

# Hur odlare genom odlingsåtgärder kan påverka mikrolivet i jorden

-en litteraturstudie

How growers through cultivation management can influence microorganisms in the soil

-a literature study

*Maria Olsson*



## **Hur odlare genom odlingsåtgärder kan påverka mikrolivet i jorden**

-en litteraturstudie

How growers through cultivation management can influence microorganisms in the soil

-a literature study

*Maria Olsson*

**Handledare:** Linda-Maria Mårtensson, SLU, Institutionen för biosystem och teknologi

**Examinator:** Malin Hultberg, SLU, Institutionen för biosystem och teknologi

**Omfattning:** 15 hp

**Nivå och fördjupning:** G2E

**Kurstitel:** Kandidatarbete i trädgårdsvetenskap

**Kurskod:** EX0495

**Program/utbildning:** Trädgårdsingenjör:odling – kandidatprogram

**Utgivningsort:** Alnarp

**Utgivningsår:** 2018

**Omslagsbild:** <https://www.publicdomainpictures.net/view-image.php?image=178518&picture=>

**Elektronisk publicering:** <http://stud.epsilon.slu.se>

**Nyckelord:** mikroorganismer, mikrober, bakterier, svampar, gynna, nytta, odling, marktäckning, plöjning, organiskt material

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för landskapsarkitektur, trädgårds- och växtproduktionsvetenskap

Institutionen för biosystem och teknologi

## Förord

Jag vill passa på att tacka min handledare Linda-Maria Mårtensson för att du varit så stöttande och positiv under hela arbetets gång, och för din tydliga handledning som gjort att detta arbete sakta har kunnat växa fram.

5/3 2018

Maria Olsson

## Sammanfattning

Jordens mikroliv har visat sig vara känsligt för de störningar som människan orsakar vid brukning av jorden. Ett rikt mikroliv är viktigt för jordens funktionalitet och antalet mikroorganismer kan ses som en indikator för jordens hälsa och kvalitet. I denna litteraturstudie är syftet att beskriva vilka förutsättningar som är gynnsamma för ett rikt mikroliv i marken och hur dessa förutsättningar skulle kunna uppnås genom odlingsåtgärder med följande frågeställningar: Vad består jordens mikroliv av, och vad är de olika organismgruppernas funktioner? Vilka yttre parametrar påverkar mikrolivet? Hur påverkar olika odlingsåtgärder mikrolivet i marken?

Det finns många mikroorganismer i jorden som utför funktioner som är positiva för en odling, exempelvis mineralisering, nitrifikation och kvävefixering. I detta arbete berörs bakterier inklusive aktinomyceter, svampar, arkéer, protozoer och till viss del även alger och oomyceter. Mikroorganismer reagerar snabbt på växlande omständigheter i sin närliggande miljö och är därför känsliga för olika odlingsåtgärder som utförs under en odlingssäsong. Fuktighet, temperatur, pH, andelen organiskt material, jordens näringsinnehåll, klimat och jordart är alla yttre faktorer som påverkar jordens mikroliv. De olika odlingsåtgärderna som behandlas är marktäckning, tillförsel av organiskt och mineraliskt gödselmedel, jordbearbetning, flanning, kemisk bekämpning och växtföljd. Resultatet visar på de många faktorerna som påverkar jordens mikroliv, och sammanfattningsvis är marktäckning med organiskt material, tillförsel av organiskt gödselmedel och minskad jordbearbetning några av de odlingsmetoder som visade sig vara gynnsamma av de odlingsåtgärder som togs upp i det här arbetet.

## Abstract

Soil microorganisms have proven to be sensitive to the disturbances that human beings cause during horticulture and agriculture. A diverse soil microbial community is important for the soil's functionality and the number of species can be seen as an indicator for the health and quality of the soil. In this literature study, the purpose is to describe which conditions that are beneficial to a rich microbial life in the field and how these conditions could be achieved through cultivation management with the following statements: Which are the soil microorganisms and which are their functions? Which external parameters affect the microorganisms in the soil? How do different cultivation management affect the microorganisms in the soil?

There are many microorganisms in the soil that perform functions that are positive for cultivation, such as mineralization, nitrification and nitrogen fixation. The microorganisms described in this work are bacteria including actinomycetes, fungi, archaea, protozoans and, in part, algae and oomycetes. Microorganisms react quickly to changed conditions in their immediate environment and are therefore sensitive to various cultivation measures that are carried out during a growing season. Humidity, temperature, pH, organic matter, soil nutrient content, climate and soil are all external factors that affect the soil microbial organisms. The result shows that many cultivation methods affect the soil microbial microorganisms, where soil coverage with organic matter, the supply of organic fertilizers and reduced soil cultivation, are methods that proved to be beneficial, for the soil microbial organisms and their important contribution to soil ecosystem services.

## Innehållsförteckning

1.	Inledning .....	1
1.1	Syfte .....	3
1.2	Frågeställningar .....	3
2.	Material och metod .....	4
3.	Resultat.....	4
3.1	Jordens mikroliv .....	4
3.1.1	Bakterier .....	5
3.1.2	Aktinomyceter .....	8
3.1.3	Svampar .....	8
3.1.4	Arkéer.....	9
3.1.5	Protozoer .....	9
3.1.6	Alger.....	10
3.1.7	Oomyceter .....	10
3.1.8	Översikt .....	10
3.2	Viktiga processer i jorden där mikroorganismer deltar.....	11
3.2.1	Mineralisering, immobilisering och kol-kvävekvot.....	11
3.2.2	Nitrifikation och denitrifikation .....	12
3.2.3	Kvävefixering.....	13
3.3	Yttre parametrar som påverkar jordens mikroliv .....	13
3.3.1	Fuktighet .....	13
3.3.2	Temperatur .....	15
3.3.3	pH.....	16
3.3.4	Organiskt material .....	17
3.3.5	Näringsinnehåll i jorden .....	17
3.3.6	Markstruktur.....	18
3.3.7	Klimatzon.....	19
3.3.8	Jordart.....	19
3.4	Odlingsåtgärder som påverkar mikrolivet.....	20
3.4.1	Marktäckning med organiskt material .....	20
3.4.2	Marktäckning med oorganiskt material .....	21
3.4.3	Tillförsel av organiskt gödselmedel .....	22
3.4.4	Tillförsel av oorganiskt gödselmedel .....	24
3.4.5	Jordbearbetning och plöjning .....	26
3.4.6	Flamning av jorden .....	28
3.4.7	Kemiska bekämpningsmedel .....	28
3.4.8	Växtföljd .....	29

4.	Diskussion .....	29
5.	Slutsats .....	33
6.	Litteraturlista .....	33

# 1. Inledning

Jord är viktig för många ekosystemtjänster (Dominati et al., 2010). Det är där växtnäring återcirkuleras, vätska filtreras och vatten lagras. Den har en stabiliserande roll för växter, människor och djur. Den medverkar till regleringen av klimatet genom bindning av kol och reglering av växthusgaser som lustgas och metan och är en reservoar för biodiversitet och en källa för naturresurser som lera och torv.

Ett exempel på en definition av jordkvalitet av Doran och Safley (1997, s. 8) lyder:

”the continued capacity of soil to function as a vital living system, within ecosystem and land-use boundaries, to sustain biological productivity, promote the quality of air and water environments, and maintain plant, animal and human health.”

Svensk översättning: ”jordens fortsatta kapacitet att fungera som ett vitalt levande system, inom gränserna för ekosystem och markanvändning, för att upprätthålla biologisk produktivitet, främja luft- och vattenmiljöns kvalitet och upprätthålla växt-, djur- och människors hälsa.”

Jord består både av oorganiskt material, i form av mineraler som skapats genom fysisk och kemisk söndervittring av bergmaterial, och av organiskt material, bestående av bland annat döda växtrester och djur i olika stadier av nedbrytning (Dominati et al., 2010; Eriksson et al., 2011). Jord håller olika mängd vatten och gas, beroende på jordens fysiska egenskaper vad gäller kornstorlek, aggregatbildning och porositet. Jordar skiljer sig också åt i de kemiska egenskaperna, som pH, tillgängligheten på näringsämnen och på dess biologiska egenskaper, där biomassan av jordens mikroliv räknas in.

Det finns många fördelar med att ha ett rikt mikroliv i en jord. Det är mikroorganismerna som gör att näringsämnen recirkuleras och utan ett mikroliv hade jorden snart blivit karg och ofruktbar (Ashman and Puri, 2002). Detta beror på att innan organiskt restmaterial åter igen kan tas upp av växtligheten, måste den brytas ner till mindre beståndsdelar som sker genom mikroorganismernas mineralisering. Andra funktioner som utförs av mikroorganismer är immobilisering, biologisk kvävefixering, och omfördelning och omblandning av jordmassa (Bünemann et al., 2006). Andelen kol och kväve som är bunden i den mikrobiella biomassan är liten i förhållande till den totala andelen kol och kväve bunden i organiskt material, och



utgör endast 1-3 % av allt organiskt kol och 2-6% av allt organiskt kväve (Gregorich et al., 1997). Trots denna lilla andel spelar den mikrobiella biomassan en nyckelroll för dynamiken av cirkulering av energi och näringsämnen i jorden, speciellt för näringsämnena kväve, svavel och fosfor.

