

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 631.417.1+630*114.351

**ВЛИЯНИЕ ПРОМОРАЖИВАНИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ
ВОДОРАСТВОРИМОГО ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА
В ПОДСТИЛКАХ***

© 2012 г. **И. В. Токарева, С. Г. Прокушкин, А. С. Прокушкин**

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
660036 Красноярск, Академгородок
E-mail: gavrilenko@ksc.krasn.ru,
Поступила в редакцию 24.05.2010 г.*

Исследовано влияние постоянного и переменного промораживания подстилок на содержание в них водоекстрагируемого органического углерода (ВЭОУ). Отмечено, что температура $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ не является ингибирующей для микробного сообщества, в результате чего происходит снижение содержания ВЭОУ. При более низких температурах (от -10 до $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$) наблюдается увеличение его содержания. При этом, чем продолжительнее период воздействия низких значений температуры, тем выше содержание растворимого углерода. Пул ВЭОУ в морозный период складывается из подвижного органического вещества, образующегося за счет непрекращающейся микробиологической деятельности при температурах до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, а также вследствие лизиса погибших клеток микроорганизмов и разрушения растительного материала при более низких температурах (от -10 до $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$).

Водоекстрагируемый органический углерод, подстилка, листовничник, промораживание.

Среди основных источников водорастворимого органического вещества (ВОВ) в лесных экосистемах наиболее важным является подстилка [8, 14, 23]. При минерализации и биохимической трансформации отдельных компонентов растительного опада образуется большое количество ВОВ, обладающих высокой миграционной способностью. В зависимости от типа фитоценоза, степени развития живого напочвенного покрова, его видового состава и гидротермических условий концентрация ВОВ в данном органогенном горизонте колеблется от 5.7 до 349 мг С л⁻¹ [3, 6, 12, 17, 21, 24], а запас – от 0.02 до 3.82 т С га⁻¹ [1, 8, 19, 20, 28].

В условиях бореальной зоны важную роль в образовании ВОВ в подстилках играют процессы замерзания и оттаивания органогенных горизонтов почв, которые в осенне-зимний и весенний периоды происходят неоднократно, оказывая существенное влияние на физико-химические и микробиологические свойства подстилок, а также определяя интенсивность ее абиотического и

биотического разложения и содержание ВОВ [4, 29].

Согласно литературным данным, действие отрицательной температуры приводит к увеличению количества ВОВ [16, 20, 31], однако причины и источники подобного повышения различны. Так, одни исследователи объясняют это явление механическим разрушением опада [2], другие – гибелью микробной массы [16, 20]. Проморзание органогенных горизонтов почв ведет к гибели части почвенных микроорганизмов, а лизис их клеток создает дополнительный источник ВОВ. При этом следует отметить, что ВОВ, полученные вследствие физического или биологического разрушения органического материала, представляют собой легкодоступный источник органического материала и могут достаточно быстро утилизироваться микробоценозом и высшей растительностью [5].

В случае с криогенными почвами можно прогнозировать потерю этих соединений с поверхности напочвенного покрова и 5-сантиметрового минерального слоя почвы вследствие выноса за пределы наземных экосистем в весенний период при снеготаянии.

* Работа выполнена при частичной финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН №76 и РФФИ (проект 08-04-00034-а).

В связи с этим цель нашего исследования заключалась в оценке содержания ВЭОУ в подстилках лиственничников криолитозоны Центральной Эвенкии под влиянием постоянного и переменного промораживания в лабораторных условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Район исследований (Центральная Эвенкия) характеризуется континентальным климатом, что проявляется как в значительных сезонных температурных колебаниях, так и в количестве и распределении осадков по территории. Климат отличается относительно морозной зимой (средняя температура января около $-36.7\text{ }^{\circ}\text{C}$) и умеренно теплым летом (средняя температура июля $16.3\text{ }^{\circ}\text{C}$, абсолютный максимум $36\text{--}38\text{ }^{\circ}\text{C}$) с годовым количеством осадков до $250\text{--}548\text{ мм}$, большая часть которых приходится на летние месяцы. Следует отметить низкие среднегодовые ($-9.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) и январские температуры воздуха. Это обстоятельство в сочетании с другими факторами, вызванными антициклональным состоянием атмосферы (малое количество осадков, зимнее безветрие), способствуют выхолаживанию воздушных масс и сохранению верхних слоев земной коры в мерзлом состоянии.

