



Examensarbeten

Institutionen för skogens ekologi och skötsel

2008:26

Betydelsen av kolkälla och mikrobiell fysiologisk status för temperaturresponser (Q_{10}) vid nedbrytning av organiskt material

*Effects of carbon source and microbial physiological status on
temperature response (Q_{10}) of organic matter decomposition*

Anders Bergman

I denna rapport redovisas ett examensarbete utfört vid Institutionen för skogens ekologi och skötsel, Skogsvetenskapliga fakulteten, SLU. Arbetet har handledts och granskats av handledaren, och godkänts av examinator. För rapportens slutliga innehåll är dock författaren ensam ansvarig.

This report presents an MSc thesis at the Department of Forest Ecology and Management, Faculty of Forest Sciences, SLU. The work has been supervised and reviewed by the supervisor, and been approved by the examiner. However, the author is the sole responsible for the content.

Abstract

The increasing threat of climate change has led to a increased need for models to predict future climat. In these models the changes in the soil carbon pools due to changes in microbial degradation of the organic matter can lead to both positive and negative feedback-effects. There is however a lack of consensues on the temperature respons on degradation soil organic matter. This paper aim to give a better understanding on the factors controlling the temperature respons. The factors studied were the carbon substrate quality and the physiological status of the microorganisms. The soil used as a model system was the mor-layer collected from a spruce dominated forest in Umeå. Different carbon sources together with nitrogen and phosforous were added to the soil and the respiration was measured with a respirometer. Each combination of carbon source and temperature was replicated 4 times at each of the temperatures, 4, 9, 14, and 19 degrees Celsius. Parameter values for each of the different physiological stages in microbial growth, base respiration, substrate induced respiration, exponential growth (my) and lag time, was extracted from the data.

The results indicateted differences in the temperature response both for the different carbon substrates and the different microbial growth stages. The more recalcitrant carbon substrate along with base respiration, in this case microbial growth on humus, displayed the lowest temperature responses, Q_{10} -values of less than 2,5, while the more labile sugars displayed Q_{10} -values from 2,5 and up to 4. Exponential growth (my) and base respiration was the physiological stages with the lowest Q_{10} while the substrate induced respiration and lag time showed generally higher Q_{10} -values. The results indicate that the temperature response is dependent on both the physiological growth stage and the carbon substrate quality, with lower Q_{10} for the more recalcitrant sources.

Innehållsförteckning:

Abstract	3
Innehållsförteckning:.....	4
1. Inledning och bakgrund.....	5
1.1 Klimatförändring.....	5
1.2 Kolförråd	5
1.3 Mikroorganismers nedbrytning av organiskt material i mark	6
1.4 Temperaturrepons vid nedbrytning av organiskt material.....	7
1.4.1 Problem associerade med temperaturrepons	8
1.5 Mål och hypotes.....	8
2. Material och metod	9
2.1 Jord	9
2.2 Tillsatser	10
2.3 Respicond	11
2.4 Databearbetning	11
3. Resultat	12
3.1 Basrespiration	14
3.2 Substratinducerad respiration	15
3.3 Laggtid	17
3.4 Exponentiell tillväxt	19
3.5 Temperaturreponser, Q_{10} , för olika tillväxtfaser samt olika kolkällor.....	22
4. Diskussion	24
4.1 Variationer i temperaturrepons mellan ämnen.....	24
4.2 Variationer i temperaturrepons mellan tillväxtfas.....	25
4.3 Osäkerheter	25
5. Slutsats	26
6. Referenser.....	27

1. Inledning och bakgrund

Många processer påverkar klimatet och många av dessa påverkas i sin tur av klimatet, nedbrytningen av organiskt material är en sådan. En ökad oro inför klimatförändringen tillsammans med insikt om kunskapsluckor gällande kolets kretslopp har lett fram till att det bedrivs en hel del forskning angående vilka parametrar som styr flödet av kol till och från marken. Trots forskningen som bedrivits de senaste åren har inget konsensus nåtts angående temperaturresponser vid nedbrytning av organiskt material i marken och möjliga positiva eller negativa feedback-effekter som detta kan innebära för klimatförändringen.

1.1 Klimatförändring

Nivån av växthusgasen koldioxid har ökat från cirka 280 parts per million (ppm) från förindustriell tid, till dagens 380 ppm. Denna ökning beror till största delen på förbränning av fossila bränslen men även förändring av vegetationstäckningen genom förändrad markanvändning. Den främsta orsaken till ökad koldioxidavgivning vid förändring av vegetationen är när skogsmark blir jordbruks- eller betesmark. Träden binder betydligt mycket mer kol än vad gräs och många jordbruksväxter gör. Denna ökning tillsammans med framtida utsläpp kommer leda till förändrat klimat (Denman, m.fl. 2007).

En vanlig ståndpunkt i diskussionen kring återkoppling mellan nedbrytning och klimatförändringen är att nedbrytningens största reglerande faktor är temperaturen medan primärproduktionens fotosyntes regleras av flera faktorer, bland annat solljus, vatten och näringsämnen. Fotosyntesen är processen då växterna använder koldioxid från atmosfären för att bygga organiskt material. Mikroorganismerna bryter ned det organiska materialet för att er hålla energi eller byggmaterial till cellerna, mikroorganismerna respirerar koldioxiden tillbaka till atmosfären. Den globala uppvärmningen skulle kunna leda till en ökad avgivning av kol från marken eller ett minskat nettoupptag av kol från atmosfären till marken, vilket skulle leda till en accelererande uppvärmning (Davidson & Jansens 2006).

1.2 Kolförråd

Det finns väldiga mängder organiskt kol lagrat i världens jordar, mellan 2376–2456 * 10¹⁵ g (Pg) kol i de översta 200 centimeter (Batjes 1996). Detta kan jämföras med 762 Pg kol i atmosfären (Denman, m.fl. 2007). Extremt blöta jordar som till exempel myrar och liknande innehåller 400-500 Pg kol globalt, jordar som konstant är frusna, permafrostjordar, innehåller 400 Pg kol. Kolförrådet i dessa jordar är relativt inaktivt på grund av syrebrist och allt för låga temperaturer som försvårar nedbrytningen. En potentiell risk med dessa jordar är att kolföreningarna troligen är tämligen lättnedbrytbara om aeroba och isfria förhållanden skulle råda, vilket kan ge en förstärkt temperaturrespons. Att majoriteten av jordarna dessutom är belägna på hög latitud eller hög altitud där klimatförändringen troligen kommer att vara som störst gör att dessa jordar måste undersökas och övervakas mer än vad som görs idag (Davidson & Jansens 2006).

Flödet av kol mellan atmosfären och världens jordar regleras av flera processer, växternas fotosyntes kontra växternas och de marklevande mikroorganismernas respiration, utöver dessa faktorer tillkommer bland annat bränder, skadedjur och avverkning. Under de senaste 30 åren har nettoeffekten av dessa flöden resulterat i ett

nettoupptag av koldioxid från atmosfären, utsläppen från förbränning av fossila bränslen ej inräknade (Denman, m.fl. 2007). En ökad nedbrytningshastighet på grund av klimatförändringen skulle kunna ge en minskad inlagring eller rent av en avgivning av koldioxid från världens jordar, vilket skulle öka koncentrationerna av koldioxid i atmosfären, vilket i sin tur skulle öka klimatförändringen. Ett motsatt scenario med ökad primär produktion skulle kunna leda till ökad inlagring av kol i marken, vilket skulle minska koldioxiden i atmosfären och på så sätt mildra klimatförändringen. Eftersom det finns så stora förråd av kol i marken skulle även små förändring i nedbrytningen kunna få en avsevärd effekt på den atmosfäriska koncentrationen av koldioxid.

1.3 Mikroorganismers nedbrytning av organiskt material i mark

Nedbrytningen av organiskt material i marken är det viktigaste steget i den globala kolcykeln efter fotosyntesen. Det är både bakterier och svampar som bryter ned, respirerar, det organiska materialet i marken men även växternas rötter använder de ovanjord producerade ämnena för energi och respirerar därför koldioxid. Det kan vara olika grupper av mikroorganismer som bryter ned olika organiska kemiska föreningar eller är mest aktiva vid olika temperaturer. Även typen och mängden substrat som finns tillgängligt är avgörande för den mikrobiella tillväxten. Generellt så råder det en konstant brist på kolkällor för mikroorganismerna (Paul, Clark 1996).

Det finns olika sätt för mikroorganismerna att ta in näringsämnen i cellerna. Med de ämnen som används i det här experimentet så är det främst underlättad diffusion som svamparna använder sig av. Bakterierna kommer troligen att använda sig av aktivtransport, vilket innebär att sockret tas upp medan något annat, till exempel en kaliumjon avges (Gottshalk, G. 1979). Vid underlättad diffusion använder mikroorganismen bärarproteiner som binder vid ämnet utanför cellen och sedan för in det i cellen. Bärarproteinerna är väldigt specifika, det kan till exempel nämnas att en svamp kan ha ett bärarprotein för glukos, arabinos och xylos, och ett annat som tar upp glukos, galaktos, fukos, rhamnos, arabinos och xylos. Överlappningen i ämnesaffiniteten bidrar till att vissa ämnen som glukos kan tas upp väldigt snabbt. Underlättad diffusion uppvisar per definition alltid Michaelis-Menten mättnadskinetik, vilket innebär att upptagshastigheten är koncentrationsberoende, ökningen av upptagshastighetens minskar med högre koncentrationer av ämnet för att asymptotiskt närma sig maximal upptagshastighet. Bärarproteinerna kan bara ta in ett ämne åt gången och om koncentrationen utanför cellen höjs så får molekylerna snällt vänta på att det blir ett bärarprotein ledigt (Garraway, Evans 1984).

pH kan spela en stor roll för mikroorganismernas upptag av ämnen. Fettsyror med korta kolkedjor ger bättre tillväxt vid högt pH än vid lägre pH. Palmsyran som används i detta experiment uppvisar dock ingen större skillnad i kvalitet beroende på pH (Garraway, Evans 1984).