Den största delen organiskt material i jorden består av humus (Eriksson et al., 2011) som bildas av en komplex blandning av svårnedbrytbart organiskt material, som lignin och cellulosa, och mikrobiella restprodukter (Ashman and Puri, 2002; Moorhead and Sinsabaugh, 2006; Paul, 2015). Dessa ämnen som består av långa kedjor av molekyler binds ihop till stabila superstrukturer (Paul, 2015). Humus skapar en reservoar av svårnedbrytbar kol i marken och har betydelse för den långsiktiga bördigheten i jorden. Humus hjälper till att reglera markens pH-värde, har en hög katjonsbyteskapacitet (Eriksson et al., 2011) samt bidrar till att långsiktigt bygga upp stabila jordaggregat i marken (Abiven et al., 2009).

Andra positiva effekter av ett rikt mikroliv är att de kan hjälpa till att hålla kvar vatten i jorden samt göra vattnet tillgängligt för växtligheten, de kan avgifta och isolera organiska giftämnen (Doran and Zeiss, 2000) samt att de kan hjälpa till med att trycka undan växtpatogener (Pérez-Piqueres et al., 2006) och växtätande organismer (Doran and Zeiss, 2000).

Det finns i vissa fall jordar som innehåller växtpatogena bakterier, men där växterna inte blir smittade (Lugtenberg, 2015). Dessa sjukdomsundertryckande, eller suppressiva, jordar innehåller så många välgörande bakterier att de trycker undan de sjukdomsalstrande bakterierna. Det finns flera olika mekanismer som leder till den suppressiva effekten. Mikroorganismer kan hämma andra mikroorganismers tillväxt, reproduktion och förökning genom att konkurrera med tillgången på energi och näring, genom utsöndring av antibiotika, eller genom parasitering eller predation (Meghvansi et al., 2015; Paul and Clark, 1996). Ett annat sätt är att vissa mikroorganismer kan inducerad resistens mot vissa patogener hos växter och öka växternas försvarsmekanism (Meghvansi et al., 2015). Genom att växten utsätts för ämnen som utsöndrats av mikroorganismerna triggas växtens inneboende försvar och resulterar i en senare tolerans eller resistens mot kommande infektioner.

Jordens mikroorganismer har visat sig vara känsliga för de störningar som människan orsakar vid brukning av jorden (Doran and Zeiss, 2000). Då jordens mikroliv spelar en så viktig del för jordens funktionalitet skulle antalet mikroorganismer och deras diversitet kunna ses som

en indikator för jordens hälsa och kvalitet, tillsammans med andra parametrar som till exempel andelen organiskt material i jorden.

Vad vi tillför jorden, både från organiska och oorganiska källor, kan påverka mikrolivet antingen på kort sikt, genom att förändra tillgången på näring eller ha toxisk inverkan, eller på lång sikt genom exempelvis bidra till en förändring i halten organiskt material (Bünemann et al., 2006) eller pH (Graham and Haynes, 2005). Vilka grödor som odlas i jorden har större effekt på vilka svampar som växer där, än vad det har visat sig ha betydelse för vilka bakterier som finns i marken (Hartmann et al., 2015). Andra effekter som också kan spela in på markens mikroliv är olika plöjningsstrategier (Frey et al., 1999; Van Groenigen, 2010), odling av monokulturer (Andrén and Lagerlöf, 1983) eller inblandningen av baljväxter och andra mykorrhizabildande kulturer (Hydbom et al., 2017). Genom odling av monokulturer under flera år kan ofta en ökning av plantpatogena svampar ses, samt en ökning av växtätande djur, som till exempel vissa arter av nematoder eller insekter (Andrén and Lagerlöf, 1983), men det kan också leda till en utveckling av suppressivitet i jorden (Sanguin H. et al., 2009).

I det här arbetet beskrivs vilka mikroorganismer som kan räknas till jordens mikroliv och deras egenskaper, optimum och motoptimum som kan finnas för dessa mikroorganismer. Därefter tas det upp vilka olika parametrar som finns i olika jordar och hur de kan påverka mikrolivet. Sist kopplas denna information till olika odlingsåtgärder och hur de kan påverka mikrolivet.

## 1.1 Syfte

Syftet med detta arbete är att beskriva vilka förutsättningar som är gynnsamma för ett rikt mikroliv i marken och hur dessa förutsättningar skulle kunna uppnås genom hortikulturella åtgärder. Målgruppen för detta arbete är verksamma odlare och andra med intresse inom trädgårdsbranschen.

## 1.2 Frågeställningar

Vad består jordens mikroliv av, och vad är de olika organismgruppernas funktioner?

Vilka yttre parametrar påverkar mikrolivet i jorden?

Hur påverkar olika odlingsåtgärder mikrolivet i jorden?

## 2. Material och metod

Detta är en litteraturstudie som baserar sig på vetenskapliga artiklar och böcker. Sökmotor som använts är Sveriges lantbruksuniversitets sökmotor Primo samt sökmotorerna Web of science och Pubmed. Arbetet riktar sig till personer verksamma inom hortikultur, lantbruk och trädgårdsnäringen, och informationen som har inkluderats i detta arbete har bedömts vara relevant för den tilltänka målgruppen. Således har mycket detaljerad information om varje mikroorganism exkluderats och fokus lagts på den generella förståelsen och effekterna av olika miljöbetingelser och odlingsåtgärder.

Övriga avgränsningar för arbetet:

- Arbetet tar inte upp resultatet av ett rikt mikroliv i form av skördeutbyte av en specifik gröda.
- Arbetet tar inte upp och diskuterar åtgärder mot patogena mikroorganismer.
- Arbetet innefattar inte jordens större organismer, så kallad meso- och makrofauna, eller virus.
- Arbetet tar inte upp specifika biologiska bekämpningsmedel bestående av en extern tillförsel olika mikroorganismer.

Använda sökord: soil, microbiology, microorganisms, microbiome, biota, biodiversity, horticulture, irrigation, moist, organic matter, litter, burning, nutrient, effect, cover crop, organic mulch, plastic mulch, pH, bacteria, fungus, mycorrhizal fungi, phosphorus, fertilization, soil quality, protozoa, compost, manure, tillage, no-tillage, C/N quot change, suppressiveness, perennial

## 3. Resultat

### 3.1 Jordens mikroliv

Ofta delas jordens organismer in i tre stora grupper beroende på dess fysiska storlek (Ashman and Puri, 2002). I den mikrobiota gruppen, där alla organismer är mindre än 0,2 mm, ingår bakterier, protozoer, svampar och alger, och det är denna grupp arbetet främst riktar in sig på. Till den mesobiota gruppen, där organismer mellan 0,2-10 mm ingår, hittas nematoder, hjuldjur, hoppstjärter och kvalster. I den makrobiota gruppen ingår djur som är större än 1 cm och hit hör dagmaskar, sniglar och många insekter. Ett annat sätt att dela in jordens organismer på, är genom mikroflora, bestående av bakterier och svampar, och jordfauna

bestående av protozoer och ryggradslösa djur som nematoder, kvalster och daggmaskar (Bünemann et al., 2006).

Det finns två övergripande metoder för att mäta jordens mikroorganismer på (Sparling, 1997). Genom att mäta den mikrobiella biomassan, och då ofta mängden kol eller kväve i den mikrobiella biomassan, mäts den totala andelen levande organiskt material i jorden förutom rötter och jordens fauna. Här visas inte hur stor del av mikroorganismerna som är aktiva eller inaktiva. Genom att mäta den mikrobiella respirationen, eller andningen, mäts aktiviteten av mikroorganismerna i form av avgiven koldioxid. Den mikrobiella respirationen kan förändras mycket snabbt, beroende på exempelvis tillgång på substrat, temperatur eller fukt. Kieft et al. (1987) har visat i en studie att tillförsel av vatten i torr jord ledde till en snabb ökad mikrobiell respiration, tillsammans med en ökad andel kol bunden i den mikrobiella biomassan, med maximal topp redan under de första två dyggen.

### 3.1.1 Bakterier

Ett gram jord kan innehålla 200 miljoner (Ashman and Puri, 2002), upp till miljarder bakterier (Paul and Clark, 1996) och de är de minsta organismerna i marken. De är inte bara många till antalet, utan även artrika och har många olika funktioner (Ashman and Puri, 2002). Bakterier är de mikroorganismer som främst deltar i processen att bryta ner lätt nedbrytbart organiskt material (Eriksson et al., 2011). Genom att de är encelliga och så små har de en stor yta i förhållande till sin volym och påverkas snabbare av förändringar i deras omgivande miljö än större och mer komplexa organismer (Paul, 2015). De kan föröka sig snabbt vid tillgång på substrat och vid gynnsam temperatur och fuktighet (Eriksson et al., 2011). Bakterier förökar sig genom delning och deras fördubblingshastighet är till största delen begränsad av tillgången av substrat (Killham, 1994). Under näringsrika förhållanden, till exempel på ett laborationssubstrat, kan vissa bakterier ha en fördubblingstid på mindre än en timme, men i dess naturliga miljö i marken delar den sig kanske en eller några få gånger på ett år, med små toppar vid ökad tillgänglighet på substrat, exempelvis vid tillförsel av organiskt material.