Объектами исследования послужили подстилки из багульниково-зеленомошного лиственничника, расположенного в бассейне ручья Кулингдакан площадью 41 км^2 ($64^{\circ}18'$ с.ш., $100^{\circ}11'$ в.д.). Данный тип лиственничника является наиболее распространенным на исследуемой территории. Возраст древостоя составляет около 100 лет, полнота 0.4. Сбор образцов производили с площади $20\times 20\text{ см}$ в 7-кратной повторности. Мощность подстилки в среднем 9 см, запас $3.8\text{--}5.2\text{ кг м}^{-2}$.

После сбора воздушно-сухие подстилки тщательно перемешивали для создания общего образца. Определение общего содержания органического вещества в подстилке проводили на автоматическом анализаторе Vario EL (Elementar Analysensysteme GmbH, Германия).

Выбор температур для промораживания основан на данных термического режима исследуемых подстилок в естественных условиях. Измерения температуры были проведены с помощью температурных датчиков (TR-51A, T&D Co, Japan). Анализ показал, что температура $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ характерна для подстилок осенью (октябрь, ноябрь), весной (апрель, май), а также в течение зимнего периода (декабрь) (рис. 1). Температуры от -10 до $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ наблюдаются с декабря до апреля. Таким образом, подстилки лиственничников криолито-

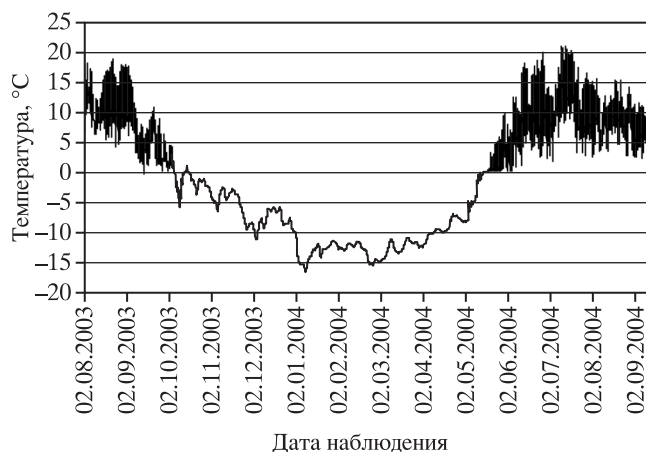


Рис. 1. Годовая температура в подстилке багульниково-зеленомошного лиственничника.

зоны испытывают воздействие отрицательных температур большую часть года (ноябрь – май).

В качестве показателя содержания ВОВ использовался ВЭОУ, который представляет собой смесь органических молекул разной природы размером менее 0.45 мкм , переходящую в водную вытяжку при экспозиции в течение 24 ч [20, 31] при соотношении содержания образца в воде, равном 1:10. Термин «водорастворимое органическое вещество» является общим как для водоэкстрагируемого, так и для растворенного органического вещества, который является истинно растворенным *in vivo*. Определение содержания углерода в экстракте осуществлялось мокрым сжиганием (смесью бихромата калия и концентрированной серной кислоты) по методу И.В. Тюрина в модификации [8]. Расчет содержания ВЭОУ в образце производился для абсолютно сухой массы. В экстракте также измеряли кислотность и удельную электропроводность, характеризующую выщелачивание ионов в раствор. Измерение этих показателей проводили с использованием анализатора воды Анион-7051 (Новосибирск).

