canopy light gradient in the mountains of the northeastern United States. *Plant and Soil*, 260 (1–2), 291–299.
- Rowland, A. P. and Roberts, J. D. (1994). Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid-detergent fibre methods. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 25 (3–4), 269–277.
- Sariyildiz, T. and Anderson, J. M. (2006). Intra-specific variation in cell wall constituents of needle age classes of *Pinus sylvestris* in relation to soil fertility status in Southwest England. *Silva Fennica*, 40 (1), 15–26.
- Severson, K. E. and Uresk, D. W. (1988). Influence of ponderosa pine overstory on forage quality in the Black Hills, South Dakota. *Western North American Naturalist*, 48 (1), 78–82.
- Soethe, N., Lehmann, J., Engels, C. (2008). Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 24 (4), 397–406.
- Straková, P., Anttila, J., Spetz, P., Kitunen, V., Tapanila, T., Laiho, R. (2010). Litter quality and its response to water level drawdown in boreal peatlands at plant species and community level. *Plant and Soil*, 335 (1–2), 501–520. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0447-6>
- Wardle, D. A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O., Gallet, C. (2003). Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 35 (6), 827–835. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00118-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00118-4)
- Wieser, G., Matyssek, R., Luzian, R., Zwerger, P., Pindur, P., Oberhuber, W., Gruber, A. (2009). Effects of atmospheric and climate change at the timberline of the Central European Alps. *Annals of Forest Science*, 66 (4), 402.
- Zagoskina, N. V., Dubravina, G. A., Alyavina, A. K., Goncharuk, E. A. (2003). Effect of ultraviolet (UV-B) radiation on the formation and localization of phenolic compounds in tea plant callus cultures. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50 (2), 270–275. <https://doi.org/10.1023/A:1022945819389>

Статья поступила в редакцию 17 июня 2022 г.
Статья рекомендована к печати 9 января 2023 г.

Контактная информация:

Артёмкина Наталья Александровна — n.artemkina@ksc.ru
Сухарева Татьяна Алексеевна — s.tat.a@mail.ru
Иванова Екатерина Александровна — ea.ivanova@ksc.ru
Смирнов Вадим Эдуардович — vesmirnov@gmail.com

The content of nutrients, lignin and cellulose in plants and lichens in the forest-tundra gradient of the Khibiny mountain massif*

N. A. Artemkina¹, T. A. Sukhareva¹, E. A. Ivanova¹, V. E. Smirnov²

¹ Institute of the North Industrial Ecology Problems of the Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences,

14A, Akademgorodok, Murmansk Region, Apatity, 184209, Russian Federation

² Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, 84/32, Profsoyuznaya ul., 117997, Moscow, Russian Federation

For citation: Artemkina, N. A., Sukhareva, T. A., Ivanova, E. A., Smirnov, V. E. (2023). The content of nutrients, lignin and cellulose in plants and lichens in the forest-tundra gradient of the Khibiny mountain massif. *Vestnik of Saint Petersburg University. Earth Sciences*, 68 (1), 153–170. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2023.109> (In Russian)

The results of studies of the chemical composition of plants and lichens in the altitude gradient on the slope of Yumechorr of the Khibiny mountain massif (Murmansk Region) are presented. The species specificity of the accumulation of macro- and microelements by the assimilating organs of plants and lichens in the in the main altitude zones is shown. The leaves of *Betula pubescens* and *Vaccinium myrtillus* are the most rich of elements of mineral nutrition. Lichens are characterized by a low content of N, Ca, K, P, Mg, S, as well as Zn and Mn and high — Fe, Cu, Ni. In spruce and pine needles, similar patterns of the distribution of elements by age classes were revealed. Changes in the content of nitrogen, mineral elements, secondary metabolites in the altitude gradient in the assimilating organs of plants and lichens, during the transition from the forest belt to the mountain forest, have been established. It has been established that with increasing growth height, the N content increases in *Pinus sylvestris* needles, in the leaves of *Arctostaphylos uva-ursi*, in the leaves of the current year *Empetrum hermaphroditum*. Plants growing in the mountain tundra and forest tundra are characterized by a high content of K. The Zn content also increases with increasing absolute height in the conifers/leaves of *P. sylvestris*, *B. pubescens*, *V. uliginosum*. During the transition from the forest belt to the mountain tundra, the content of Ca and Mg decreases in plant leaves. In the leaves of *E. hermaphroditum*, minimal concentrations of Mn were also detected in the mountain tundra. The content of lignin and cellulose in the leaves of shrubs, with the exception of *V. myrtillus*, in the belt of coniferous forests is lower than in the belt of birch forests and tundra. The content of lignin in the leaves of *B. nana* and *B. pubescens* increases, and cellulose practically does not change with an increase in absolute height in the Khibiny Mountains. Accumulation of lignin is observed in needles of *P. sylvestris* in the belt of birch woodlands.