Bakterier förekommer oftast inte fritt i jorden utan befinner sig på markens jordpartiklar (Ashman and Puri, 2002) ofta adsorberade till jordpartiklarna genom svaga jonladdningar (Killham, 1994). De hittas ofta i de minsta porerna mellan jordaggregat i jorden, då dessa små utrymmen ger gott skydd och ofta god tillgång till fukt. De kan också befinna sig i större porer mellan aggregat samt inne i själva jordaggregaten (Paul and Clark, 1996). De växer

också rikligt nära växternas rötter, i rhizosfären, där de hittar näring i rotexudatet som utsöndras från rötterna och består av bland annat kol (Eriksson et al., 2011). Bakterierna kan bland annat hjälpa till öka vittringen av mineraler och metallkomplex nära roten genom sin utsöndring av organiska syror, som i sin tur leder till ökad tillgänglighet av växtnäringsämnen.

Olika utrymmen i jorden kan vara koloniserade av olika bakteriella samhällen, beroende på skillnaden i mikroklimat och de olika bakteriernas överlevnadsstrategier (Paul and Clark, 1996). Bakteriers överlevnadsstrategier kan exempelvis vara att de är täckta av en slemmig yta som skyddar mot ogynnsamma förhållanden, som torra och ogynnsamt pH, men som också hjälper bakterierna att fästa på jordpartiklarna. Andra överlevnadsstrategier är förmåga att kunna sakta ner den metaboliska hastigheten vid låg tillgänglighet på energi och näring, och vissa bakterier, exempelvis inom släktena *Bacillus* och *Clostridium*, kan vid svåra förhållanden skapa endosporer som är en vilande struktur och som kan överleva lång tid och klara svåra förhållanden, vad gäller höga temperaturer, torra, strålning och kemisk desinfektion (Evert and Eichhorn, 2013).

Att dela in organismer i hur de utvinnet kol och energi är användbart för att beskriva de grundläggande skillnaderna hos bakterier, men även för andra organismer generellt (Paul and Clark, 1996). Autotrofa (eller självförsörjande) bakterier kan utvinna kol från koldioxid från luften. Om de använder solen som energikälla kallas de fotoautotrofa, exempelvis de fotosyntetiserande cyanobakterierna, och om de använder oorganiska ämnen, som till exempel svavel, som energikälla kallas de kemoautotrofa, exempelvis de gröna svavelbakterierna. Heterotrofa bakterier utvinnet sitt kol från organiskt material och får sin energi genom att bryta ner större organiska molekyler till mindre, som sker genom cellandning, eller respiration (Evert and Eichhorn, 2013). Till denna grupp hör de flesta arter som är kända idag, och hit hör de saprotrofiska bakterierna som bryter ner dött organiskt material. Bakterier skiljer sig även genom sitt behov av syre. Aeroba bakterier kräver syre för sin respiration, medan anaeroba inte kan använda sig av syre för sina processer, utan använder sig av exempelvis sulfater vid sin respiration. Det finns strikt anaeroba bakterier som dör vid tillgång av syre, och fakultativt anaeroba som kan växa oavsett tillgång till eller frånvaro av syre. Oligotrofa bakterier är bakterier som klarar av att överleva i näringsfattig miljö, och som inte frodas i en näringsrik miljö (Paul and Clark, 1996), och klarar av att använda låga koncentrationer av substrat (Koch, 2001). Kopiotrofa bakterier klarar sig i en näringsrik miljö men trivs inte i en näringsfattig. Bakterier kan också delas in i två olika grupper beroende på hur deras

cellmembran är uppbyggda (Evert and Eichhorn, 2013). Denna gruppering har uppstått genom att man färgat bakterier, och då sett att en grups cellmembran inte kan färgas, och således har en annan uppbyggnad av cellmembranet, och kallas då gram-negativa bakterier. Den andra gruppen kan färgas, och kallas således gram-positiva bakterier. För sammanfattning av stycket se tabell 1.

Tabell 1, sammanfattning av olika egenskaper hos bakterier som tas upp i arbetet.

Fototrofa	tar energi från solljus
Kemotrofa	tar energi från kemiska ämnen
Autotrofa	utvinnet kol från koldioxid
Heterotrofa	utvinnet kol från organiskt material
Oligotrofa	klarar av att överleva i näringsfattig miljö
Kopiotrofa	klarar av att överleva i en näringsrik miljö
Aeroba	kräver syre
Anaeroba	tål inte syre
Fakultativt anaeroba	kan växa både i närvaro och frånvaro av syre
Gram-positiva	cellmembranstruktur som kan färgas
Gram-negativa	cellmembranstruktur som inte kan färgas

Processer som vissa arter bakterier deltar i och som är gynnsamma för odlare är mineralisering av organiskt material, nitrifikation och kvävefixering av luftens kväve, processer som beskrivs mer i detalj i kapitel 3.2.1 till 3.2.3. Förutom detta främjar bakterier aggregatbildningen av jordpartiklar i jorden (Paul, 2015). De kan också minska sjukdomsfrekvensen från andra växtpatogener genom att fungera som antagonister mot dem (Eriksson et al., 2011). Ett exempel på detta har Schönfeld et al. (2003) visat i ett försök utförd både i laborationsmiljö och i fält, där tillförsel av hushållskompost i jorden bidrog till att jordens suppressivitet mot patogenbakterien *Ralstonia solanacearum*, som bland annat leder till vissnesjuka hos tomat, ökade. Författarna drog slutsatsen att en orsak till den tillbakatryckande effekten av den undersökta patogena bakterien var orsakad av en förändring av det mikrobiella samhället på grund av komposttillförseln och som bidrog till att bakterien *R. solanacearum* trycktes tillbaka.

### 3.1.2 Aktinomycceter

Aktinomycceter är heterotrofa bakterier som kan skapa långa förgrenade filament (Paul and Clark, 1996), som är trådlika utväxter (Ashman and Puri, 2002) och de är vanligt förekommande i jord, växtrester och kompost (Paul and Clark, 1996). De är känsliga för lågt pH och deras antal minskar vid pH under 5, och deras optimum ligger mellan pH 6,5-8 (Giri et al., 2005). De är generellt tåliga mot låga vattenhalter, och under långa perioder av torra, speciellt i tropiska och subtropiska klimat, kan dessa organismer dominera jordens mikroflora (Killham, 1994). Många arter har också goda försvarsmekanismer mot andra mikroorganismer genom att utsöndra antibiotiska ämnen (Ashman and Puri, 2002). Aktinomycceter är en grupp bakterier som spelar en viktig roll i jordens processer, då de flesta är saprofyter som bryter ner döda växtrester och många klarar av att bryta ner svårnedbrytbara ämnen som lignin, kitin, pektin, keratin, komplexa aromatiska ämnen och huminsyra, men också vissa herbicider och pesticider (Paul and Clark, 1996).

### 3.1.3 Svampar

Om man ser till biomassan av mikroorganismer i jorden är inte bakterier störst, utan då dominerar svampar i de flesta jordar genom sitt mycel (Ashman and Puri, 2002) som består av tunna filament eller hyfer (Paul and Clark, 1996). De flesta svampar är aeroba, men det finns även anaeroba. Förökningen sker både via sexuella och asexuella sporer. De trivs i jord som innehåller en hög andel lignin, då vissa svampar har en viktig roll vid nedbrytning av trä (Ashman and Puri, 2002). Det finns två större subgrupper av svampar i marken och dessa gynnar odling på olika sätt (Van Groenigen, 2010). De frilevande saprofytiska svamparna livnär sig på att bryta ner dött växtmaterial och bidrar till mineraliseringen av organiskt material, som beskrivs i kapitel 3.2.1. Den andra gruppen svampar är de som skapar mykorrhiza-symbios med levande växter.

Mykorrhizabildande svampar är associerade till nästan alla växter, även om det finns växter, speciellt snabbväxande växter som är karakteristiskt för dagens ogräs, som aldrig skapar denna symbios (Paul and Clark, 1996). Denna förmåga att bilda mykorrhiza sträcker sig långt tillbaka i tiden och tros haft en betydande roll när de första växterna gick från att vara vattenväxter till att växa på land (Killham, 1994). Mykorrhiza förekommer i många former, och de största grupperna kallas endomykorrhiza och ektomykorrhiza (Eriksson et al., 2011). Ektomykorrhiza sker främst i den tempererade zonens skogsträd och här går svamparna in

*mellan* cellerna i växternas rötter och bildar där ett komplext system (Paul and Clark, 1996). De svampar som skapar endomykorrhiza går in i växrötternas celler, och den är vanligt förekommande bland våra odlade örter i form av arbuskulär mykorrhiza. Denna symbios är gynnande både för svampen och för växten genom att svampen förses med kolhydrater och andra vitaminer från växten, och växten får ökad tillgänglighet till både vatten och essentiella ämnen exempelvis fosfor och kväve, men även sink, mangan och koppar (Evert and Eichhorn, 2013; Paul, 2015). Upp till 30 % av all kol som växterna assimilerar genom sin fotosyntes kan gå till de symbiotiska svamparna (Eriksson et al., 2011). Svampen kan också ge skydd mot andra patogena svampar och nematoder (Evert and Eichhorn, 2013). Genom svamparnas långa och tunna mycel täcker de en mycket större volym i jorden än vad växtens egna rötter hade kunna göra (Eriksson et al., 2011). Dessutom kan svamparnas mycel utsöndra organiska syror och enzymer, som ökar tillgängligheten av näringsämnen med låg löslighet så som fosfor, genom att sänka jordens pH, som leder till en ökad vittringshastighet.