Для выяснения влияния промораживания на содержание ВЭОУ в подстилке проведено несколько экспериментальных вариантов, моделирующих температуру в позднеосенний, зимний и осенне-зимне-весенний периоды, существующие в природных условиях Центральной Эвенкии:

1. Позднеосенняя ситуация – краткосрочное промерзание и оттаивание

1.1 Однократное замораживание подстилки в течение 3 суток. Неизмельченную воздушно-сухую подстилку (навеска 5 г) в 5-кратной повторности помещали в чашки Петри, увлажняли до 60% от полной влагоемкости, оставляли на 3–4 ч

при комнатной температуре (20 °С) и ставили на 3 суток в морозильные камеры при температурах -5 °С, -10 °С, -15 °С. Затем размораживали в течение суток, экстрагировали водой (1:10). Параллельно экстрагировали органический углерод из увлажненного образца до его промораживания (контроль).

1.2. Переменное замораживание и оттаивание подстилки. Образцы подстилки, увлажненные до 60% от полной влагоемкости, в 5-кратной повторности выдерживали при комнатной температуре 3–4 ч и далее замораживали при значениях температуры -5 , -10 и -15 °С в течение суток, затем сутки оттаивали при комнатной температуре. Подобная операция выполнялась трижды. Затем проводили экстракцию и определение ВЭОУ по вышеуказанному методу.

1.3. Одноразовое промораживание подстилки с предварительной активизацией почвенной микрофлоры. Образцы подстилки в 5-кратной повторности помещали на 3 суток в оптимальные условия (28 °С, 60% от полной влагоемкости), способствующие активизации микрофлоры. Как ранее нами было показано, уже после 24 ч инкубации наблюдается пик выделения CO_2 , указывающий на активизацию микробного сообщества [10]. Затем образцы помещали в морозильные камеры на 3 суток при температурах -5 , -10 и -15 °С, далее размораживали в течение суток и определяли содержание ВЭОУ, pH и удельную электропроводность. Контролем служили образцы подстилки после инкубирования в термостате.

2. Зимние условия – постоянно в замороженном состоянии

Для моделирования зимней ситуации образцы подстилки подвергали длительному промораживанию. Неизмельченную воздушно-сухую подстилку в 5-кратной повторности после увлажнения до 60% от полной влагоемкости инкубировали

при температуре 28 °С в течение 3 суток, после чего образцы помещали в морозильные камеры на 90 суток при постоянных температурах -5 , -10 и -15 °С.

3. Осенне-зимне-весенняя ситуация – периодическое промораживание и оттаивание.

Образцы подстилки (в 5-кратной повторности) после инкубации подвергали периодическому воздействию циклов замораживания и оттаивания: 3 суток при -5 °С, затем оттаивание в течение 3 суток при $+3$ – 6 °С, 75 суток при -15 °С; затем 3 суток при $+3$ – 6 °С; 3 суток при -5 °С, затем оттаивание при комнатной температуре. Выбор данных температур в какой-то степени моделирует ситуацию осенне-зимне-весеннего периода. В этом случае контролем служила подстилка после компостирования при 60% от полной влагоемкости и 28 °С в течение 3 суток. Определение ВЭОУ проводилось по вышеуказанной методике.

Полученные результаты подвергались статистической обработке на основе программного обеспечения для среды MS Windows (MS Excel).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние осенней ситуации на содержание ВЭОУ в подстилках

Анализ кратковременного действия отрицательных температур (-5 , -10 , -15 °С) на подстилку показал, что во всех случаях содержание ВЭОУ в ней снижается по сравнению с контрольными образцами в 1.3 раза (рис. 2а). Можно предположить, что при действии этих температур в результате промораживания возникают новые поверхности раздела фаз за счет коагуляции органических коллоидов и происходит образование водонерастворимой фракции углерода [7].

Периодическое и неоднократное замораживания – оттаивание подстилки также вызывает