De ämnen som tillsätts förekommer naturligt men aldrig i de koncentrationer som förekommer i experimentet. I naturliga system förekommer ämnena i form av polymerer. Genom hydrolys frigörs kontinuerligt monomererna, ett kontinuerligt upptag av cellerna gör att koncentrationerna normalt hålls på en mycket låg nivå. Vid plötslig hög förekomst av monomererna kan mikroorganismerna därför behöva skapa sig nya enzymer för att kunna tillgodogöra sig de tillsatta ämnena. Exempelvis kan

nämnas att *E. coli* som tidigare har vuxit på glukos måste skapa tre nya enzymer innan bakterien kan börja växa på laktos (Gottschalk, 1979).

1.4 Temperaturrespons vid nedbrytning av organiskt material

Det råder idag stor osäkerhet och variation bland de olika modellerna för att beskriva temperaturresponsen vid nedbrytning av markkol. Detta kan bero på att de komplexa samband som styr nedbrytningen är svåra att inkludera i en matematisk modell. Nedbrytning av förna i L-lagret, det översta lagret i en markprofil där förnan tydligt går att identifiera, är välundersökt och förklaringsmodellerna baseras på dokumenterade samband mellan temperatur, vattenhalt, kol-kväve-kvoten och ligninhalt (Davidson & Janssens 2006). När det gäller nedbrytningen av organiskt material längre ner i marken är sambanden mer osäkra. Två av de förklaringsmodeller som används flitigast idag skapades i slutet av 1800-talet av Arrhenius och van 't Hoff.

Den generellt accepterade uppfattningen är att Q_{10} -responsen för nedbrytande bör vara cirka 2, vilket betyder att nedbrytningen går dubbelt så fort när temperatur ökar med 10 grader (Denman, m.fl. 2007; Davidson & Janssens, 2006). Van 't Hoff's klassiska experiment indikerade ett Q_{10} -värde på 2-3 vid rumstemperatur (Davidson & Janssens, 2006). Hanson m.fl. (2003) fick fram ett Q_{10} -värde på 2,5 för avgivningen av koldioxid i ett ekbestånd. I tempererade skogsjordar har Boone m.fl. (1998) funnit Q_{10} -värden på 4,6 för rötternas respiration och 2,5 för mikroorganismernas. Epron m.fl. (1999) rapporterat värden mellan 2,3 och 3,9. Bååth och Wallander (2003) delade upp tallplantor, mykorrhiza och marklevande mikroorganismer och rapporterade Q_{10} -värde omkring 2,3 för alla delar av markrespirationen. Q_{10} -värdet kan variera, Davidson m.fl. (2005) redovisar värden på 3,5 och 2,5 för vår respektive höst. Fang m.fl. (2005) resultat indikerar att det inte är någon skillnad i temperaturresponsen på nedbrytningen mellan stabilt och labilt organisktmaterial. Knorr m.fl. (2005) fick i motsats till Fang m.fl. (2005) resultat som tyder på att labila, lättnedbrytbara, pooler reagerar med ökad nedbrytning på en temperaturökning, men de mer stabila, svårnedbrytbara, poolernas temperaturrespons var ännu kraftigare positiv. Ett vanligt resultat vid markvärmningsexperiment i fält är en kraftig initial ökning av koldioxidavgivningen vilket indikerar en ökad nedbrytning. Denna ökning brukar dock avta och försvinna efter några år, detta kan tolkas som om det endast är den labila poolen reagerar på temperaturökningen, möjligtvis kan nedbrytningen av de stabila poolerna öka men inte tillräckligt mycket för att synas i all naturligt förekommande variationer (Davidson & Janssens, 2006). I en artikel från 1999 använder Liski m.fl. information om primärproduktionen och mängden organiskt material i marken för att nå fram till slutsatsen att ju äldre materialet är ju mindre temperaturkänsligt blir nedbrytningen. Giardina och Ryan anför i en artikel från 2000 att nedbrytningen i skogsjordar inte styrs av temperaturen och att en ökad temperatur inte skulle stimulera nedbrytningen av det organiska materialet i marken. Giardina och Ryan menar vidare att nedbrytningshastigheten nästan är konstant i 30 år för att sedan bli extremt långsam eller helt stanna av, trots att cirka 40 % av det ursprungliga materialet fanns kvar i marken. Giardina och Ryans resultat kritiserar dock av flera olika forskare, bland annat Davidson m.fl. (2000).

Arrheniusfunktionen använder aktiveringsenergi, E_a , för alla reaktioner. Funktionen ser ut som följande:

$$k = a^{(E_a/RT)} \quad (1)$$

k är reaktionshastighetskonstanten, a teoretisk reaktionshastighet utan aktiveringsenergi, R är den allmänna gaskonstanten och T är temperaturen i Kelvin. Aktiveringsenergin är den energi som krävs för att initiera även exogena reaktioner, den mängd energi som behöver tillsättas varierar beroende på reaktantens kemiska uppbyggnad, mindre reaktiva och mer stabila ämnen har högre aktiveringsenergi och får också en kraftigare temperaturrespons. Glukos får enligt Arrheniusfunktionen ett Q_{10} -värde på 1,5 medan Tannin får 2,5. Glukos är tämligen reaktivt och har en aktiveringsenergi på 30 kJ mol^{-1} medan tannin har 70 kJ mol^{-1} . Även om de mer svårnedbrytbara ämnena har högre Q_{10} -värde blir det svårt att upptäcka dessa i experiment med tillsatser eftersom de labila ämnena reagerar mycket mer, men i marken finns det så pass mycket mera svårnedbrytbara ämnen än det finns labila så även om temperaturresponsen för de svårnedbrytbara ämnena döljs så kan det under längre tidsperioder ha stor inverkan på kolbalansen. Ett sätt att komma runt problemet att svårnedbrytbara ämnens Q_{10} -värden döljs är att använda sig av flera olika kolpooler istället för bara en markkolpool. Arrheniusfunktionen fungerar bra när koncentrationen av reaktanten är hög vid enzymernas aktiva säten, detta är dock sällan fallet i naturen, vilket ger låga Q_{10} -värden. Därför kan Arrheniusfunktionen med fördel kombineras med Michaelis-Menten kinetik. Michaelis-Menten kinetik tar med substratkoncentrationen i beräkningen av reaktionshastigheten. Det finns dock fall då inte ens Arrheniusfunktionen kombinerad med Michaelis-Mentenkinetik ger en adekvat beskrivning av reaktionen (Davidson & Jansens, 2006).

Ett annat argument som talar för att nedbrytningen är mer beroende av temperaturen än primärproduktionen är en gradient med ökande markkolpooler med sjunkande temperatur, detta visar sig när markkolsmängden studeras längs en nord-sydgradient. Jordar i kallare klimat hade mer markkol än jordar i varmare klimat (Kirschbaum 2000).

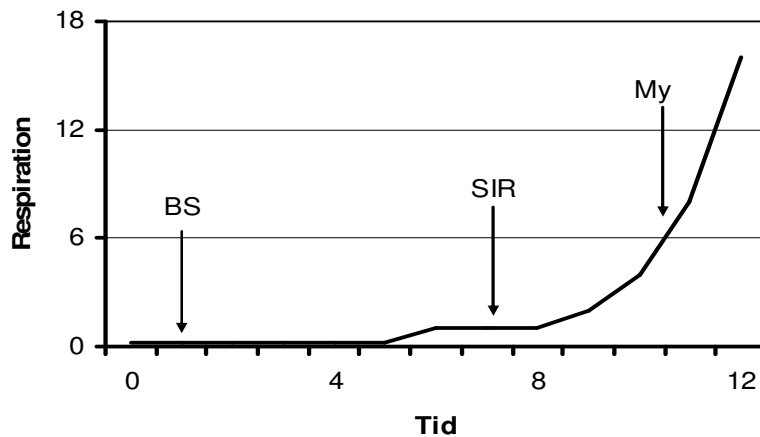
1.4.1 Problem associerade med temperaturrespons

Temperaturresponsen är inte konstant för respiratoriska enzymer vid olika temperaturer. Tjockleken på vattenfilmerna i marken styr diffusionen av näringsämnen och syre, båda krävs. Säsongsvariationer i porvatteninnehållet blandas ofta ihop med temperaturresponsen. Snabba uppblötningar av tidigare torra jordar ger hög respiration då näringsämnen blir lösta. Ringbarkning av träd, klippning och skuggning av gräs är andra sätt att påverka markrespirationen utan att påverka temperaturen. Vid högre temperaturer kan temperaturresponsen bli mindre på grund av minskad diffusion av näringsämnen, följaktligen blir den uppmätta temperaturresponsen kraftigare vid de lägre temperaturerna (Davidson m.fl. 2006). Försök att bestämma Q_{10} -värdet i fältförsök innebär flera risker, bland annat att rötternas tillväxt under våren ger höga respirationsvärden trots att temperaturen är låg och på så sätt minskar eller ökar Q_{10} -effekten, beroende på hur lång tid försöket görs (Hanson m.fl. 2003). Davidson m.fl. (2006) menar att uppmätta Q_{10} -värden som signifikant överstiger 2,5 beror på någon oidentifierad process som påverkar substrattillgången för organismerna.

1.5 Mål och hypotes

I de flesta studier skattas ett Q_{10} -värde för nedbrytningen av ett visst ämne, en grupp av ämnen, eller för olika pooler av markkol. Målet med den här rapporten är att undersöka skillnader i temperaturrespons för de olika mikrobiellatillväxtstadierna, se Fig. 1, och hur temperaturresponsen skiljer sig emellan olika ämnen. De mikrobiella tillväxtstadierna som studerats är basrespiration (BS) vilket innebär respirationen innan någon tillsats görs, mikroorganismerna respirerar de befintliga ämnena i marken. Den

substratinducerade respirationen (SIR) är respirationen som uppkommer direkt efter tillsatsen av substratet. My är lutningen på kurvan under exponentiella tillväxten, vilket indikerar hur snabbt mikroorganismerna kan tillväxa på substratet. Laggtiden är tiden det tar för mikroorganismerna att nå exponentielltillväxt, my.