Svamphyfer är också fördelaktiga i en odlingsjord då de bidrar till aggregatbildningen i jorden (Paul, 2015).

#### 3.1.4 Arkéer

Arkéer är en specifik grupp av organismer, som skiljer sig från både bakterier och djur, och räknas till en egen domän med ett unikt cellmembran (Paul and Clark, 1996). De är, precis som bakterier, encelliga mikroorganismer som saknar avgränsad cellkärna. De är kända för att kunna tolerera extremt svåra miljöer, och det finns arter som tål höga temperaturer, låga pH eller salta miljöer, men det har även hittats grupper av arkéer som befinner sig i jorden (Paul, 2015). Tillsammans med bakterier och svampar deltar arkéer i mineraliseringen av organiskt material (Eriksson et al., 2011).

#### 3.1.5 Protozoer

Protozoer är ett gruppnamn för tre olika organismer; flagellater, amöbor och ciliater, där skillnaden på dessa organismer är hur de förflyttar sig (Ashman and Puri, 2002). De är framförallt vattenlevande organismer, och i marken är de beroende av en vattenfilm runt jordpartiklar för att röra sig. De kan klara av perioder av torka genom att skapa resistent strukturer som kallas cystor. De livnär sig framför allt genom att äta och bryta ner bakterier. Genom att äta och bryta ner de bakterier som växer runt växtens rötter, som fått kol från



växtens rotexudat och tagit upp och bundit framförallt kväve, men även andra ämnen från jorden i sin massa, frigör de överskottet av de näringsrika bakterierna och näringsämnen frigörs i lättillgänglig form för växten mycket nära roten (Clarholm, 2005; Eriksson et al., 2011). Om inte amöbor fanns i jorden visades under laborationsförsök att växternas tillgänglighet på kväve minskade (Clarholm, 2005). Amöbor är dock under naturliga förhållanden alltid närvarande i en jord.

### 3.1.6 Alger

Alger lever mest i vattenmiljöer, men kan finnas rikligt i toppskiktet av vissa jordar (Ashman and Puri, 2002) och på växter (Paul and Clark, 1996). De kan precis som växter fotosyntetisera från solljuset (Ashman and Puri, 2002). Många alger ingår som de första kolonisatorerna på berg och stenar för att initiera jordbildning.

### 3.1.7 Oomyceter

Oomyceter har zoosporer som kan förflytta sig med hjälp av biflagellater och hyfernas väggar består av cellulosa i stället för kitin som svampar har (Paul and Clark, 1996). De tillhör samma rike som algerna men kan inte fotosyntetisera. Många oomyceter är mycket destruktiva växtpatogener, men det finns även oomyceter som är saprofyter, och som deltar i mineraliseringen genom att bryta ner dött organiskt material.

### 3.1.8 Översikt

Nedan, i tabell 2, följer en kort översikt av de olika gruppernas positiva funktioner i jorden.

*Tabell 2, översikt över de olika organismgruppernas positiva funktioner i jorden.*

Bakterier	mineralisering, kvävefixering, nitrifikation, aggregatbildning, suppressivitet
Aktinomyceter	mineralisering, nitrifikation, suppressivitet, bryter ner svårnedbrytbara ämnen
Svampar	mineralisering, nitrifikation, mykorrhizasymbios, aggregatbildning
Arkéer	mineralisering
Protozoer	äter bakterier vilket frigör näringsämnen till jorden
Alger	första kolonisatorerna på berg och stenar
Oomyceter	mineralisering

## 3.2 Viktiga processer i jorden där mikroorganismer deltar

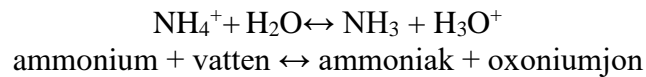
### 3.2.1 Mineralisering, immobilisering och kol-kvävekvot

Det är jordens fauna, som daggmaskar och andra marklevande djur, som finfördelar växt- och djurdelar eller gödsel, och blandar ner det i jorden (Eriksson et al., 2011). Genom sönderdelningen ökas den specifika ytan av det organiska materialet och leder till att det blir lättare för jordens mikroorganismer, i form av bakterier, svampar och arkéer, att kolonisera materialet och ytterligare bryta ner det (Eriksson et al., 2011). Mikroorganismerna bryter sedan ner de större organiska molekylerna som proteiner, aminosyror och nukleinsyror, genom kemiska processer med hjälp av enzymer, till mindre och oorganiska molekyler, som exempel ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ) och fosfat ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) (Paul and Clark, 1996; Sinsabaugh et al., 2002). Det är denna process som kallas för mineralisering och gör att oorganiskt kväve frigörs till jorden (Eriksson et al., 2011). Det finns dock vissa förhållanden då kväve i jorden binds in i mikroorganismernas biomassa och sålunda bidrar till minskad tillgänglighet av kväve för växterna. Detta kallas för immobilisering, och beror på förhållandet mellan det organiska materialets kol (C) och kväve (N) jämfört med mikroorganismernas behov av kol och kväve. Detta förhållande brukar benämnas som C:N kvoten. Innehåller det organiska materialet mycket C, men mindre andel N än vad mikroorganismerna behöver för att bilda exempelvis aminosyror, använder mikroorganismerna sig av löst ammoniak från marken (Paul and Clark, 1989). Bakteriernas behov är relativt konstant och ligger ofta mellan en kvot på 3:1 och 5:1. Olika svampars C:N kvot kan däremot variera stort från 4,5:1 till 15:1. Processerna av mineralisering och immobilisering sker konstant, men nettoeffekten kan bli på det ena eller andra hållet. För att näringsämnen som blivit immobiliserade av mikroorganismerna återigen ska kunna bli tillgängliga för växtligheten har jordens fauna, som daggmaskar och hoppstjärter, en roll genom att de äter av mikroorganismerna i jorden. På samma sätt som redan beskrivits om protozoernas konsumtion av bakterier i rhizosfären, bryts då mikroorganismerna ner och näringsämnen frigörs genom djurens exkrement (Cragg and Bardgett, 2001).

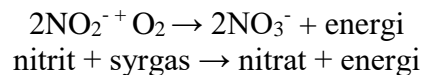
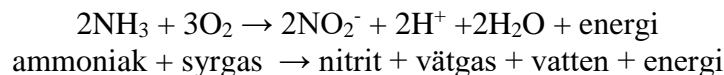
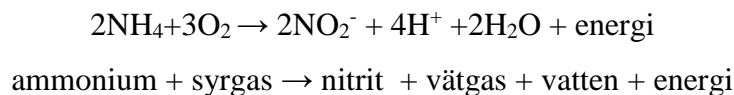
Den immobiliserade näringen som lagrats i bakterier kan ses som en tillfällig förvaring av näringsämnen som då inte blir utsatt för en eventuell utlakning och, som i fallet med fosfor, inte riskeras fixeras eller fastläggas i jordpartiklar och bli otillgängliga (Almeida et al., 2011).

### 3.2.2 Nitrifikation och denitrifikation

När ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) har frigjorts genom mineralisering, kommer en viss del automatiskt övergå till ammoniak (Eriksson et al., 2011) genom att ammoniummolekylen släpper en väteatom, som ofta binds till en vattenmolekyl (Pilström et al., 2007).

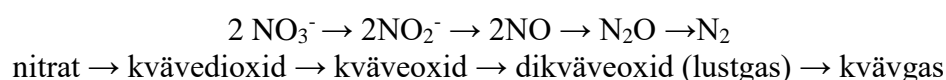


Jämnvikten av ammonium och ammoniak är pH beroende och ju högre pH ju större andel kommer vara som ammoniak (Eriksson et al., 2011). Det är sedan ämnena ammonium (Evert and Eichhorn, 2013) och ammoniak, som autotrofa nitrifierare i form av bakterier, svampar och arkéer, genom nitrifikation, ytterligare kan oxidera om det finns tillgång på syre, till nitrit och sedan vidare till nitrat, och genom denna process utvinna energi (Eriksson et al., 2011).



De nitrifierande mikroorganismerna är i regel mer känsliga för yttre miljöförändringar än de heterotrofa mikroorganismerna, som utviner sin energi genom mineralisering av organiskt material (Eriksson et al., 2011). De påverkas mer av jordens tillgång på syre, av låga temperaturer och jordens pH, som har påverkan på tillgängligheten av ammoniak. De är också beroende av att det finns en pågående mineralisering av organiskt material i området.