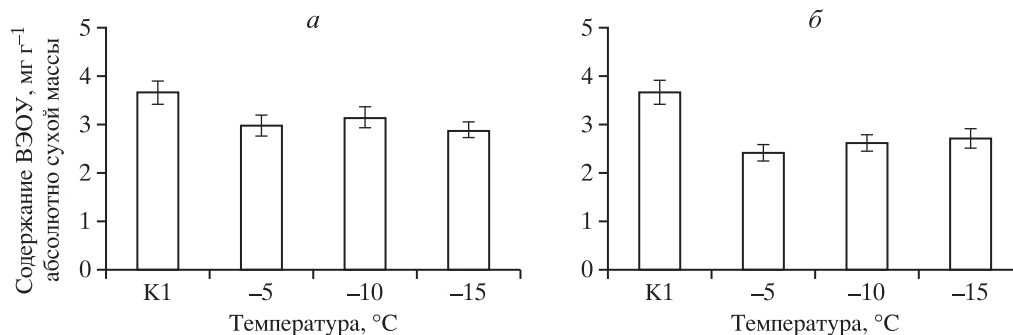


Рис. 2. Кратковременное влияние отрицательных температур на содержание ВЭОУ в подстилках без активизации микрофлоры: а – однократное замораживание, б – периодические замораживание и оттаивание (K1 – контроль 1).

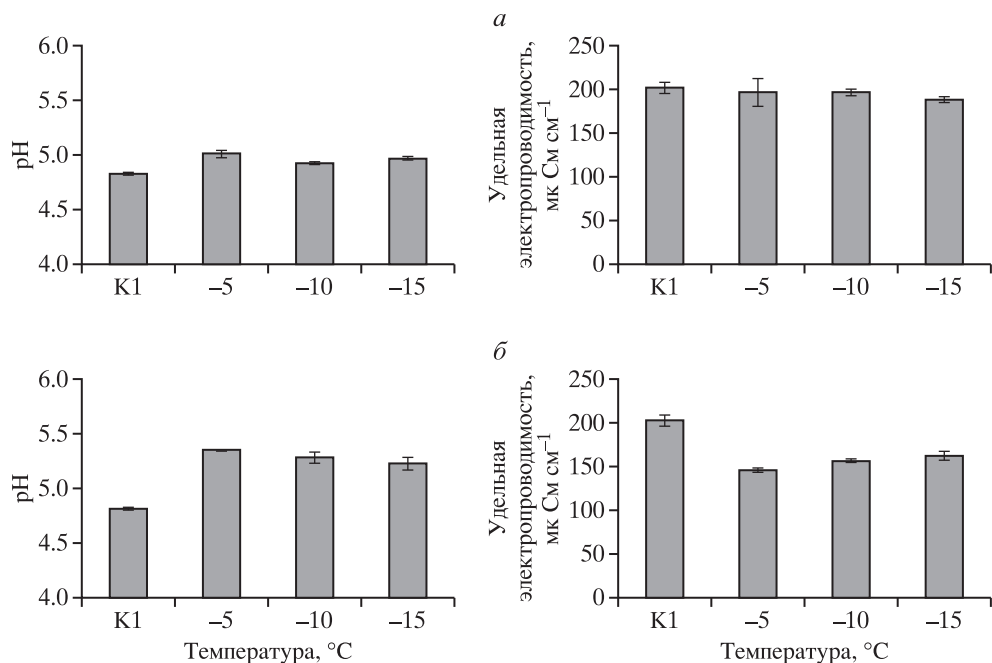


Рис. 3. Изменение кислотности и удельной электропроводности экстракта при однократном (а) и периодическом (б) замораживаниях образцов подстилки.

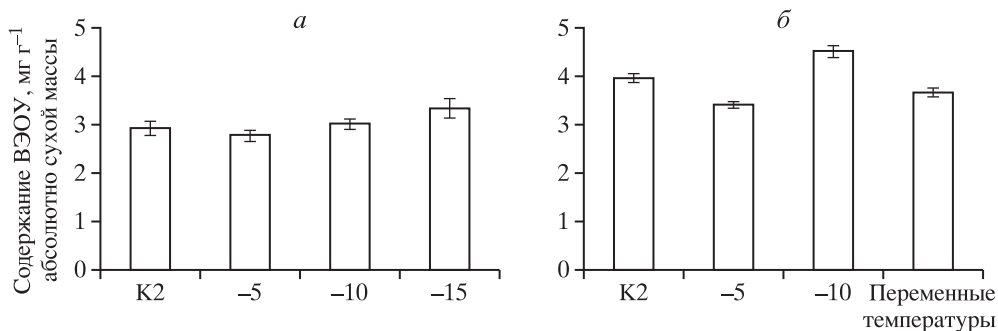


Рис. 4. Действие отрицательных температур на образование ВЭОУ в инкубированной подстилке: а – краткосрочное действие; б – длительное действие (К2 – контроль 2).