Figur 1. Schematisk figur som illustrerar de olika tillväxtfaserna.

2. Material och metod

För att studera effekten av olika substrat samt betydelsen av olika fysiologisk status hos mikroorganismerna på dess temperaturrespons användes organiskt material från L-horisonten i en av de vanligaste skogstyperna i det boreala landskapet som modellsystem. Materialet inkuberades vid fyra olika temperaturer och avgivningen av koldioxid mättes under olika metaboliska stadier.

2.1 Jord

Jordproverna som studeras är från en skog dominerad av gran, *Picea abies*. Den inhämtade jorden kommer från mårslagret vilket består av främst organiskt material i olika stadier av nedbrytning, de mesta av förnafallet har förlorat sin struktur och går inte att identifiera utan hjälpmedel, det vill säga har blivit till humus.

Jorden togs ifrån en stadsnära skog, Lilljansberget, i Umeå i oktober 2006. För att undvika direkta störningar togs jorden från en plats cirka 40 meter från närmsta stig. Jorden togs från en yta på cirka 2 m² för att få så homogent material som möjligt.

En grovrensning från levande och större växtmaterial gjordes i skogen. Jorden sållades och blandades sedan för hand. Under omblandningen togs levande och onedbrutet material bort. Jorden placerades sedan i kylskåp, där den låg i flera månader. Jorden frystes också ner i några dagar för att sedan tinas innan den användes i experimentet. Med undertrycksplattor torkades jorden till omkring -25 kPa vilket är optimalt vattenhalt för mikrobielltillväxt (Ilstedt m.fl. 2000). Vattenhalten uppgick till 76,5 viktprocent. Jorden torkades i torkskåp med en temperatur på 110 °C under 12 timmar för att få fram torrvikten, efter det brändes jorden i 550 °C under 5 timmar för att få

fram halten oorganiskt material. Halten oorganiskt material var 15 torrviktsprocent och halten organiskt material var 85 torrviktsprocent.

2.2 Tillsatser

Jord motsvarande 1 gram organiskt material mättes upp i varje burk, vilket med den jorden som användes motsvarar 4,977 gram blöt jord. Kolsubstraten blandades med $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ och KH_2PO_4 i sådana koncentrationer att en kol-kväve-fosforkvot på 1:12,6:181,5 erhöles, detta för att mikroorganismerna inte skulle vara begränsade av mineralnäringsämnen i sin tillväxt. Samtliga kolföreningar tillsattes i sådan mängd att kolinnehållet motsvarande 0,25 gram glukos.

Tabell 1. Kolsubstraten som tillsattes.

Tillsats	Kemisk formel
Glukos	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$
Fukos	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$
Galaktos	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$
Rhamnos	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_5 \cdot \text{H}_2\text{O}$
Xylos	$\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$
Arabinos	$\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$
Maltos	$\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11} \cdot \text{H}_2\text{O}$
Laktos	$\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$
Sukros	$\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$
Vanillinsyra	$\text{C}_8\text{H}_8\text{O}_3$
Palmsyra	$\text{C}_{16}\text{H}_{32}\text{O}_2$

Glukos, fukos, galaktos och rhamnos är alla sockerarter med 6 kol vilket innebär att de innehåller 6 kolatomer per molekyl. Xylos och arabinos är sockerarter med 5 kol, maltos, laktos och sukros består av 2 enkla kolföreningar vilket gör att de innehåller 12 kolatomer per molekyl. Vaniljsyra är en 8 kolsbensensyra vilket innebär att den har en bensenring i sig. Palmsyra är en fettsyra som innehåller 16 kolatomer. Samtliga föreningar ingår som vanliga beståndsdelar i olika biopolymerer som bygger upp växtmaterial. Som ett resultat av den kontinuerliga nedbrytningen av biopolymererna med hjälp av exoenzymer förekommer monomerer som t.ex. glukos, galaktos, arabinos och xylos i väldigt låga koncentrationer i marken (Paul, Clark 1996).

2.3 Respicond

Under försöket användes en respirometer, (RESPICOND, A. Nordgren Innovations AB, Djäkneboda). Jordproverna ligger i enskilda burkar och varje burk har en mindre burk med KOH-lösning inuti. KOH-lösningen var 0,6 molar. Respirometern mäter avgivningen av koldioxid varje timme genom att koldioxiden som avges fångas av en KOH-lösning, vilket resulterar i minskad konduktans i lösningen, konduktansen mäts med två elektroder. Maskinen är kopplad till en dator i vilken värdena registreras. Temperaturerna som användes i det här försöket var, 4, 9, 14 och 19 °C. Burkarna står i ett vattenbad som håller den önskade temperaturen.

2.4 Databearbetning

Data från maskinen måste i vissa fall bearbetas för att kunna användas, det kan röra sig om mindre störningar såsom variationer i elnätet eller glapp i någon kontakt. Vid uttag av basrespirationen togs medelvärdet och standardavvikelsen ut och värden som skiljde sig mer, negativt eller positivt, än standardavvikelsen från medelvärdet togs bort. Basrespirationen är beräknat som medelvärdet för avgivningen varje timme under 40 timmar innan substrattillsatsen, vilket innebär att det är den naturliga nedbrytningen av det organiska materialet som syns.

Kraftigt negativa eller positiva värden togs också bort manuellt, bland annat efter tillsatserna så tog det några timmar innan värdena stabiliserades. Den substratinducerade respirationen togs ut som medelvärdet för timavgivningen så snart värdena stabiliserats efter tillsatserna. Antalet timmar varierade, från cirka 10 timmar vid 4 °C och 5 timmar vid 19 °C. När den substratinducerade respirationen togs ut så var det några replikat som gav lägre värden än basrespirationen vilket borde vara omöjligt om inte ämnen tillförs i sådana koncentrationer att de blir toxiska för organismerna.

My definieras som lutningen på den exponentiella tillväxtfasen. För att ta ut my logaritmerades timavgivningsvärdena med basen för den naturliga logaritmen e, och lutningen på den brantaste linjära delen togs ut. My visar hur snabbt mikroorganismerna kan tillväxa på varje ämne. Även vid uttag av detta värde varierade antalet timmar som användes, försök att undvika för korta området där lutningen påverkas av störningar gjordes. I palmsyran uppkom aldrig någon exponentiell tillväxt, dock en linjär. Lutningen på den linjära kurvan användes istället. Även vid uttag av my fanns det några replikat som avvek och därför togs bort, 3 av 176.

Värdet för den substratinducerade respirationen och my används för att räkna ut laggtiden enligt formeln:

$$\text{laggtid} = (\text{SIR} + k) / \text{my} \quad (2)$$

Där SIR är substratinducerad respiration, k är konstanten i räta linjens ekvation och my är lutningen på den räta linjen. Den substratinducerade respirationen blev ibland negativ eller orimligt hög vilket gjorde att medelvärdet för det enskilda ämnet och temperaturen användes istället. Denna metod användes i 14 av 176 replikat. För arabinos 9° Celsius var det endast ett replikat av 4 som gick att använda för att ta fram laggtid.

När värdet för respektive mikrobiella tillväxtfas fastställts för samtliga 4 temperaturer bestämdes en modell för att beskriva temperaturresponsen, trendlinjenfunktionen i

Excel användes. R^2 -värdet användes för att se vilken funktion som gav bäst anpassning till punkterna.

Q_{10} -värdena togs ut med formeln:

$$Q_{10} = e^{\beta \cdot 10} \quad (3)$$

e är den naturliga logaritmen, 2,7183, β exponenten i formeln för den exponentiella kurvan som beskriver temperaturresponsen och 10 representerar temperaturskillnaden på 10 grader. För att få fram standardavvikelsen på exponenten β användes kurvpassning. Med standardavvikelsen på β kunde sedan standardavvikelsen för Q_{10} räknas ut genom följande formel:

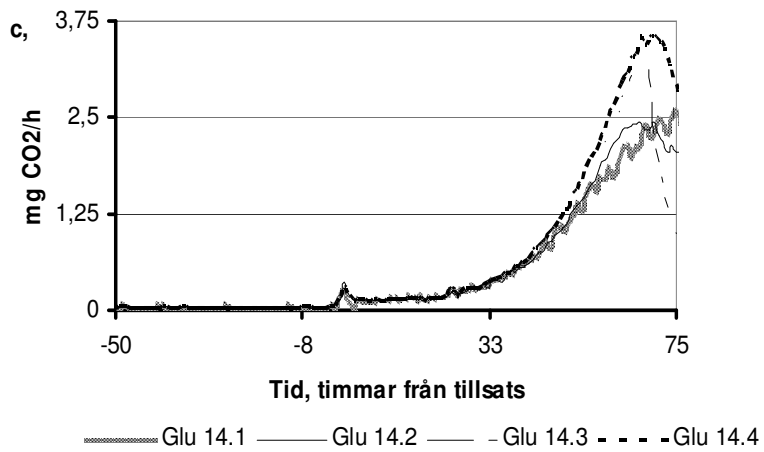
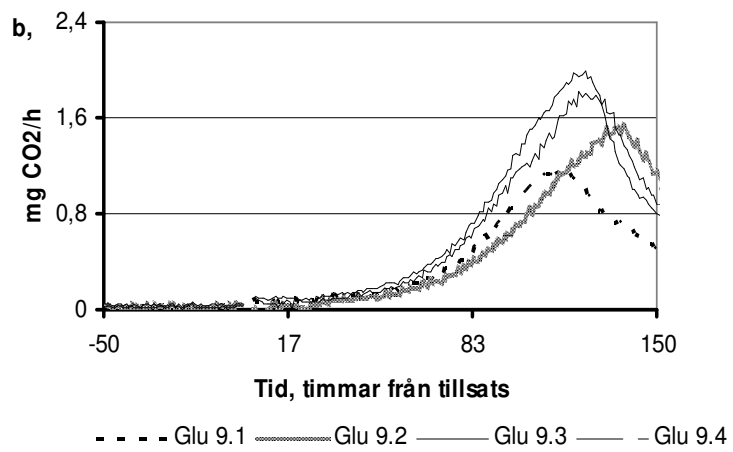
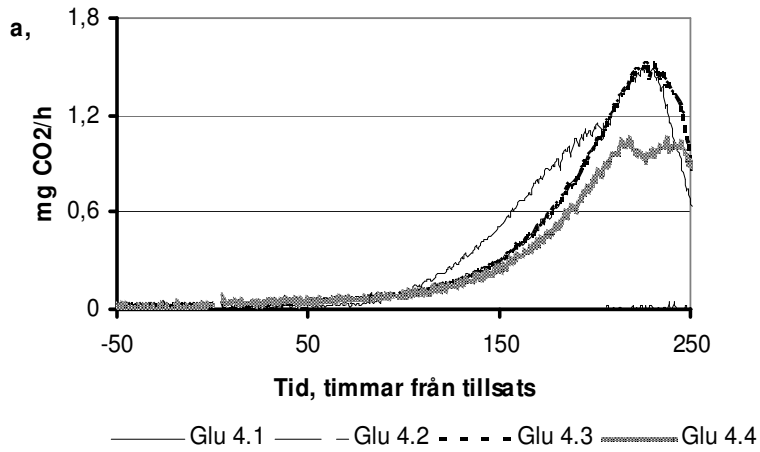
$$\text{Standardavvikelse } (Q_{10}) = 10 * e^{\beta \cdot 10} * \text{standardavvikelsen } (\beta) \quad (4)$$

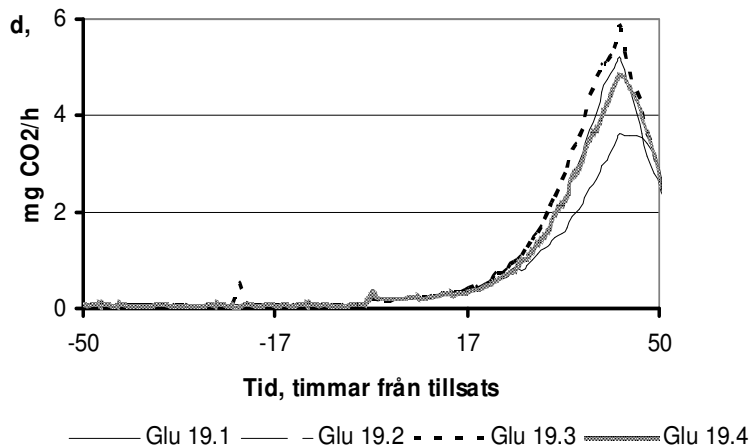
Q_{10} -beräkningarna gjordes i SPSS. Då Q_{10} kräver en exponentiell kurva för att kunna tas fram gjordes modellen för den substratinducerade respirationen om från linjär till exponentiell.

3. Resultat

Det Respiconden ger som utdata är inte tillväxten utan koldioxidavgivningen, mikroorganismerna använder en hel del av kolet från tillsatserna för att bygga upp sina egna celler vilket inte syns i mätningarna.

Respiconden returnerar data i mg CO_2/h , ur dessa data ritades grafer vilka låg till grund för värdena för de olika fysiologiska stadierna i de mikrobiella samhällena. Hacket i data vid tid 0 på alla grafer är när tillsatsen av substrat gjordes. Basrespirationen fortsätter längre bak i tiden än vad som visas i graferna men ligger stabilt. Vissa av experimenten uppvisar minskad noggrannhet efter att toppen är nådd eller strax efter, detta förklaras av att KOH-lösningen hade blivit mättad. Skalorna på x- och y-axlarna är olika för de olika temperaturerna. En del av KOH-lösningen spilldes ut i replikatet 4.1 vilket kan förklara varför den skiljer sig från de andra. Vid 9 grader har tiden tills tillväxten kommer igång minskat och organismsamhället respirerar högre. Vid 19° Celsius respirerar organismerna betydligt mycket högre än vid de lägre temperaturerna. Repliket 19.1 ligger dock på samma nivåer som de två högre i 14° Celsius.

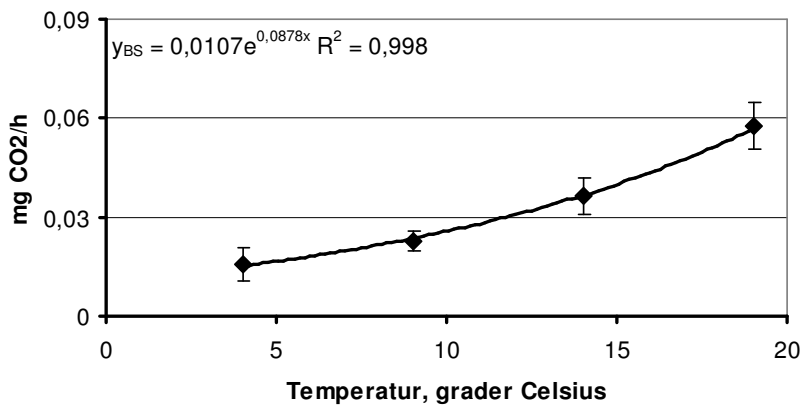




Figur 2. Exempel på rådata för glukos, vid (a) 4, (b) 9, (c) 14 och (d) 19 grader Celsius. Varje temperatur har 4 replikat. (a) Vid 4 grader Celsius är respirationen lägst och tar längst tid att nå my. I replikat 4.1 har en del KOH-lösning spillts ut vilket ger ett avvikande utseende. (b) Vid 9 grader har respirationen ökat jämfört med 4 grader Celsius. Bulorna som syns i (c) och (d), vid övergången från BS till SIR är orsakad av störningar vid tillsatsen av glukosen.

3.1 Basrespiration

Basrespirationen uppvisar ett svagt exponentiellt samband mellan temperatur och CO₂-avgivning från jorden.

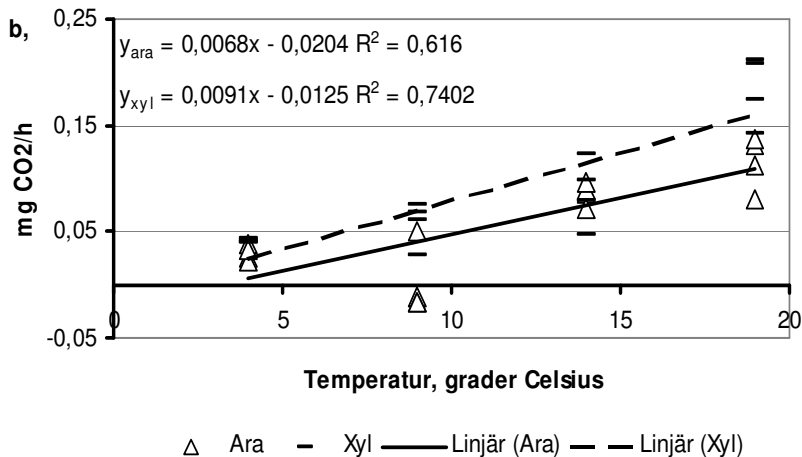
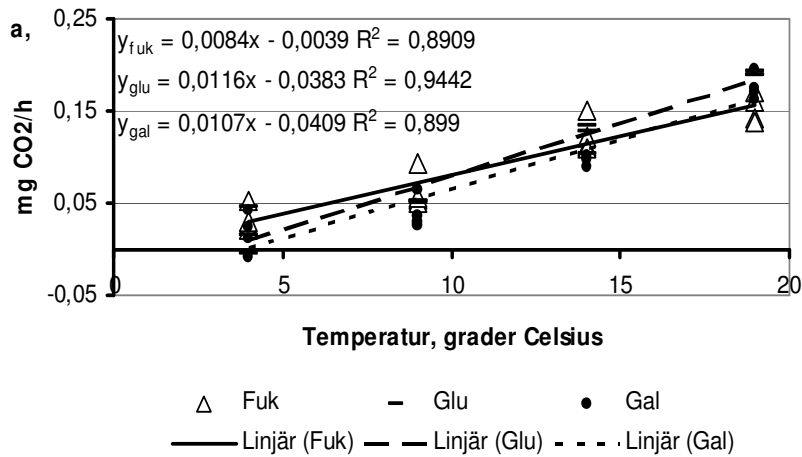


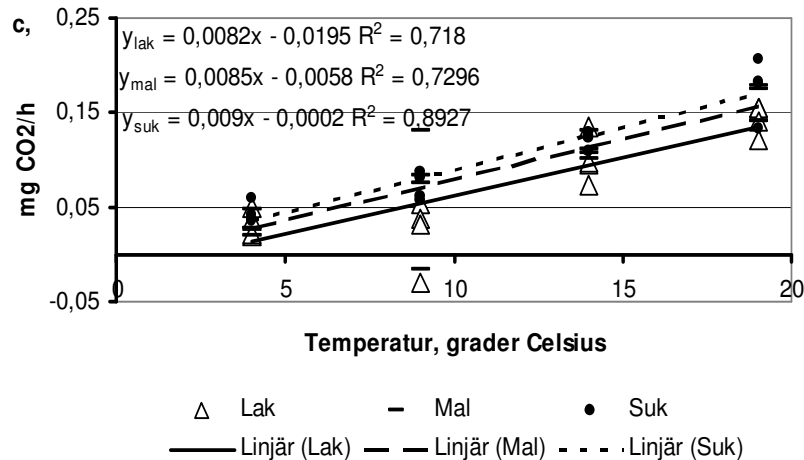
Figur 3. Basrespirationen vid 4, 9, 15 och 19 grader Celsius. Värdena är baserade på medelvärdena för cirka 40 replikat per temperatur. Ökningen är exponentiell från cirka 0,015 mg CO₂/h till 0,058 mg CO₂/h.