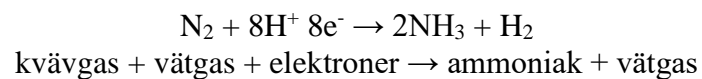
Vid syrefattiga förhållanden riskerar nitrat att ytterligare reduceras i flera steg till kvävgas ( $\text{N}_2$ ) av olika mikroorganismer (Eriksson et al., 2011). Nedan följer en förenklad obalanserad beskrivning av de kemiska stegen. I varje steg går även väte in och i varje steg bildas även vatten.



Det är denna naturliga process som kallas för denitrifikation och som kan leda till en betydande kväveförlust från odlingsjorden (Eriksson et al., 2011). Det finns också en risk att kvävet reduceras ofullständigt och lustgas (N<sub>2</sub>O) eller kväveoxid (NO) bildas i stället för kvävgas. Både kväveoxid och lustgas är växthusgaser och bidrar till växthuseffekten på klimatet och nedbrytningen av ozonlagret (Addiscott, 2005). Denitrifikation sker oftare vid låga pH och vid brist på syre. Det är mest heterotrofa men även autotrofa bakterier, svampar samt arkéer som kan delta i denitrifikationsprocessen. De flesta är fakultativa anaerober som vid syrebrist i stället för syre använder nitrat för att kunna oxidera organiskt material.

### 3.2.3 Kvävefixering

Kvävefixering är en reaktion som har motsatt effekt än denitrifikation (Eriksson et al., 2011). Här omvandlas kvävgas (N<sub>2</sub>) från luften till ammoniak (NH<sub>3</sub>) som blir tillgänglig för växter och mikroorganismer.



Bakterierna bildar sedan aminosyror av ammoniak som sedan används vid till exempel byggandet av olika proteiner (Eriksson et al., 2011).

Denna process genomförs av mikroorganismer med hjälp av enzymer och är en energikrävande process. Den utförs främst av bakterier i symbios med växter, vilket ger en god tillgång till energi (Eriksson et al., 2011). Ett exempel är bakterier från släktet *Rhizobium* och *Bradyrhizobium*, som kan skapa symbios med baljväxter och är den främsta källan till biologisk fixering av kväve i många odlingsmarker. Även andra bakteriesläkten kan fixera kväve från luften, exempelvis *Frankia* som kan skapa symbios med växter som pion och havtorn. Det finns även bakterier som inte bildar symbios med växter men ändå kan utföra kvävefixering, till exempel cyanobakterier och andra släkten som *Clostridium*.

## 3.3 Yttre parametrar som påverkar jordens mikroliv

### 3.3.1 Fuktighet

Vattenstress påverkar mikrolivet på två sätt. För det första minskar vattenfilmen runt jordpartiklar och vattenfyllda utrymmen försvinner. Sedan får det vatten som finns kvar i jorden en högre koncentration av lösta ämnen (Killham, 1994), vilket gör att den osmotiska

potentialen i vattnet runt mikroorganismen minskar och påverkar flödet av vatten och salter över mikroorganismernas cellmembran (Evert and Eichhorn, 2013).

Av mikroberna i jorden är generellt aktinomycceter och svampar de som bäst klarar av torra förhållanden, medan bakterier är mer känsliga. De flesta bakterier i jorden måste leva i vatten och många kräver vatten för att kunna förflytta sig (Killham, 1994). Bakterier har ingen turgor, eller saftspänning, i sin cell, utan de är som en säck med samma saltinnehåll som vätskan utanför den. Detta kan göra att bakterierna måste använda energi för att pumpa ut icke önskvärda salter och pumpa in önskvärda salter om salthalten i jorden ökar på grund av ökad koncentration vid avdunstning. Aktinomycceter, tillsammans med andra gram-positiva bakterier, har en stark cellvägg som har en mer restriktiv genomsläpplighet av olika ämnen över cellmembranet, som gör dem mindre känsliga för ökade saltkoncentrationer i omkringliggande vatten. Aktinomycceter har också filament som liknar svampens mycel. Svampars mycel kan sträcka sig över luftfyllda områden mellan vattenfilmer, och på så sätt upprätthålla sin aktivitet, om än i långsammare takt, även vid torrare perioder. Protozoers aktivitet påverkas negativt av torka då de är beroende av en vattenfilm för att de ska kunna röra sig och för att kunna äta av andra mikrober. Även deras antal tenderar att minska vid minskad vattenpotential, då protozoer generellt är känsliga för vattenstress. Vid vattenstress kan dock vissa protozoer övergå till vilande cystor och på det sättet överleva långa perioder av torka, för att sedan återgå till aktivitet när jorden åter igen blivit tillräckligt vattenfylld.

Både tillväxten av bakterier och svamphyfer ökar snabbt vid tillgång av fukt (Schnürer et al., 1986). Efter ett kraftigt regn kan antalet bakterier i jorden fördubblas och massan av bakterier tredubblas, och vid regelbunden bevattning visades en ökning av längden av svampars hyfer i marken med över 100%. Men för att denna ökning ska kunna ske måste det finnas tillräckligt med näring i marken i form av bland annat kol och kväve, men även fosfor och andra element samt yta att växa på (Stotzky and Norman, 1961).

Tillgång på syre i förhållande till fukt är viktigt. I hur stor grad jordens porer är vattenfyllda har stor betydelse för gasernas sammansättning i jordens luft och sammansättningen av gaser i jordens vatten (Killham, 1994). I en jord som har god lufttillgång sjunker syregraden sällan under 20% och koldioxiden stiger sällan över 1%. Om syretillförseln är lägre än behovet kommer syret ta slut, och de enda processerna som kan fortgå är de anaeroba. Maximal biologisk aktivitet sker oftast när jordens vattenhållande förmåga, eller fältkapaciteten, är fyllt

till ca 40%. Wang et al. (2008) visar på att en god balans mellan fukt och tillgång till syre är viktigt för tillväxten av mikroorganismer i jorden, genom ett försök där de testade tre olika bevattningsmetoder och tre olika bevattningsmängder i krukor, där de efteråt mätte antalet odlingsbara bakterier, aktinomyceter och svampar. De olika bevattningsmetoderna var bevattning uppifrån med slang där hela jordytan blöttes, bevattning där halva jorden bevattades alternerande varannan gång, och slutligen där samma halva av jorden bevattades varje gång. De tre nivåerna av bevattning var svår vattenstress (40-50% av jordens fältkapacitet), mild vattenstress (50-65% av jordens fältkapacitet) och välvattnat (75-90% av jordens fältkapacitet). De såg den bästa tillväxten av mikroorganismer när jorden bevattades under mild vattenstress och där ytan som bevattades skiftades mellan varannan bevattning. Där undvek mikroorganismerna uttorkning då perioderna utan vatten inte var för långa, och de undvek syrebrist då jorden inte var för mättad av vatten. Var jorden för fuktig eller för torr minskas förökningen av mikroorganismerna, där långvarig torka hade störst negativ inverkan på antalet.

Det är en skillnad på bakteriers och svampars tillväxt i förhållande till fuktighet. Frey et al. (1999) har gjort ett försök utfört i olika klimatzoner i Australien, med syftet att jämföra olika strategier för jordbearbetning, bland annat mätt jordens fuktighet i relation till bakteriers och svampars tillväxt. De såg att bakteriers biomassa ökade linjärt från en fuktighet från 0,05 g vatten per g jord upp till en nivå av 0,15 g vatten per gram jord. Därefter ökade inte bakteriernas tillväxt trots ökad vattenhalt, utan biomassan förblev konstant. Svamparnas biomassa ökade linjärt precis som bakterier från 0,05 g vatten per g jord, men slutade inte sin ökande tillväxtkurva upp till en vattenhalt av 0,35 g vatten per g jord, som var den högsta uppmätta vattenmängd i detta försök. Dessa kriterier skulle kunna leda till en förhöjd andel svampar i marken vid en ökad fuktighet högre än 0,15 g vatten per g jord. Svampar kan även klara av att fortsätta växa vid torra förhållanden, någon som bakterier klarar sämre.

### 3.3.2 Temperatur

Olika mikroorganismer kan visa på stor variation på vilka temperaturer de kan växa i. Det finns extrema arter som är anpassade till temperaturer ner till -12 °C och andra arter som klarar temperaturer upp till 110°C. Oftast har de ett intervall på cirka 40 grader där de kan vara aktiva och växa i (Paul and Clark, 1996). I de flesta jordar sker en ungefärlig fördubbling av den mikrobiella aktiviteten för varje ökning av temperaturen med 10°C i intervallet mellan 0-35°C (Killham, 1994). Stiger dock temperaturen bara några grader över den optimala

temperaturen sjunker aktiviteten dramatiskt, beroende på en förändring av mikroorganismernas proteiner.