уменьшение содержания ВЭОУ, которое ниже по сравнению с контрольными образцами в 1.4–1.5 раза (рис. 2б). Однако при периодическом замораживании и оттаивании подстилки, что характерно для осеннего периода, содержание ВЭОУ в 1.2 раза ниже, чем при однократном ее замораживании. По-видимому, каждое очередное замораживание ведет к коагуляции некоторой части водорастворимой фракции органического вещества и его переходу в нерастворимые формы. Подтверждением такой трансформации качественного состава ВОВ являются и более явные изменения кислотности и удельной электропроводности экстракта. Так, pH увеличивается с 4.8 до 5.3 для всех вариантов с отрицательными температурами, а ионная активность уменьшается с 202 до $154 \mu\text{C cm}^{-1}$ (рис. 3).

Предварительный анализ показал, что исследуемые подстилки до инкубации характеризуются количеством общего органического углерода 36%, содержанием ВЭОУ 3.7 mg g^{-1} абсолютно сухой массы, что составляет 1% от общего содержания $\text{C}_{\text{орг}}$. После инкубации подстилки в течение трех суток содержание ВЭОУ по сравнению с начальным его содержанием снизилось в 1.3 раза. Такое снижение связано с повышением деятельности микрофлоры, что способствовало более интенсивному использованию ВЭОУ [4, 11, 25]. Таким образом, почти 20% ВЭОУ в воздушно-сухих подстилках лиственничников криолитозоны представлено легко усвояемыми органическими соединениями, быстро потребляемыми почвенными микроорганизмами.

Кратковременное (до 3 суток) действие температуры -5°C привело к незначительному снижению содержания ВЭОУ по сравнению с контролем (рис. 4а). Вероятно, такая температура не оказывает ингибирующего влияния на микрофлору, и она продолжает использовать доступный водорастворимый углерод. Преобладание в криолитозоне низких значений температур на протяжении большей части года способствует адаптации микрофлоры к таким температурам [9].

Лабораторные исследования J.S. Clein и J.P. Schimel [15] и D.A. Lipson et al. [22] также показали высокую микробиальную активность почв в тундровых и северотаежных биотопах при температурах -5 – -7°C . В работах С.В. Neilsen et al [26] при замораживании почв в течение 8 недель при температурах от -1 до -4°C не было отмечено снижения микробиальной биомассы и уменьшения скорости минерализации органического материала. При этом интенсивность дыхания полностью замороженных почв при -5°C , согласно данным И.Н. Кургановой и Р. Типе [5], не опускается до нулевых значений, показывая тем самым, что микробные популяции все еще остаются активными в этом диапазоне температур.

Существует несколько физико-химических факторов, контролирующих микробиологическую активность замороженных почв. Один из них – это содержание воды в почве до замерзания. При влажности 10% от полной влагоемкости дыхание замерших почв существенно ниже, чем при 50% [15]. При замораживании почв микроорганизмы функционируют в пленке незамерзшей воды или почвенных порах, содержащих воду, до тех пор, пока пространство не заблокируется льдом. Кроме того, лед препятствует диффузии кислорода, вызывая анаэробизм [15]. При температуре -5°C в почвах еще остается доступное количество воды, которое необходимо для деятельности микроорганизмов [13]. Так, Е.М. Ривкина с соавторами [27] показали, что толщина пленки незамерзшей воды при -1.5°C составляет 15 нм и уменьшается до 5 нм при -10°C .

С другой стороны, существенное влияние на деятельность микробного сообщества оказывают также трофические условия. Микроорганизмы используют в основном субстрат, полученный при разрушении органических комплексов, и растворимые минеральные соединения, содержащиеся в почвенном растворе [15]. Таким образом, микроорганизмы могут оставаться активными до замерзания водной пленки или исчезновения питательного субстрата.