3.2 Substratinducerad respiration

Den substratinducerade respirationen, SIR, uppvisar ett linjärt samband, r_2 -värdet var något lägre vid användning av exponentiell funktion. Alla grafer förutom palmsyra har samma värden på x- och y-axlarna.

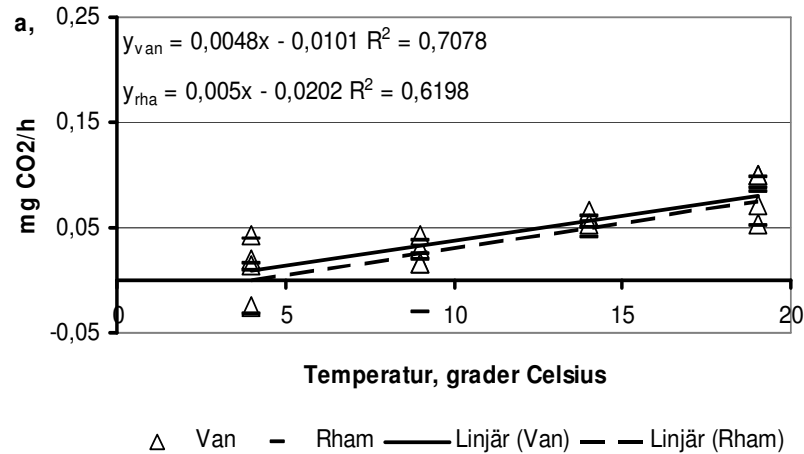
Proverna med socker bestående av sex kol (a) responderar liknande på temperaturökningen. Fukos, glukos och galaktos är också bland de högst respirerande proverna. Sockerarterna med 12 kol atomer per molekyl (c) uppvisar ett liknande samband, lutningen och respirationen är något lägre än för sockerarterna med 6 kol men liknande arabinos och xylos. Laktos har lägst respiration och sukros har högst. Proverna med xylos och arabinos har ett liknande samband. Vid 9° Celsius har arabinos tre negativa värden och ett som följer trendlinjen. Med xylos som tillsats respirerar mikroorganismerna på samma nivåer som med tillsatts av sockerarterna med 6 kol.

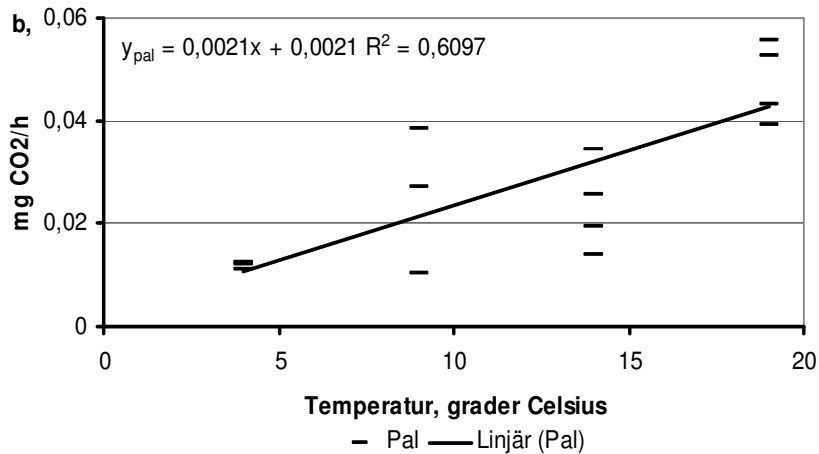




Figur 4. Temperaturrensen för substratinducerad respiration (SIR) för glukos, fukos, galaktos (a), arabinos och xylos (b) och laktos, maltos, sukros (c). Varje ämne har fyra replikat vid varje temperatur. Temperaturerna är 4, 9, 14 och 19 grader Celsius.

Rhamnos och vaniljsyra har liknande temperaturrens trots olika kemisk uppbyggnad. De är också de ämnena med lägst respiration förutom palmsyra. För både rhamnos och vaniljsyra finns det negativa värden vid 4° Celsius, rhamnos har även ett negativt värde vid 9° Celsius. Palmsyra har den lägsta substratinducerade respirationen, med betydligt större relativ spridning.

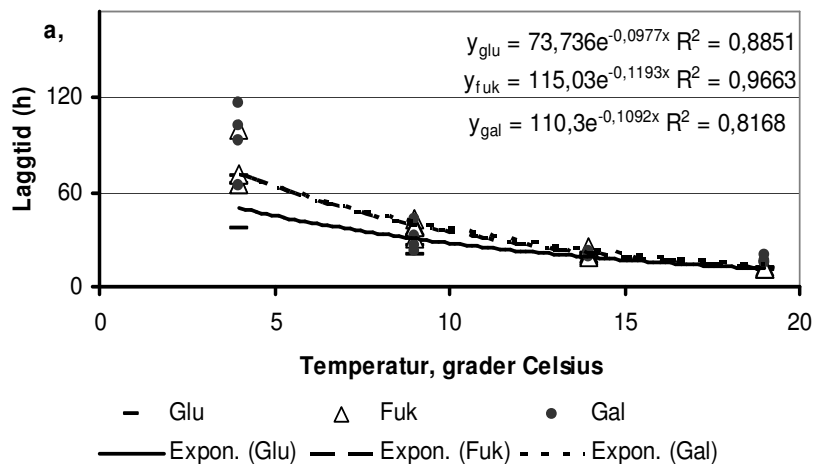


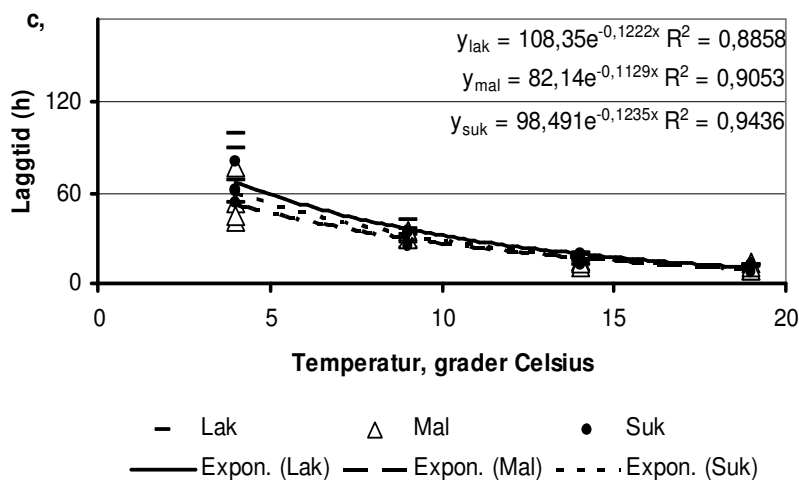
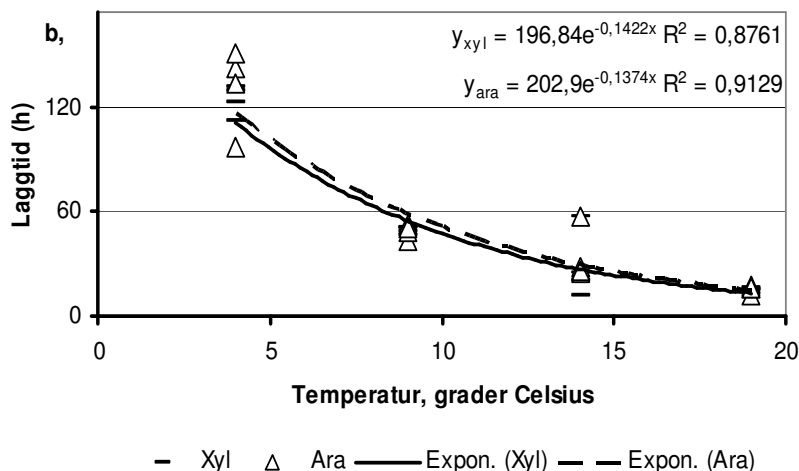


Figur 5. Temperaturrensen för substratinducerad respiration för vaniljsyra och rhamnos (a) och palmsyra (b). Varje ämne har fyra replikat vid varje temperatur. Temperaturerna är 4, 9, 14 och 19 grader Celsius.