Keywords: mountain ecosystems, plants, leaves/needles, lichens, elemental composition, lignin, cellulose, Murmansk Region.

References

- Aerts, R. (2006). The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 94 (4), 713–724.
- Aerts, R., van Bodegom, P.M., Cornelissen, J.H.C. (2012). 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*, 196 (1), 181–188.

* The work was carried out within the framework of the state task of the Institute of the North Industrial Ecology Problems of the Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences no. 122022400120-2 “Biodiversity and multifunctionality of terrestrial ecosystems of the Euro-Arctic region”.

- Artemkina, N. A. (2010). The content of phenolic compounds in *V. vitis-idaea* L. pine forests of the Kola Peninsula. *Chemistry of plant raw materials*, 3, 153–160. (In Russian)
- Artemkina, N. A., Orlova, M. A., Lukina, N. V. (2016). Chemical composition of *Juniperus sibirica* (CUPRESSACEAE) needles in the forest-tundra ecotone, Khibiny Mountains. *Ecology*, 4, 243–250. <https://doi.org/10.7868/S0367059716040077> (In Russian)
- Bazilevich, N. I. and Titlyanova, A. A. (2008). *Biotic cycling on five continents: nitrogen and ash elements in natural terrestrial ecosystems*. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Press. (In Russian)
- Blanco, J. A., Imbert, J. B., Castillo, F. J. (2011). Thinning affects *Pinus sylvestris* needle decomposition rates and chemistry differently depending on site conditions. *Biogeochemistry*, 106 (3), 397–414.
- Borovichev, E. A. and Koroleva, N. E., eds (2022). *Khibiny: nature and man*. St. Petersburg: Svoyo izdatel'stvo Publ. (In Russian)
- Cornelissen, J. H. C., van Bodegom, P. M., Aerts, R., Callaghan, T. V., van Logtestijn, R. S. P., Alatalo, J., Chapin, F. S., Gerdol, R., Gudmundsson, J., Gwynn-Jones, D., Hartley, A. E., Hik, D. S., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I. S., Karlsson, S., Klein, J. A., Laundre, J., Magnusson, B., Michelsen, A., Molau, U., Onipchenko, V. G., Queded, H. M., Sandvik, S. M., Schmidt, I. K., Shaver, G. R., Solheim, B., Soudzilovskaia, N. A., Stenström, A., Tolvanen, A., Totland, Ø., Wada, N., Welker, J. M., Zhao, X., Team, M. O. L. (2007). Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 10 (7), 619–627. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01051.x>
- Fisher, J. B., Malhi, Y., Torres, I. C., Metcalfe, D. B., van de Weg, M. J., Meir, P., Silva-Espejo, J. E., Huasco, W. H. (2013). Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, 172 (3), 889–902.
- Friedland, A. J., Hawley, G. J., Gregory, R. A. (1988). Red spruce (*Picea rubens* Sarg.) foliar chemistry in Northern Vermont and New York, USA. *Plant and Soil*, 105, 189–193.
- Gallet, C. and Lebreton, P. (1995). Evolution of phenolic patterns in plants and associated litters and humus of a mountain forest ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 157–165.
- Gehrke, C., Johanson, U., Callaghan, T. V., Chadwick, D., Robinson, C. H. (1995) The impact of enhanced ultraviolet-B radiation on litter quality and decomposition processes in *Vaccinium* leaves from the Subarctic. *Oikos*, 72 (2), 213–222.
- Hoch, G. and Körner, C. (2005). Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 19 (6), 941–951.
- Hoch, G. and Körner, C. (2012). Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography*, 21 (8), 861–871.
- Husson, F., Le, S., Pages, J. (2017). *Exploratory multivariate analysis by example using R*. Chapman & Hall/CRC.
- Josefsen, T. D., Aagnes, T. H., Mathiesen, S. D. (1996). Influence of diet on the morphology of the ruminal papillae in reindeer calves (*Rangifer tarandus tarandus* L.). *Rangifer*, 16 (3), 119–128.
- Körner, C. (1989). The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81 (3), 379–391.
- Kuvaev, V. B. (2006). *Flora of the subarctic mountains of Eurasia and the altitudinal distribution of its species*. Moscow: T-vo nauchnyh izdaniy KMK Publ. (In Russian)
- Li, M. H., Xiao, W. F., Shi, P. L., Wang, S. G., Zhong, Y. D., Liu, X. L., Wang, X. D., Cai, X. H., Shi, Z. M. (2008). Nitrogen and carbon source–sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. *Plant, Cell and Environment*, 31 (10), 1363–1521.
- Lukina, N. V. and Nikonov, V. V. (1996). *Biogeochemical cycles in the forests of the North under conditions of aerotechnogenic pollution*. In 2 pts. Pt 2. Apatity: KSC RAS Publ. (In Russian)
- Lukina, N. V., Polyanskaya, L. M., Orlova, M. A. (2008). *Nutrient regime of soils in northern taiga forests*. Moscow: Nauka Publ. (In Russian)
- Lukina, N. V., Sukhareva, T. A., Isaeva, L. G. (2005). *Technogenic digressions and restoration successions in northern taiga forests*. Moscow: Nauka Publ. (In Russian)
- Manakov, K. N. and Nikonov, V. V. (1979). Patterns of the biological cycle of mineral elements and soil formation in biogeocenoses of three mountain-vegetation belts. In: *Soil formation in biogeocenoses of three mountain-vegetation belts of the Khibiny Mountains*. Apatity: Kola Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR Press, 65–94. (In Russian)
- Mandre, M. (2002). Relationships between lignin and nutrients in *Picea abies* L. under alkaline air pollution. *Water, Air and Soil Pollution*, 133 (1–4), 363–379.