При температурах замораживания -10 и -15°C наблюдается увеличение содержания ВЭОУ в 1.1–1.3 раза по сравнению с контрольными образцами (рис. 4а). Можно предполагать, что в этом диапазоне температур наступает гибель части почвенных микроорганизмов, а лизис их клеток приводит к образованию дополнительного источника ВЭОУ. Вероятно, при более продолжительном воздействии низких отрицательных температур (более трех суток) эта разница будет более существенной.

Известно, что при замерзании и последующем оттаивании может погибать до 50% имеющейся микробной популяции, а их клеточное содержимое высвобождается в среду [6, 17, 21]. В работе J.B. Yavitt и T.J. Fahey [30] отмечено 10-кратное увеличение концентрации водорастворимого органического азота при биоуничтожающей обработке субстрата. Разрушение микробных клеток увеличивает также и количество простых сахаров и свободных аминокислот до 10–40 раз [18].

Помимо этого, увеличение содержания ВЭОУ может быть обусловлено необратимыми автолитическими процессами выделения водорастворимых веществ из растительных тканей. При внутриклеточном образовании льда происходят разрывы клеточных стенок и мембран, нарушение компартментации органоидов и полупроницаемости протоплазмы, что ведет к гибели клетки [2].

Сравнение проведенных экспериментов с активизацией микробной компоненты и без нее показало, что после воздействия максимальной отрицательной температуры (-15°C) содержание ВЭОУ в подстилках с активной микрофлорой возрастало в 1.2 раза (на 20%) по сравнению с не подвергавшимися компостированию образцами. Таким образом, микробиологическая компонента может вносить значительный вклад в увеличение содержания ВЭОУ в подстилках при действии низких отрицательных температур.

Влияние зимних условий на содержание ВЭОУ

Длительное промораживание подстилки (90 суток) показало, что действие температуры -5°C так же, как и при кратковременном замораживании (3 суток), приводит к снижению содержания ВЭОУ (рис. 4б). По-видимому, данная температура и при длительном действии не снижает жизнеспособность микрофлоры, и она продолжает использовать доступные формы ВОВ в подстилках. При температуре -10°C происходит увеличение содержания ВЭОУ на 13%, и это различие стано-

вится более существенным, чем при кратковременном воздействии данной температуры.

Длительное действие низкой отрицательной температуры ведет к гибели части микроорганизмов, обеспечивая дополнительный вклад мобильного углерода. Согласно данным К. Kaiser et al. [20], зимой подстилки в березовых и сосновых насаждениях более гидрофильны, и в них доля углеводов и аминокислот выше, чем в летний сезон. Так, если в летний период содержание аминокислот в подстилках сосняка и березняка составляло 4 и 6 мг г⁻¹, соответственно, то в зимний период оно увеличивалось до 14 и 46 мг г⁻¹ [20]. При этом углеводы большей частью представлены гексозо- и диоксисахарами, что предполагает образование ВОВ из разрушенной микробной биомассы [17, 20].

Влияние осенне-зимне-весенней ситуации на содержание ВЭОУ

Моделирование влияния отрицательных температур в течение осенне-зимне-весеннего периода, для которого характерны краткосрочные и периодические воздействия заморозков осенью и весной и длительное и постоянное промораживание в течение зимнего периода, показало незначительное снижение содержания ВЭОУ с 4,0 до 3,7 мг г⁻¹ абсолютно сухой массы (рис. 4б). Содержание ВЭОУ в этот продолжительный период складывается из поступления ВОВ в результате разложения органического вещества при температурах до -5 °С и гибели микрофлоры при более низких температурах от -10 до -15 °С.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краткосрочное промораживание воздушно-сухих подстилок ведет к снижению содержания ВЭОУ за счет его перехода в нерастворимые формы. Как краткосрочное, так и длительное воздействие отрицательных температур (*in vitro*) в диапазоне до -5 °С (осенний период) на подстилки с предварительной активизацией в ней микроорганизмов не оказывает ингибирующего влияния на жизнедеятельность микробного сообщества и потребление им доступного ВОВ, вызывая снижение содержания ВЭОУ. Действие более низких температур (от -10 до -15 °С) в осенний период приводит к его увеличению.