3.3 Laggtid

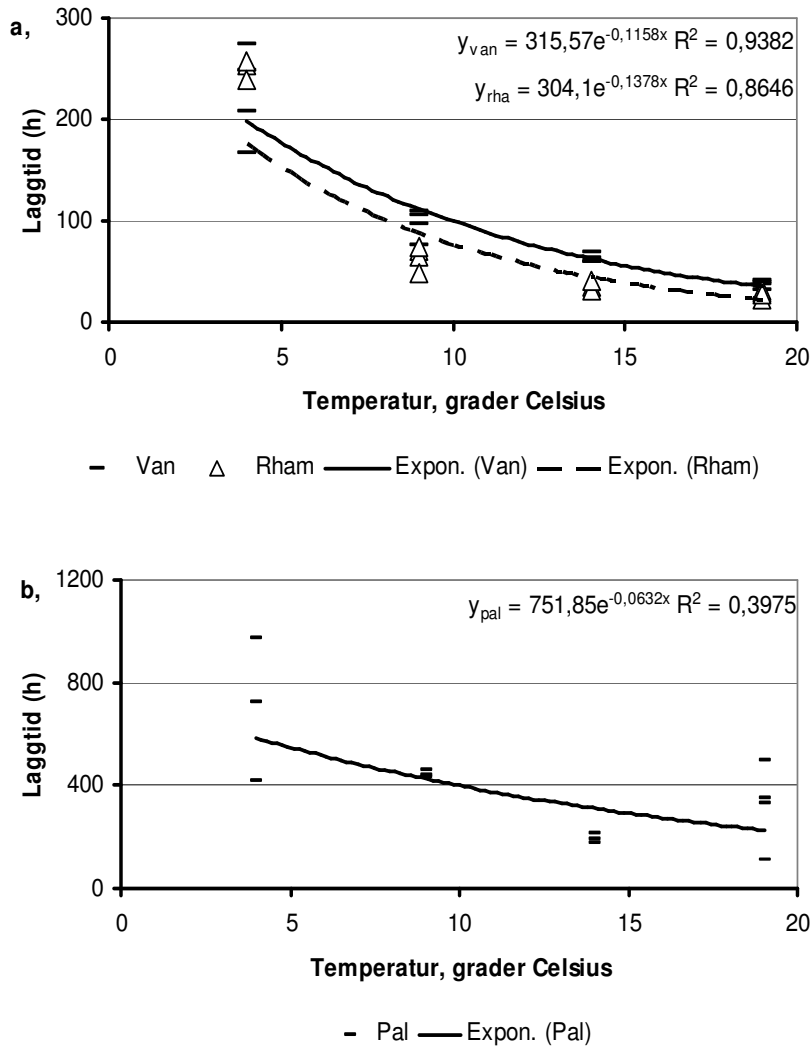
Laggtiderna responderar exponentiellt på temperaturen. Fukos och galaktos har väldigt liknande laggtid. Laggtiden för xylos och arabinos är väldigt lika varandra. Maltos, laktos och sukros har de lägsta laggtiderna av alla ämnen, även om glukos, fukos och galaktos också har korta laggtider vid dem högre temperaturerna.





Figur 6. Laggtiden som en funktion av temperaturen för glukos, fuktos, galaktos (a), xylos och arabinos (b) och laktos, maltos och sucros (c). Varje ämne har 4 replikat vid varje temperatur. Temperaturerna som användes var 4, 9, 14 och 19 grader Celsius. Tillsatserna av laktos, maltos och sukros (c) gav kortast laggtid medan xylos och arabinos hade de längsta laggtiderna av de tre ämnesgrupperna.

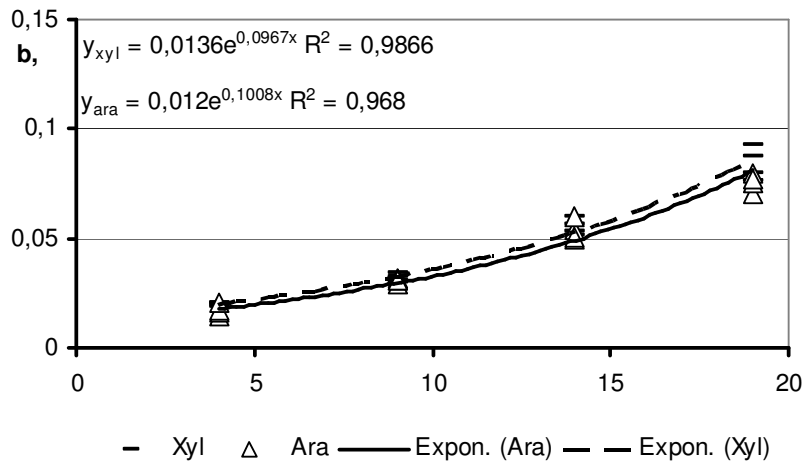
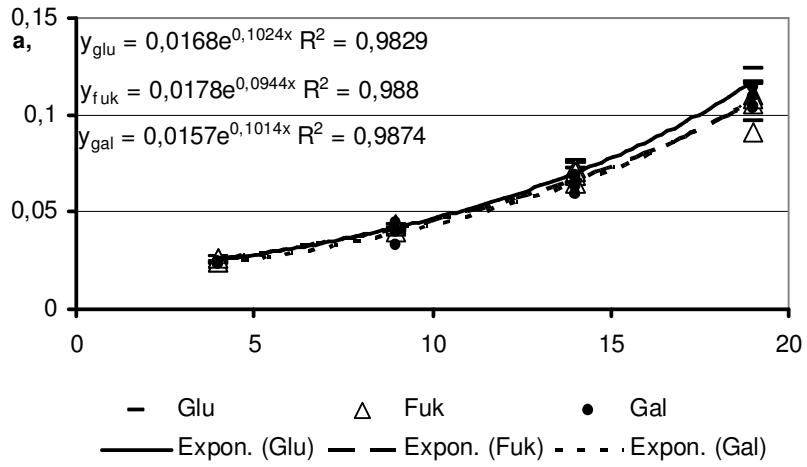
Laggtiderna för rhamnos, vaniljsyra och palmsyra är betydligt mycket längre än de andra ämnena vilket innebär att skalan på y-axeln har ändrats. Även för laggtiden reagerar rhamnos och vaniljsyra liknande trots sina skillnader i kemiska sammansättning. Laggtiden för palmsyra beräknades på ett my som inte var baserat på en logaritmerad kurva. Rhamnos har en väldigt skarp lutning mellan 4 och 9 grader Celsius men flackar sedan av en aning.

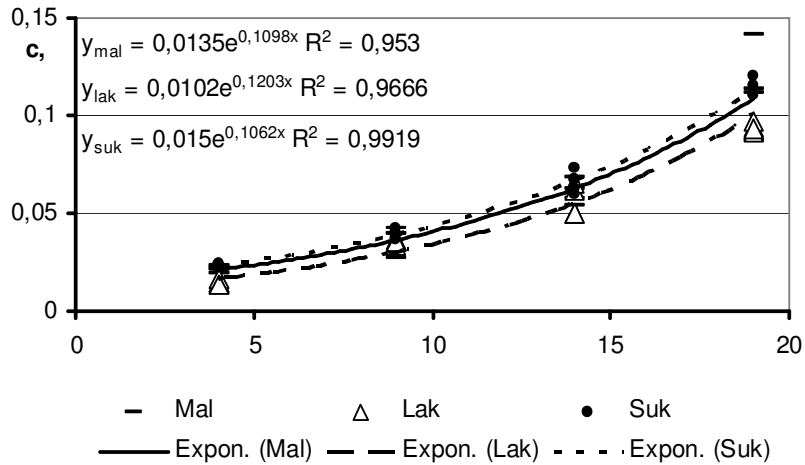


Figur 7. Laggtid som en funktion av temperatur för vaniljsyra och rhamnosa (a) och palmsyra (b). Varje ämne har 4 replikat vid varje temperatur. Temperaturerna som användes var 4, 9, 14 och 19 grader Celsius. Palmsyran har störningar vid 19 grader som minskar lutningen på kurvan.

3.4 Exponentiell tillväxt

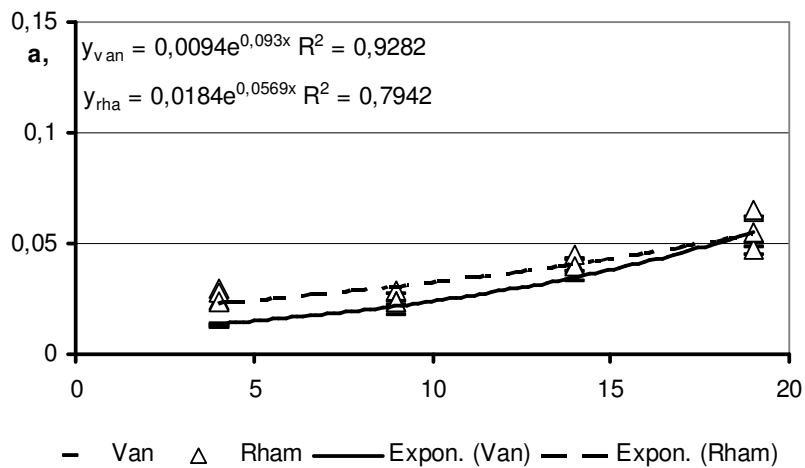
Även my har ett exponentiellt samband med temperaturen. Glukos, galaktos och fukos ger alla liknande resultat. Xylos och arabinos har även de en respons liknande glukos, fukos och galaktos. Maltos, laktos och sukros reagerar liknande på temperaturförändringen.

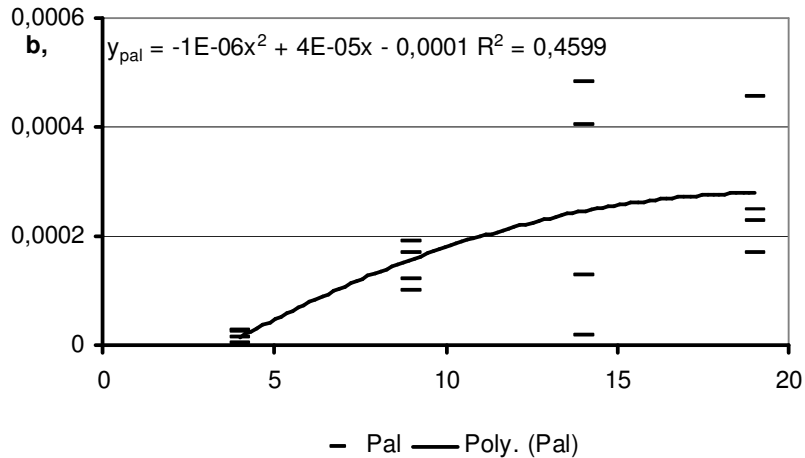




Figur 8. Exponentiell tillväxt (my) som en funktion av temperatur för glukos, fuktos och galaktos (a), xylos och arabinos (b) och maltos, laktos och sucros (c). Varje ämne har 4 replikat vid varje temperatur. Temperaturerna var 4, 9, 14, och 19 grader Celsius.

Rhamnos har en något svagare lutning, temperaturrespons, än vaniljsyra. Responsen för palmsyra skiljer sig kraftigt från övriga ämnen. Tendenser till ett exponentiellt samband går att urskilja om data för 14° Celsius inte skulle inkluderas. Lutningen är dock baserad på en kurva baserad på ologariterade värden till skillnad från de andra ämnena.