- Moura, J. C. M. S., Bonine, C. A. V., Viana, J. O. F., Dornelas, M. C., Mazzafera, P. (2010). Abiotic and Biotic Stresses and Changes in the Lignin Content and Composition in Plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52 (4), 360–376. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00892.x>
- Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M. G., Zytowski, R., Reich, P. B., Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, 1998, 12 (4), 573–590.
- Orlova, M. A., Lukina, N. V., Tutubalina, O. V., Smirnov, V. E., Isaeva, L. G., Hofgaard, A. (2013). Soil nutrient's spatial variability in forest–tundra ecotones on the Kola Peninsula, Russia. *Biogeochemistry*, 113 (1–3), 283–305. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9756-6>
- Osono, T. and Takeda, H. (2004). Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species. *Ecological Research*, 19 (6), 593–602.
- Pereverzev, V. N. (2004). *Forest soils of the Kola Peninsula*. Moscow: Nauka Publ. (In Russian)
- Pereverzev, V. N. (2010). Genetic features of soils in natural belts of the Khibiny Mountains (Kola Peninsula). *Soil Science*, 5, 548–557. (In Russian)
- Proctor, J., Alexeeva-Popova, N. V., Kravkina, I. M., Yurtsev, B. A., Drozdova, I. V., Kataeva, M. N. (2004). Arctic ultramafics: new investigations on Polar Ural vegetation. In: *Proc. Int. Congress on ultramafic (serpentine) ecology. Ultramafics rocks: their soils, vegetation and fauna*. London: Science reviews, 121–135.
- Pugachev, A. A. and Tikhmenev, E. A. (2017). Conservation of plant matter and soil formation in the ecosystems of the zonal tundra of the extreme northeast of Asia. *Arctic Environmental Research*, 3, 255–264. <https://doi.org/10.17238/issn2541-8416.2017.17.3.255>. (In Russian)
- R Core Team. R: (2020). *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. [online] Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org> [Accessed 02.09.2022].
- Ramenskaya, M. L. (1974). On the typology of forest-tundra and mountain birch forests. In: *Botanical research in the Subarctic*. Apatity: Kola Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR Press. (In Russian)
- Richardson, A. D. (2004). Foliar chemistry of balsam fir and red spruce in relation to elevation and the canopy light gradient in the mountains of the northeastern United States. *Plant and Soil*, 260 (1–2), 291–299.
- Rowland, A. P. and Roberts, J. D. (1994). Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid-detergent fibre methods. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 25 (3–4), 269–277.
- Sariyildiz, T. and Anderson, J. M. (2006). Intra-specific variation in cell wall constituents of needle age classes of *Pinus sylvestris* in relation to soil fertility status in Southwest England. *Silva Fennica*, 40 (1), 15–26.