Aktiviteten hos mikroorganismer avstannar dock inte helt i temperaturer under 0°C (Killham, 1994). Detta visades i ett försök av Frøseth and Bleken (2015) som har mätt aktiviteten av nedbrytning av organiskt material från 0°C upp till 15°C. De såg en pågående aktivitet i nedbrytning av organiskt material ner till 0°C. Denna aktivitet ökade linjärt upp till 15°C. I ett annat försök utfört i norra Sverige har jord förvarats i olika frystemperaturer och utsattes för olika antal upptiningar, för att sedan mäta både tillväxt och respiration hos bakterier och svampar i provet (Haei et al., 2011). Det visades att bakterier hade 3 gånger högre tillväxt om jorden lagrats i 0°C jämfört med om den lagrats i -12°C och ju längre förvaring ju lägre bakterietillväxt. Svampar visade sig ha en motsatt tillväxtkurva med en 4 gånger högre tillväxt om jorden lagrats i -12°C jämfört med om den lagrats i 0°C. För mikroorganismernas totala respiration, som är ett mått på deras aktivitet, var vatteninnehållet i jorden en faktor som ökade respirationen. I jord som från början hade en hög fuktighet, ledde en längre lagringstid inte till någon förändring i respirationen, medan jord med lägre fuktighet fick en lägre respiration vid längre lagringstid. Svampars tillväxt visade sig också mindre känsliga för svängningarna från frysgrader till upptining än bakteriernas tillväxt, ett tillstånd som kan liknas vid torka och återfuktning.

### 3.3.3 pH

Vid förurning av jorden tenderar svamparnas biomassa öka i förhållande till bakteriernas biomassa (Killham, 1994). Detta samband har Rousk et al. (2009) visat i ett försök gjord i en jordremsa med en pH-förändring från pH 4 – pH 8,3. Resultatet visade att den bakteriella tillväxten var som högst vid pH över 7, och minskade sedan gradvis med sjunkande pH, och vid pH 4,5 hade tillväxten minskad till en femtedel. I samma försök var tillväxten av svampar helt den motsatta, och svamparnas tillväxt var som högst vid pH 4,5, och var då fem gånger högre jämfört med svamparnas tillväxt vid pH 8,3. En möjlig orsak till denna korrelation var att bakterierna fysiskt missgynnas av lägre pH och därför minskas svamparnas konkurrens och därför gynnas svamparnas tillväxt vid låga pH.

### 3.3.4 Organiskt material

Organiskt material definieras som material som innehåller kol, men också väte, syre, svavel, kväve och fosfor (Evert and Eichhorn, 2013). Det är detta som utgör bränslet för de flesta mikroorganismerna (Eriksson et al., 2011). Organiskt material kan också benämnas organiskt bundet kol eftersom det är kolhalten som ofta mäts när det görs mätningar för att uppskatta markens mängd av organiskt material. När det färska organiska materialet hamnar i jorden börjar det brytas ner av mikroorganismer. Kolet från materialet binds antingen in i mikroorganismernas biomassa eller avges som koldioxid genom mikroorganismernas andning, även kallad respiration. I det färska materialet bryts generellt de lättnedbrytbara (lättillgängliga) ämnena, till exempel enkla sockerarter och aminosyror, men också cellulosa, hemicellulosa och pektin, ner snabbt och kan ge snabba öknings av mineraliserat kväve i marken (Eriksson et al., 2011). Organiskt material består också av svårnedbrytbart material, till exempel vedämnet lignin. Det kan också övergå till humifierat organiskt material (Eriksson et al., 2011). Humifierat material är en restprodukt efter mikroorganismernas nedbrytning och är mer eller mindre stabila och har en halveringstid mellan tio upp till flera hundra år. Humifierat material kan täcka 90-95% av markens totala organiska material.

De flesta jordar har visat sig ha en för låg andel organiskt kol för att fullt ut täcka behovet för den mikrobiella biomassan i jorden, och för att lösa det befinner sig många mikroorganismer i ett inaktivt tillstånd med lite krav på tillförd energi (Ashman and Puri, 2002).

### 3.3.5 Näringsinnehåll i jorden

Det mikrobiella livet påverkas av hur näringsrik jorden är. Det är inte lätt att utläsa de direkta effekterna på den mikrobiella tillväxten relaterat till tillförsel av mineralnäringsämnen kväve, fosfor, kol och svavel, och många undersökningar som gjorts i laboratorier får olika resultat (Bünemann et al., 2006). En orsak till detta kan bero på att det skapas skiften mellan de mikrobiella samhällena, någon som diskuterar mer i kapitlet 3.4.3 och 3.4.4.

Koncentrationen av organiskt kol och mikrobiell biomassa har visats vara i korrelation med tillfört organiskt restmaterial, och att den mikrobiella biomassan ökade ytterligare om jorden dessutom var gödslad (Graham and Haynes, 2005), då både tillgången på energi och näringsämnen i detta fall blir gynnsam (Andrén and Lagerlöf, 1983).



### 3.3.6 Markstruktur

Markstrukturen är viktig för hur mycket luft och vatten en jord kan hålla (Eriksson et al., 2011). Stora porer är generellt gasfyllda, och är viktiga för att både mikroliv och växter ska få tillräcklig tillgång till syre. De mindre porerna kan hålla och transportera upp markvatten med hjälp av kapillärtrycket. Markvattnet innehåller lösta salter, syror och gaser. Luften i marken har samma innehåll som atmosfären, men proportionerna kan skilja på grund av andningen av rötter och mikroorganismer. Då syre förbrukas och koldioxid utsöndras är ofta andelen koldioxid i markluften högre än i atmosfären. Därför är jordens sammanhängande nätverk av luftfyllda porer viktiga för att koldioxid ska kunna frigöras från marken och syre släppas in som behövs för mikroorganismernas processer.

Sålunda är förekomsten av stabila aggregat som har god motståndskraft mot fysiska påfrestningar en viktig kvalitetsaspekt för fertiliteten av jorden (Abiven et al., 2009). De faktorer som betyder mycket för att dessa jordaggregat ska bildas är textur, innehållet av katjoner, aluminium och järnoxider och andelen organiskt material. Av dessa delar är jordens andel av organiskt material lättast att påverka.

Jord som har blivit kompakterad har förlorat sin struktur och vid kraftig nederbörd kommer den jorden ha svårare att absorbera vattnet och förhållandena i marken tenderar att bli anaeroba (Whalley et al., 1995). Vid kompakterad jord tenderar vissa mikroorganismer att gå över från aerob till anaerob aktivitet, och därmed öka denitrifikationen.

Maskar spelar en viktig roll för jordens struktur då de rent fysiskt flyttar runt på jorden (Whalley et al., 1995). Förutom maskar hjälper svampar till att skapa aggregat i jorden genom att föra ihop mineralpartiklar med organiskt material, samt att binda ihop mindre jordpartiklar till större genom utsöndringen av polysackarider genom sina hyfer (Beare et al., 1997; Tisdall et al., 1997). Även polysackarider och proteiner från växt- och djurvävnader, rötter, bakterier och celler från andra mikroorganismer bidrar till stabiliseringen av jordaggregat (Paul, 2015). Lipider som finns i till exempel stallgödsel kan verka vattenavstötande och på så sätt göra aggregaten mer tåliga mot väta (Paré et al., 1999). Dessa aggregat innehåller biologiskt material och bidrar till att ackumulera och behålla halten organiskt material i jorden (Beare et al., 1997).

### 3.3.7 Klimatzon

Olika klimatzoner påverkar mikrolivet på olika sätt. I de norra tempererade zonerna karaktäriseras klimatet av en mild temperatur under sommarhalvåret, medan marken på vinterhalvåret täcks permanent eller tillfälligt av snö och det sker en sänkning av temperaturen i det översta jordlagret till under fryspunkten (Grantina et al., 2012). Detta ger förändringar av mikrolivet på en årstidsbasis. Grantina et al. (2012) har jämfört mängden DNA av svampar och bakterier under de olika årstiderna, och sett att antalet svampar var högre under vintern än under sommaren medan antalet bakterier var högre på sommaren jämfört med vintern. I den tempererade zonen sker den största ökningen av växtmaterial till jorden generellt på hösten som mikroorganismer bryter ner under vintern. I denna temperaturzon är det tillgång på vatten, snarare än temperatur som är den begränsade faktorn. Många svampar som lever i denna zon är väl anpassade till kallare klimat.

I tropiska klimat sker omvandlingen av näring och den mikrobiella biomassan generellt snabbare än i de tempererade zonerna (Hungria et al., 2009). Detta gör att odlingsåtgärder för att gynna mikrolivet i jorden blir ännu mera viktiga då det organiska materialet riskerar att brytas ner mycket snabbt, exempelvis vid konventionell plöjning jämfört med reducerad jordbearbetning. Klimat med mycket hög nederbörd, exempelvis i tropikerna, har en hög andel mikroorganismer, i förhållande till andelen organiskt material i jorden (Sparling, 1997).

I mer extrema klimat som i öknen, semiöknen, alpina och arktiska klimat är populationen av mikroorganismer i jorden naturligt låga (Sparling, 1997).

### 3.3.8 Jordart

Vilken jordart det är på en plats påverkar mikrolivet. En jordart med finare kornstorlekar som till exempel lerjordar, innehåller generellt en högre andel organiskt material, och tenderar således också att ha en högre andel mikroorganismer än jordar med grövre kornstorlekar, exempelvis sandjordar (Sparling, 1997). Organiska jordar som exempelvis torvmarker innehåller trots sitt höga organiska innehåll, en relativt låg andel mikroorganismer. Detta för att torvmark skapas där grundvattnet ligger högt och som resulterar i att jorden blir syrefattig och nedbrytningen av det organiska materialet av mikroorganismerna är mycket långsam (Eriksson et al., 2011). Är det en mossetorv har jorden också ett lågt pH mellan 3,5 och 4,5. Ett lågt pH missgynnar speciellt bakterier vilket diskuterades under rubriken 3.3.3.