Длительное и постоянное воздействие низкой температуры (-10 °С) на подстилку, характерное для зимнего периода, приводит к более существенному повышению подвижного органического

вещества по сравнению с ее краткосрочным влиянием в осенний период.

Пул ВЭОУ в осенне-зимне-весенний период состоит из ВОВ, образующихся при разложении органического вещества подстилок при температурах до -5 °С и гибели микроорганизмов при более низких температурах (от -10 до -15 °С).

Таким образом, высокое содержание ВОВ в воде ручьев и рек в период интенсивного снеготаяния в условиях криолитозоны связано как с образованным в результате жизнедеятельности микробиоты растворенным углеродом в течение осенне-зимне-весеннего периода, так и с лизисом погибших клеток микроорганизмов и механическим разрушением растительных остатков при низких отрицательных температурах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ведрова Э.Ф., Мухоморова Л.В., Безкорвайная И.Н., Климченко А.В., Климентенко Л.А. Органическое вещество почв лиственничников северной тайги // Почвоведение. 2002. № 8. С. 967–974.
2. Володько И.К. Микроэлементы и устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. Минск: Наука и техника, 1983. 192 с.
3. Горбачева Т.Т., Лукина Н.В. Органический углерод в водах подзолов ельников зеленомошных Кольского полуострова // Лесоведение. 2004. № 4. С. 43–50.
4. Кононова М.М. Органическое вещество почвы. Его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
5. Курганова И.Н., Тупе Р. Влияние процессов заморзания–оттаивания на дыхательную активность почв // Почвоведение. 2003. № 9. С. 1095–1105.
6. Мотузова Г.В., Зорина А.В., Степанов А.А. Водорастворимые органические вещества подстилок Al–Fe-гумусовых подзолов Кольского полуострова // Почвоведение. 2005. № 1. С. 65–73.
7. Полубесова Т.А., Ширшова Л.Т., Лефевр М., Романенков В.А. Влияние процессов промораживания – прогрева на химические свойства поверхностей почв и глин // Почвоведение. 1994. № 7. С. 72–78.
8. Прокушкин С.Г., Степень Р.А., Прокушкин А.С., Каверзина Л.Н. Водорастворимые органические вещества сосновых подстилок и их аллелопатическая роль // Химия растительного сырья. 1998. № 3. С. 13–20.
9. Сорокин Н.Д., Прокушкин С.Г., Пашенова Н.В., Евграфова С.Ю., Гродницкая И.Д., Полякова Г.Г. Микробиальная трансформация растительных остатков и динамика углерода в бореальных лесах Сибири // Лесоведение. 2003. № 5. С. 18–24.