- Severson, K. E. and Uresk, D. W. (1988). Influence of ponderosa pine overstory on forage quality in the Black Hills, South Dakota. *Western North American Naturalist*, 48 (1), 78–82.
- Shiyatov, S. G., Terentiev, M. M., Fomin, V. V. (2005). Spatial-temporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals. *Ecology*, 2, 83–90. (In Russian)
- Shlyakov, R. N. (1961). *Flora of leaf mosses in the Khibiny Mountains*. Murmansk: Murmanskoe knizhno-izd-vo Publ. (In Russian)
- Shmakova, N. Yu. and Ermolaeva, O. V. (2017). Growth and mass accumulation of Polytrichum commune in the Khibiny forest belt. *Scientific Notes of the Petrozavodsk State University*, 6 (167), 38–44. (In Russian)
- Shmakova, N. Yu., Ushakova, G. I., Kostyuk, V. I. (2008). *Mountain-tundra communities of the Kola Subarctic (ecological and physiological aspect)*. Apatity: KSC RAS Publ. (In Russian)
- Soethe, N., Lehmann, J., Engels, C. (2008). Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 24 (4), 397–406.
- Straková, P., Anttila, J., Spetz, P., Kitunen, V., Tapanila, T., Laiho, R. (2010). Litter quality and its response to water level drawdown in boreal peatlands at plant species and community level. *Plant and Soil*, 335 (1–2), 501–520. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0447-6>
- Sukhareva, T. A. (2018). Elemental composition of green mosses in background and technogenic disturbed areas. *Scientific Notes of Petrozavodsk State University*, 3 (172), 89–96. <https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.130> (In Russian)
- Vladychenskiy, A. S. and Abysova, O. N. (2006). Elemental composition of plant communities of the mountain tundra belt of the southwestern part of the Khibiny. *Bulletin of the Moscow University. Series 17. Soil Science*, 4, 10–18.

- Wardle, D. A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O., Gallet, C. (2003). Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 35 (6), 827–835. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00118-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00118-4)
- Wieser, G., Matyssek, R., Luzian, R., Zwerger, P., Pindur, P., Oberhuber, W., Gruber, A. (2009). Effects of atmospheric and climate change at the timberline of the Central European Alps. *Annals of Forest Science*, 66 (4), 402.
- Yakovlev, B. A. (1961). *Climate of the Murmansk region*. Murmansk: Murmanskoe knizhn. izd-vo Publ. (In Russian)
- Zagoskina, N. V., Dubravina, G. A., Alyavina, A. K., Goncharuk, E. A. (2003). Effect of ultraviolet (UV-B) radiation on the formation and localization of phenolic compounds in tea plant callus cultures. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50 (2), 270–275. <https://doi.org/10.1023/A:1022945819389>

Received: June 17, 2022
Accepted: January 9, 2023

Authors' information:

Natalia A. Artemkina — n.artemkina@ksc.ru
Tatyana A. Sukhareva — s.tat.a@mail.ru
Ekaterina A. Ivanova — ea.ivanova@ksc.ru
Vadim E. Smirnov — vesmirnov@gmail.com