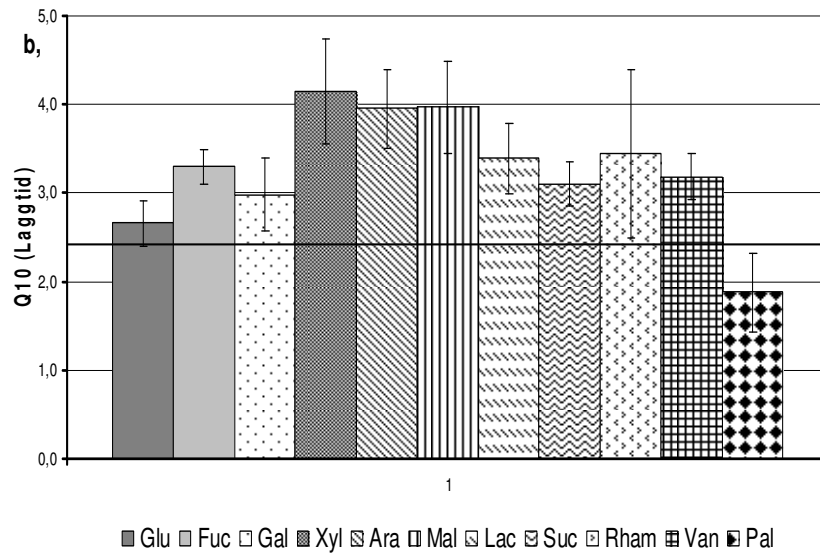
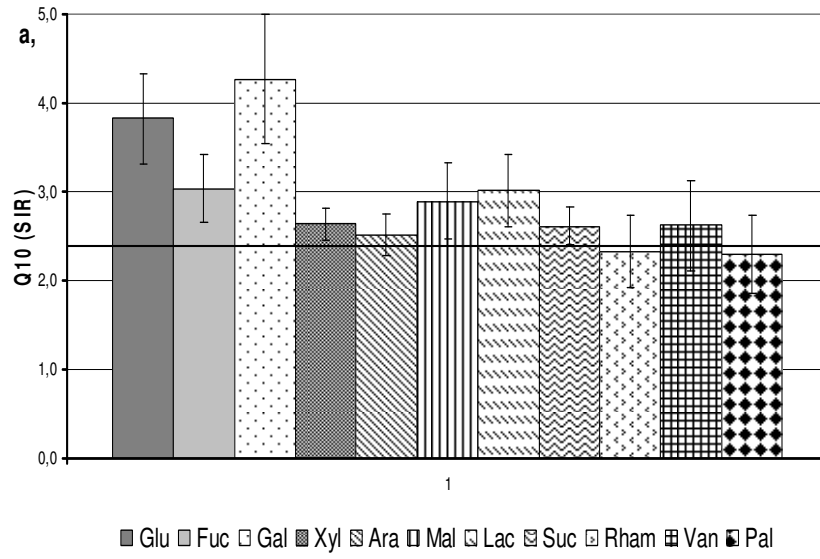


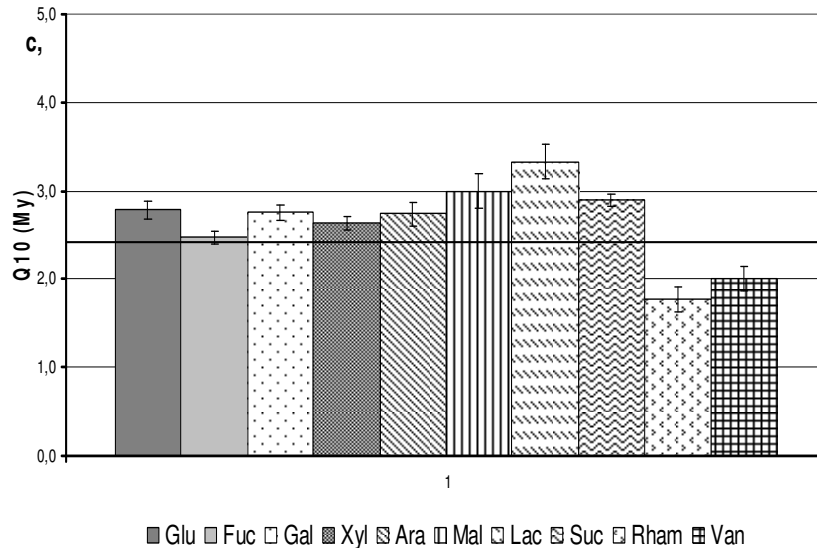


Figur 9. Exponentiell tillväxt (my) som en funktion av temperaturen för vaniljsyra och rhamnos (a) och palmsyra (b). Varje ämne har 4 replikat vid varje temperatur. Temperaturerna var 4, 9, 14, och 19 grader Celsius.

3.5 Temperaturreponser, Q_{10} , för olika tillväxtfaser samt olika kolkällor

Q_{10} -värdena är olika för de olika tillväxtfaserna (Fig. 10). Temperaturreponsen (Q_{10}) för basrespirationen var 2,4 och standardavvikelse var 0,068 och visas som ett streck i alla grafer. Skalan är den samma på alla grafer. Glukos, fukos och galaktos har alla högst Q_{10} vid den substratinducerade respirationen. Detsamma gäller för palmsyra även om det är en mindre skillnad. För xylos, arabinos, maltos, laktos, sukros, rhamnos och vaniljsyra var Q_{10} som högst vid laggtiden. Eftersom palmsyran aldrig nådde exponentiell tillväxt så har inget Q_{10} -värde för my tagits fram för det ämnet dock för laggtiden som är baserad på tiden till den linjära tillväxten började. Många ämnen hade sina lägsta Q_{10} -värden för my. Standardavvikelseerna är också lägre för my än för de andra tillväxtstadierna.





Figur 10. Q_{10} för SIR och alla ämnen (a) och Q_{10} för laggtiden och alla ämnen (b) och Q_{10} för my och alla ämnen utom palmsyra eftersom det aldrig blev exponentiell tillväxt. Strecket som löper genom alla graferna vid 2,4 visar basrespirationen.

4. Diskussion

Temperaturresponsen skiljer sig både mellan de olika ämnena och mellan de olika fysiologiska tillväxtfaserna hos mikroorganismerna. En skillnad mellan resultatet från det här försöket och många fältförsök är att vattenhalten, näringsmängden och koltillsatserna var optimerade för mikrobiell tillväxt, vilket gör att effekten av temperatur framträder klarare. I fält är det sällan endast temperaturen som varierar utan även vattenhalt och tillförsel av både näringsämnen och kolsubstrat. Trädets rötter respirerar och den respirationen styrs av tidpunkt på växtsäsongen, trädets fysiologiska status och hur mycket kol som bundits in vid fotosyntesen. Variationen i Q_{10} -värdet som Davidson m.fl. (2006) redovisar för vår respektive höst kanske kan förklaras till viss del av att mikroorganismssamhällena i marken befinner sig i olika stadier i tillväxten men även trädets tillväxt.

(Kirschbaum 2000) väljer att se förändringar i markkolsmängden längs en syd-nordgradient som en indikator på temperaturresponsen. Detta kan dock anses som tvivelaktigt eftersom flera andra faktorer också förändras längs en syd-nordgradient. Det är inte bara temperaturen som förändras, i norr är det vanligare med barrträd istället för lövträd vilket ger en annan kvalitet på materialet. Förändringar i pH är också att vänta, även vattenmängden varierar, i norr är jordarna yngre på grund av istiden vilket kan påverka mängden kol bundet till mineralytor, det torrare klimatet i syd ger en ökad risk för bränder vilket snabbt kan påverka kolsmängden i marken.

4.1 Variationer i temperaturrespons mellan ämnen

Det finns skillnader i resultatet som indikerar att de olika ämnena som användes har olika temperaturrespons, signifikansnivån är dock inte så stor. Den höga substratkoncentrationen borde enligt (Davidson m.fl. 2005) leda till att Arrheniusfunktionens samband, med kraftigare temperaturrespons för de mer stabila ämnena, uppträder. Något sådant samband är dock svårt att utläsa ur resultatet, basrespirationen och de mer stabila ämnena uppvisar istället en svagare temperaturrespons. Resultaten indikerar snarare det som (Fang m.fl. 2005), (Liski 1999) och (Giardina, Ryan 2000) argumenterar för, temperaturresponsen för de mer stabila ämnena är svagare än eller jämförbar med den för de mer labila ämnena. Det är dock osäkert att jämföra palmsyran och vaniljsyrans respons med de mer stabila ämnena i marken, även om vaniljsyra tidigare har använts som modellsubstans för lignin.

4.2 Variationer i temperaturrespons mellan tillväxtfas

Att temperaturresponsen skiljer sig åt för de olika tillväxtfaserna är högst anmärkningsvärt, då mikroorganismerna i marken sällan har tillräckligt med substrat för att kunna växa hela vägen till my. Det är snarare troligt att SIR och BS är de mikrobiella fysiologiska faserna som är vanligast. Att temperaturresponsen för SIR blev linjär medan den för alla andra var exponentiell var också oväntat, men ändå inte otroligt. Idag används oftast exponentiella samband för att beskriva temperaturresponsen (Davidson m.fl. 2005), (Fang m.fl. 2005) vilket kan vara inkorrekt om det visar sig att resultaten för SIR är korrekta. Fler studier och statistiska tester bör genomföras för att undersöka om detta är en avvikelse eller riktigt. De olika tillväxtstadierna innefattar olika processer bland annat, upptag av näringsämnen, katabolism, anabolism, avgivning av exoenzymer, det vore osannolikt att alla dessa olika processer skulle reagera likadant på en temperaturförändring. Med den exponentiella ekvationen som användes för att beräkna Q_{10} så är Q_{10} konstant över alla temperaturintervall medan med en linjärfunktion skulle Q_{10} variera beroende på i vilket temperaturintervall som undersöktes.