### 3.4 Odlingsåtgärder som påverkar mikrolivet

#### 3.4.1 Marktäckning med organiskt material

Genom att täcka jordens yta kan detta bidra till att olika parametrar i jorden förändras, till exempel fuktighet, temperatur, innehållet av organiskt material, näringsämnen, och tillgång på syre (Khan et al., 2000). Gaur and Mukherjee (1980) har gjort mätningar på mängden organiskt material och visade i ett försök under halvtorr till tropiskt klimat att marktäckning med halm ökade den organiska halten av kol i jorden med 7 % om jorden var i träda, och med 25 % när jorden samtidigt var bevuxen med en majs. Även halten humus i jorden ökade med 13 % när jorden var i träda och med 60 % när jorden var bevuxen med majs.

De såg även en minskning av jordens medeltemperatur med 2-3 °C i den jord som var täckt med organiskt material jämfört med den jord som inte var täckt, från en veckovis medeltemperatur på 30-33 °C till en temperatur på 28-30 °C (Gaur and Mukherjee, 1980). Liknande minskning av jordtemperaturen vid täckning av organiskt material har även observerats i tempererat klimat, och man såg att variationerna i temperatur minskade (Walsh, 1996).

Fuktigheten i jorden ökade i den täckta marken, främst på grund av minskad avdunstning, samtidigt som materialet släpper igenom nederbörd (Almeida et al., 2011; Gaur and Mukherjee, 1980; Walsh, 1996). Porositet i jorden har visats öka under täckning av organiskt material, beroende på att förhårdningen av jordytan minimerades, vilket ledde till en ökad tillgång på syre (Khan et al., 2000). Det har även kunnat ses en ökning av tillgängligheten på både kväve och fosfor (Gaur and Mukherjee, 1980). Detta kunde förklaras av den påvisade stora ökningen av både bakterier, svampar, och aktinomyceter, som berodde på den ökade fuktigheten, den reglerade temperaturen och den ökade tillgången till organiskt material. I detta halvtorra och tropiska klimat ökade mängden bakterier och svampar 2-3 gånger, och aktinomyceter med 3-4 gånger i täckt jord, jämfört med jord som inte var täckt (Gaur and Mukherjee, 1980). Liknande resultat såg Almeida et al (2011) där de jämförde olika täckningsmaterial (sågspån, tallbarr, svart plast och jord som inte bearbetades mot ogräs) i en äppelodling belägen i ett subtropiskt klimat. De visade att den mikrobiella biomassans sjönk med minskad temperatur och ökade med en ökad fuktighet, vilket uppnåddes med täckning av organiskt material (Almeida et al., 2011). Av dessa två parametrar var fuktighet den som hade störst inverkan på den mikrobiella biomassan.

Vid marktäckning med organiskt material tenderar C:N kvoten i jorden att initialt bli högre, för att sedan sjunka i takt med att det organiska materialet bryts ned. Detta beror på att det i början ofta finns en högre andel kolhydrater, som innehåller mycket kol, i det tillförda organiska materialet som kan utnyttjas av mikroorganismer. I takt med att det bryts ned, och massan av mikroorganismer ökar finns det mer och mer tillgång till aminosyror från döda mikroorganismer som då blivit en del av det organiska materialet, och som innehåller mer kväve (Sharma et al., 1997). Andelen lignin i materialet som används till marktäckning spelar in i materialets nedbrytningshastighet. Material med hög andel lignin i förhållande till mängden kväve i jorden bryts ner långsammare än material med lägre andel lignin (Solly et al., 2014).

### 3.4.2 Marktäckning med oorganiskt material

Marktäckning med oorganiskt material består ofta av svart eller genomskinlig plast. Detta har visat sig både vara negativt och positivt för mikrolivet. I ett försök vid en äppelodling i ett subtropiskt klimat såg Almeida et al. (2011) att marktäckning med plast utan bevattning under, och som således endast fuktades av vatten från sidan av plasten och genom hål och små rispor, minskade den mikrobiella aktiviteten i jorden, på grund av minskade fuktighet. Även bristen på tillskott av organiskt material i form av rötter från ogräs och dött växtmaterial sågs som en bidragande faktor av den minskade mikrobiella aktiviteten. Författarna tror dock att resultatet hade sett annorlunda ut om vatten hade tillförts under plasten, eller om försöket hade utförts på en plats med högre nederbörd, då plasten skulle minska avdunstningen och fuktigheten skulle öka. Detta visade Zhang et al. (2012) i en studie där de mätte en ökning av mineraliseringen under täckning med en genomskinlig plast jämfört med jord som inte var täckt med något material, i ett försök i ett varmt tempererat klimat med en årlig medeltemperatur på 13,4 °C och årsnederbörd på 757 mm. De mätte upp en ökning av jordtemperaturen med två grader i odlingen som var täckt av plast jämfört med bar mark i början av odlingssäsongen. När sedan växtligheten skuggade plasten uteblev temperaturskillnaden. Fuktigheten var i detta försök signifikant högre i jorden täckt med plast i alla växtstadier, utom vid baljsättningen då den totala höga nederbördsmängden utjämnade skillnaden. Det framgår inte att det fanns någon bevattning under, men området hade en hög nederbörd, och plasten minskade avdunstningen från jordytan. Den ökade mineraliseringen vid täckning av plast ansågs bero på den ökade fuktigheten och temperaturen i jorden.

### 3.4.3 Tillförsel av organiskt gödselmedel

Den stora skillnaden på mineralgödsel och stallgödsel, är att stallgödsel innehåller förutom växtnäring också organiskt material samt en mängd mikroorganismer (Andrén and Lagerlöf, 1983). På grund av att jordarna från början har olika kvaliteter och det organiska materialet olika ursprung kommer effekterna av tillförsel av organiskt material ha olika effekt på jordens fysiska och kemiska egenskaper, men kommer på liknande sätt bidra till en ökad andel näringsämnen och ökad andel organiskt material, organiskt kväve och organiskt kol (Pérez-Piqueres et al., 2006).

Organiskt gödselmedel i form av komposterat material kan variera mycket vad gäller innehållet av torrsubstans, pH, saltinnehåll, mängden kol, koncentrationen av växtnäring, innehållet av icke-näringsämnen, olika typer av mikrobiella organismer, deras antal och aktivitet (Bünemann et al., 2006). Trots stor diversitet av olika ämnen leder tillförseln av organiskt material generellt till en ökad mikrobiell population. Bakterier och svampar är mer känsliga för tungmetaller som ackumulerats i marken än vad andra marklevande djur och växter är, och därför är kvaliteten på det organiska gödselmedlet man använder en viktig faktor.

Saison et al (2006) har i ett försök, där de jämförde mikrobiella samhällen efter olika mängd tillförd kompost, sett en signifikant ökning av den mikrobiella biomassan vid tillförsel av kompost. De såg att ökningen av den mikrobiella biomassan var i korrelation med ökad mängd kompost. En ökning som fortfarande var signifikant högre ett år senare efter tillförseln, i den jord där högst mängd kompost tillförts jämfört med jord där ingen eller måttlig mängd kompost tillförts. Både mineraliseringen och respirationen från mikroorganismerna följde samma mönster, med maximala nivåer 4 dagar efter att det organiska materialet tillförts. De visar också att det var både svampar och bakterier som ökade.

Det finns även forskning som gjorts under längre tid. Toyota and Kuninaga (2006) har jämfört den bakteriella aktiviteten i jord som under 10 år gödslats bara med mineralgödsel, alternativt jord som både gödslats med mineralgödsel och stallgödsel. I kontrast till resultatet av ökad biomassa vid ökad tillförsel av kompost av Saison et al. (2006) kunde Toyota and Kuninaga (2006) i detta försök inte mäta någon skillnad i antalet bakterier i den jord som inte tillförts organiskt material och där organiskt material blivit tillfört. De hittade dock en signifikant skillnad i sammansättningen av de bakteriella samhällena. De såg också att det var främst

jordens inhemska bakterier som hade gynnats av tillförseln av stallgödsel, inte de bakterier som tillförts tillsammans med stallgödseln. När de mätte de det metaboliska fingeravtrycket hos mikroorganismerna som fanns i de olika jordarna kunde de se ett bättre utnyttjande av substratet av mikroorganismerna som levde i den jord där stallgödsel tillförts, som ledde till en ökad förmåga att utnyttja olika sorter tillfört substrat och ett bättre användande av källor till kol.