10. Токарева И.В. Водозэкстрагируемый органический углерод в листовенных биогеоценозах Центральной Эвенкии: Дис. ... канд. биол. наук, 03–00–16: Красноярск, 2005, 201 с.
11. Трофимов С.Я., Дорофеева Е.И. Об изучении органического вещества почв таежно-лесных экосистем // Почвоведение. 1994. № 2. С. 78–83.
12. Ушакова Г.И. Формирование лизиметрических растворов из подстилки в еловых лесах Кольского полуострова // Лесоведение. 1988. № 4. С. 27–33.
13. Brooks P.D., Schmidt S.K., Williams M.W. Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes // Oecologia. 1997. V. 110. P. 403–413.
14. Carey S.K. Dissolved organic carbon fluxes in a discontinuous permafrost subarctic alpine catchment // Permafrost & Periglacial Processes. 2003. V. 14. № 2. P. 161–171.
15. Clein J.S., Schimel J.P. Microbial activity of tundra and taiga soils at sub-zero temperatures // Soil. Biol. Biochem. 1995. V. 27. № 9. P. 1231–1234.
16. Guggenberger G., Kaiser K., Zech W. Organic colloids in forest: 1. Biochemical mobilization in the forest floor // Phys. Chem. Earth. 1998. V. 23. P. 141–146.
17. Guggenberger G., Zech W., Schulten H.-R. Formation and mobilization pathways of dissolved organic matter: evidence from chemical structural studies of organic matter fractions in acid forest floor solutions // Org. Geochem. 1994. V. 21. № 1. P. 51–66.
18. Ivarson K.C., Sowden F.J. Effect of frost action and storage of soil at freezing temperatures on the free amino acids, free sugars and respiratory activity of soil // Can. J. Soil Sci. 1970. V. 50. P. 191–198.
19. Fröberg M., Berggren D., Bergkvist B., Bryant C., Knicker H. Contributions of Oi, Oe and Oa horizons to dissolved organic matter in forest floor leachates // Geoderma. 2003. V. 113. P. 311–322.
20. Kaiser K., Guggenberger G., Haumaier L., Zech W. Seasonal variations in the chemical composition of dissolved organic matter in organic forest floor layer leachates of old-growth Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in northeastern Bavaria, Germany // Biogeochemistry. 2001. V. 55. P. 103–143.
21. Kalbits K., Schmerwitz J., Schwesig D., Matzner E. Biodegradation of soil-derived dissolved organic matter as related to its properties // Geoderma. 2003. V. 113. P. 273–291.
22. Lipson D.A., Schmidt S.K., Monson R.K. Carbon availability and temperature control the post-snowmelt decline in alpine soil microbial biomass // Soil Biology & Biochemistry. 2000. V. 32. P. 441–448.
23. Matzner E., Aluwall C., Bittersohl J., Lischeid G., Kammerer G., Manderscheid B. Biogeochemistry of a coniferous catchment in response to changing atmospheric deposition // Processes in managed ecosystems. Ecological studies. Berlin: Springer, 1999. 485 P.
24. Michalzik B., Matzner E. Dynamics of dissolved organic nitrogen and carbon in a Central European Norway spruce ecosystem // Europ. J. Soil Sci. 1999. V. 50. № 4. P. 579–590.
25. Neff J.C., Asner G.P. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model // Ecosystems. 2001. V. 4. P. 29–48.
26. Neilsen C.B., Groffman P.M., Hamburg S.P., Driscoll C.T., Fahey T.J., Hardy J.P. Freezing effects on carbon and nitrogen cycling in northern Hardwood forest soils // Soil. Sci. Soc. Am. J. 2001. V. 65. P. 1723–1730.
27. Rivkina E.M., Friedman E.I., McKay C.P., Gilichinsky D.A. Metabolic activity of permafrost bacteria below the freezing point // Appl. Environ. Microbiol. 2000. V. 66. P. 3230–3233.
28. Solinger S., Kalbitz K., Matzner E. Controls on the dynamics of dissolved organic carbon and nitrogen in a Central European deciduous forest // Biogeochemistry. 2001. V. 55. P. 327–349.
29. Yanai Y., Toyota K. Effects of soil freeze-thaw cycles on microbial biomass and organic matter decomposition, nitrification and denitrification potential of soils // Symptom of environmental change in siberian permafrost region / Eds. Hatano R., Guggenberger G. Sapporo: Hokkaido University Press, 2006. P. 177–191.
30. Yavitt J.B., Fahey T.J. An experimental analysis of solution chemistry floor // Oikos. 1984. V. 43. P. 222–234.
31. Zsolnay A. Dissolved humus in soil waters // Humic substances in terrestrial ecosystems / Ed. Piccolo A. Amsterdam: Elsevier, 1996. P. 171–223.

The Influence of Freezing on the Content of Water-Soluble Organic Carbon in Litters

I. V. Tokareva, S. G. Prokushkin, A. S. Prokushkin

The short-term and long-term effects of freezing on the content of water-soluble carbon in litters were studied. The short-term action of temperatures (in vitro) up to $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ did not affect the microbial activity and the consumption of soluble carbon by microorganisms resulted in the reduction of its amount in the litter. Under lower temperatures (-10 and $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$), the content of water-soluble carbon increased. The longer the period of their effects, the higher the content of soluble carbon. In the autumn-winter-spring period, the soluble carbon pool consisted of carbon of soluble organic matter forming due to the permanent microbial activity at $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ and of carbon forming due to the death of microorganism cells and decomposition of plant material at -10 and $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$.