Generellt så används ett Q_{10} -värde för nedbrytningen, dock indikerar resultaten att de olika tillväxtstadierna har olika responser. Det borde följaktligen vara olika temperaturresponser vid olika tidpunkter i nedbrytningen av det organiska materialet i marken. Resultaten tyder också på att en del av den variation i temperaturresponser (Q_{10}) som rapporteras i vetenskaplig litteratur kan komma ifrån variation mellan de olika tillväxtfaserna.

4.3 Osäkerheter

Värdena för laggtiden är de mest osäkra värdet eftersom det är beroende av 2 andra värden, SIR och my. Detta gör att även Q_{10} -värdena för laggtiden blir osäkrare än de andra värdena. Palmsyran ger väldigt osäkra samband vilket kan bero på att respirationen var så pass låg att Respicondens variationer fick genomslag i utdata.

Vid sällningen och preparering av jorden förstördes strukturen och flera aggregat, detta kan ha gjort att labila ämnen som tidigare var otillgängliga för mikroorganismerna blivit tillgängliga och kunnat påverka den uppmätta respirationen.

I marken sker en kontinuerlig om än stötvis addering av substrat till mikroorganismerna på de positioner de har i marken. Detta gör att det vid en specifik tidpunkt kan vara flera olika mikroorganismersamhällen som befinner sig i olika tillväxtstadier.

Temperaturresponser som uppenbarade sig i det här experimentet gäller endast för de ämnen och jord som användes i det här experimentet och i det här experimentet. I naturen förekommer inte de ämnen som användes i så höga koncentrationer som användes, jorden finfördelades vid sållning, blandning och tillsatserna vilket också påverkar respirationen. Det intressanta att studera ur feedback-effekter på klimatförändringssynvinkeln är hur temperaturresponser tillsammans med vattenbalansen, macrofaunan, lerinnehållet och andra faktorer samspelar för att påverka nedbrytningshastigheten och på så sätt även den globala kolbalansen. Därför borde en parallell studie i fält utföras för att kontrollera hur verklighetsförankrade resultaten är. Resultaten kan dock ses som en indikator på vilka faktorer som påverkar temperaturresponser vid nedbrytning av organiskt material, vilket kan bidra till en ökad förståelse av kolets kretslopp och på så sätt ge ökad säkerhet vid prediktioner angående framtidens klimat.

Respiconden returnerar data i avgivet mg CO₂/timme, avgivningen av CO₂ är endast en del av nedbrytningen av det organiska materialet. Mikroorganismerna använder även det organiska materialet till att tillväxa och föröka sig, anabolism, de behöver dock energi också vilket de får genom att bryta ned det organiska materialet till CO₂, katabolism. Effektiviteten hos mikroorganismerna att bygga nya celler på substratet kan skilja sig mycket. En effektivitet på 40-60 % är oftast korrekt att använd vid lösliga ämnen, vilket innebär att den totala nedbrytningen är betydligt mycket högre än vad som syns i graferna (Paul, Clark 1996). Effektiviteten är avhängig på hur enkelt mikroorganismerna kan använda substratet till sin egen tillväxt. En del av skillnaderna mellan de olika ämnena skulle kunna förklaras av skillnader i mikroorganismernas effektivitet att tillväxa på de olika substraten.

Arabinsos vid 9° Celsius gav tre negativa SIR-värden medan ett följde trendlinjen. Att detta skulle bero enbart på någon störning i maskinen verkar osannolikt, möjligen kan de mikrobiella samhällena ha blivit så pass störda att respirationen sjunkit kraftigt och att det tillsammans med maskinens osäkerhet lett till negativa värden.

5. Slutsats

Temperaturresponser skiljer sig mellan olika substrat och kvalitén på substratet bör tas med i beräkningar av temperaturresponser.

Variationen i Q₁₀ för de olika fysiologiska faserna indikerar att det troligtvis behövs flera Q₁₀-värden för nedbrytning av organiskt material, inte bara med hänsyn till substratkvalitet utan även till tid och koncentration av substratet. Detta eftersom mikroorganismerna befinner sig i olika tillväxtfaser.

6. Referenser

- Batjes, N.H. (1996) *Total carbon and nitrogen in the soils of the world*. European journal of soil science. Vol. 47: sid 151-163
- Bååth, E. Wallander, H (2003) *Soil and rhiosphere microorganisms have the same Q_{10} for respiration in a model system*. Global change biology. Vol 9 sid 1788-1791
- Davidson, E. A. Janssens, I. A. Luo, Y. (2006) *On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10}* . Global change biology. Vol 12: sid 154-164
- Davidson, E. A. Janssens, I. A. (2006) *Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change*. Nature. Vol 440: sid 165-173
- Davidson, E. A. Trumboret, S. E. Amundson, R. (2000) *Biogeochemistry: Soil warming and organic carbon content*. Nature. Vol 408 sid 789-790
- Denman, K.L., G. Brasseur, A. Chidthaisong, P. Ciais, P.M. Cox, R.E. Dickinson, D. Hauglustaine, C. Heinze, E. Holland, D. Jacob, U. Lohmann, S Ramachandran, P.L. da Silva Dias, S.C. Wofsy and X. Zhang, 2007: Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M.Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Epron, D. Farque, L. Lucot, E. Et al (1999) *Soil CO_2 efflux in a beech forest: the contribution of root respiration*. Annals of forest science. Vol 56 sid 289-295.
- Fang, C. Smith, P. Moncrieff, J. B. Smith, J. U. (2005) *Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature*. Nature. Vol: 433 sid 57-59
- Garraway, M.O. Evans, R.C. (1984) *Fungal nutrion and fysiology*. New York: Wiley-interscience.
- Giardina, C. P. Ryan, M. G. (2000) *Evidence that decomposition rates of arganic carbon in mineral soil do not vary with temperature*. Nature. Vol 56 sid 858-861
- Gottshalk, G (1979) *Bacterial metabolism*. 2:nd ed. New York: Springer-Verlag 359
- Hanson, Pj, O'Neill, EG, Chambers, MLS et al (2003) Soil respiration and litter decomposition. In *North American temperate decidiuous forest responses to changing precipitation regimes*. (eds Hanson, PJ. Wullschleger, SD.), sid 163-189. New York, Springer-Verlag.
- Ilstedt, U. Nordgren, A. Malmer, A. (2000) *Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical acrisols and a boreal mor layer*. Soil biology and biochemistry. Vol 32 sid 1591-1599

Kirschbaum, M. U. F. (2000) *Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming*. Biogeochemistry. Vol 48, sid sid 21-51.

Knorr, W. Prentice, I. C. House, J. I. Holland, E. A. (2005) *Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming*. Nature. Vol 433 sid 298-301

Liski, J. Ilvesniemi, H. Mäkelä, A. Westman, C.J (1999) *CO₂ emissions from soil in response to climatic warming are overestimated-the decomposition of old organic matter is tolerant to temperature*. Ambio. Vol 28 sid 171-174.

Lloyd, J. Taylor, J. A. *On the Temperature Dependence of Soil Respiration*. Functional Ecology, Vol. 8, No. 3 (Jun., 1994), pp. 315-323

Paul, E.A, Clark, F.E (1996) *Soil microbiology and biochemistry*. 2:nd ed. San Diego: Academic Press. 340

SENASTE UTGIVNA NUMMER

- 2008:10 Författare: Anna Nylander
Trädslagsinverkan på markvegetationens utveckling i odlingsförsök med tall och contorta
- 2008:11 Författare: Cecilia Persson
Tillväxt och potentiell sågtimmerkvalitet i gallringsmogna jämförelseplanteringar med *Pinus contorta* och *P. sylvestris*
- 2008:12 Författare: Anna Sjöström
Fuktkvotens inverkan på oljeupptag och pigmentinträngning i gran (*Picea abies* L. Karst) och tall (*Pinus sylvestris* L.) vid impregnering med Linotechmetoden.
- 2008:13 Författare: Alexander Ross
Ifrågavarande kronopark skall benämnas Skatan – En skogshistorisk analys av Ekoparken Skatan
- 2008:14 Författare: Hampus Roffey
Fågelbär (*Prunus avium* L.) – Överlevnad, höjduveckling och skador i unga planteringar på småländska höglandet
- 2008:15 Författare: Jenny Andersson
Ekologisk landskapsplan för fastigheten Götebo 1:5
- 2008:16 Författare: Ylva Linnman-Vänglund
How is the distribution of the epiphytic lichen *Usnea longissima* affected by forest structure and logging history within stands?
- 2008:17 Författare: Anna Högdahl
Naturvårdande skötsel (NS) – blir resultatet som man tänkt sig? En fältstudie över föryngring, trädslagsfördelning och död ved 14 år efter åtgärd
- 2008:18 Författare: Ann Österström
Flygbildsanalys av trädskiktets status efter brand. En metodstudie
- 2008:19 Författare: Anna Karlsson
Årstidsdynamik för kvicksilver i ett sötvattensediment
- 2008:20 Författare: John Erlandsson
Fukthalt i GROT – påverkande faktorer
- 2008:21 Författare: Magnus Härjegård
Föryngringsresultatet efter en vegetationsperiod med plantering, sådd och såddbrikett för svensk tall (*Pinus sylvestris* L.) och contortatall (*P. contorta*)
- 2008:22 Författare: Daniella Andersson
Early Holocene occurrence of thermophilous trees in the Storulvån valley – a study based on pollen analysis
- 2008:23 Författare: Eva Rodriguez
Vegetation history and *Picea abies* L. Karst. establishment in the Härjedalen province (central Sweden)
- 2008:24 Författare: David Elm
Dikesrensning och skyddsdikning – en fältstudie och utredning av behov i södra Sverige
- 2008:25 Författare: Ida Dahl
The effects of forest clear-cutting on stream water DOC.

Hela förteckningen på utgivna nummer hittar du på www.seksko.slu.se