Det är dock, som redan nämnts, många faktorer som spelar in när det gäller effekten av olika organiska material och olika jordarter. Pérez-Piqueres et al. (2006) har visat på att olika kompost-material hade olika effekt på om den mikrobiella biomassan i jorden ökade eller inte. Detta ansåg de berodde på markens befintliga mikroflora, olikheten mellan den befintligt mikrofloran i de olika kompostmaterialen eller beroende på en kombination av dessa. De kunde se att tillförsel av kompost skapad av grönt avfall inte gav någon signifikant ökning av biomassan för bakterier och svampar, varken i lerjord eller i sandjord, medan tillförsel av kompost från använd svampodling gav en signifikant ökning av biomassan av både svampar och bakterier i båda jordarna. Detsamma gällde respirationshastigheten från mikroorganismerna i lerjorden, men i sandjorden sågs en ökad respirationshastighet även med tillförseln av det gröna avfallet. Detta kunde bero på att komposten från gröna restprodukter inte är lika snabbt nedbrytbart och således är en källa till näringsämnen under en lång tid, men inte lika snabbt tillgängligt som den använda svampkomposten, och att det i sandjorden förmodligen redan fanns mikroorganismer som var specialiserade på långsam nedbrytning och som därför gynnades. Vad de också kunde se, liknade det resultat som Toyota and Kuninaga (2006) visade, var att de bakteriella samhällena förändrade sin struktur efter tillförsel av organiskt material i båda jordarna. De hade också mätt det metaboliska fingeravtrycket på de olika jordarnas mikroorganismer, och där inte sett någon ökning av utnyttjandet av det organiska materialet efter tillförsel av organiskt material i lerjorden, men en signifikant ökning i sandjorden.

Det råder delade meningar om ökningen av mikroorganismer efter tillförsel av organiskt material beror på tillförseln av mikroorganismer som lever i det organiska materialet, eller om det beror på en stimulering av jordens redan befintliga mikroliv. Pérez-Piqueres et al, (2006) menade att orsaken till den ökade andelen mikroorganismer och den ökade respirationen efter tillförsel av organiskt material både berodde på en stimulerande effekt av jordens redan befintliga mikroflora samt av den ökade tillförsel av mikroorganismer genom den mikroflora

som redan fanns i komposten. Saison et al., (2006) drog utifrån sitt forskningsresultat slutsatsen att de mikroorganismer som tillfördes genom komposten hade en liten effekt på det ökade mikrolivet i jorden. De ansåg i stället att ökningen främst berodde på att de befintliga mikroorganismerna i jorden gynnades genom ökningen av organiskt material. Denna slutsats drog de genom att de även inkluderade steriliserad kompost och steriliserad jord i försöket. Genom att jämföra biomassan hos mikroorganismerna i de prover där någon del blivit steriliserad, med prover där ingen sterilisering skett, kunde de se att i provet där jorden blivit steriliserad, men komposten var obehandlad, gav en större minskning av biomassan av mikroorganismer jämfört med de prover där istället komposten blivit steriliserad, eller där ingen sterilisering gjorts. Det sågs också en förändring av det mikrobiella samhället där sterilisering av jorden gjorts, som inte kunde ses om bara komposten blivit steriliserad eller inget prov blivit steriliserad. Förändringen av det mikrobiella samhället där jorden blivit steriliserad kunde fortfarande ses efter en period på 6 månader. En orsak till varför mikroberna som fanns i komposten verkade spela en så liten roll på bakteriefloran i jorden kunde vara att de mikroorganismerna som växer i kompost till stor del är anpassade till miljön i komposten och att de snabbt blir utkonkurrerade när de hamnar i jorden.

#### 3.4.4 Tillförsel av oorganiskt gödselmedel

Bünemann et al. (2006) skriver i sin review-artikel att många fältstudier inte visat på någon negativ förändring i den mikrobiella biomassan efter tillförsel av mineralgödsel. Där en minskning av den bakteriella biomassan kunde ses, berodde det ofta på en indirekt följd av ett sänkt pH på grund av gödsling med kväve och svavel-gödselmedel (Bünemann et al., 2006). De skriver också att det uppmärksammats en minskning av aktiviteten hos mikroorganismer som tros bero på metaller, som kadmium, kvicksilver och bly, som kan ha toxisk verkan och som ofta kan hittas i fosforgödselmedel. Detta problem beror ofta på långsam ackumulering under många år, och är också ett problem vid vissa organiska gödselmedel. Däremot har Graham and Haynes (2005) sett en ökning av den mikrobiella aktiviteten efter gödsling med mineralgödsel, jämfört med jord som inte fått någon form av gödsel, på grund av att det har bidragit till ökad växtlighet med större rotmassa och mer växtrester efter skörd.

Fierer et al. (2012) har jämfört sammansättning och diversitet av bakteriestammar i odlingar, vid ingen, medelhög, respektive hög kvävegödsling i gräsbevuxen mark samt i mark som används inom jordbruk. Markerna bevuxen med gräs gödslades med 0; 32; och 272 kg N per hektar per år och markerna som användes till jordbruk gödslades med 0; 101 och 291 kg N

per hektar per år. Det gick inte att se någon signifikant förändring av antalet arter av bakterier beroende på tillförseln av kvävegödsling, medan de bakteriella samhällena skiljde sig signifikant åt mellan mark som fått en hög kvävegödsling jämfört med ingen eller mellanstor kvävegödsling. Man såg att en hög kvävegiva gav en ökad andel bakterier som räknas som kopiotrofa, och som trivs i mark med hög tillgänglighet på kol och som har en snabb tillväxthastighet, och en minskning av bakterier som räknas som oligotrofa, som har en långsammare tillväxthastighet och förmåga att bryta ner näringsämnen och kol i svårtillgängligt (recalcitrant) substrat. Detta skifte kan enligt Fierer et al. (2012) antingen bero på en lägre C:N kvot i marken med hög kvävegödsling som passar kopiotrofa bakterier bättre, eller på den indirekta effekten av ökad tillgänglighet på kol genom den ökade tillväxten hos växterna vid ökad tillgänglighet på kväve. Fierer et al. (2012) visar dock på att det krävs en ganska hög giva av kvävegödselmedel för att en tydlig förändring av samhället av bakterierna ska kunna ses. Denna giva är dock inte ovanlig i de jordar som används i odlingssammanhang.

Fierer et al. (2012) beskriver också att många forskare har uppmärksammat en minskning av den mikrobiella respirationen, vid ökad kvävetillförsel. De tror att ökningen av kopiotrofa bakterier kan bidra till denna förändring då de kopiotrofa bakterier beskrivs ha högre och effektivare användning av substrat med en mindre mikrobiell biomassa, men med en minskad nedbrytning av svårnedbrytbart kol då kopiotrofa bakterier i första hand bryter ner lättillgängligt kol i marken. Detta kopplar han sedan till ”microbial nitrogen mining” som Craine et al. (2007) beskriver som en hypotes som går ut på att bakterier som inte har tillgång till lättnedbrytbart kväve börjar bryta ner det svårnedbrytbara organiska materialet genom att använda sig av energin från det lättillgängliga kolet i marken för att få tag på mer kväve. På det sättet skulle nedbrytningshastigheten av svårnedbrytbart organiskt material minska vid hög tillgång på kväve.

När det gäller bildningen av mykorrhizasymbios mellan svampar och klöver har Ryan and Ash (1999) påvisat en minskad bildning av mykorrhizasymbios vid ökade fosforgivor. En fysiologisk orsak var att cellmembranet i växternas rötter blev mindre genomträngligt vid hög tillgång på fosfor och utsöndringen av kolhydrater från rötterna minskade, något som mykorrhizasvampar är beroende av som energikälla. De såg ingen påverkan på mykorrhizasvamparna vid ökade kvävegivor. Något som däremot Williams et al. (2017) hittade genom minskad artrikedom vid hög tillgång på kväve.



Däremot påverkas processer som kvävefixering av luftens kväve, utfört av bakterier, negativt om det redan finns en god tillgång på kväve i marken. Detta sker genom en direkt funktion genom hämning av enzymet nitrogenas, men även indirekt då växternas energi främst används för deras egen tillväxt vid god tillgång på kväve och mindre energi går till de kvävefixerande symbiotiska bakterierna (Eriksson et al., 2011).

#### 3.4.5 Jordbearbetning och plöjning

Jordar som inte plöjs utsätts för mindre kompaktion och mindre förstöring av porerna i marken, och visar på en bättre syrehalt djupare ner i marklagret. Således kan mikroorganismer som behöver syre finnas på ett större djup i obearbetad mark (Whalley et al., 1995). Även fuktigheten i jorden har visat sig vara signifikant högre i jord som inte plöjs jämfört med jord som plöjs (Frey et al., 1999).

I jord helt utan jordbearbetning kunde ingen entydig ökning av bakterier ses, men en signifikant ökning av svampar (Frey et al., 1999). En förklaring till detta ansågs vara att svampar gynnas mer än bakterier av tillgången av växtmaterial på jordytan. Genom reducerad jordbearbetning, där enbart de övre 10 cm av jorden bearbetats och jorden inte vänds, fanns det en högre biomassa av både bakterier och svampar i det övre jordlagret 0–5 cm, jämfört med i jord som bearbetats genom plöjning på 20–25 cm djup (Hydbom et al., 2017; Sparling, 1997; Van Groenigen, 2010). I jord med reducerad jordbearbetning sågs dock ingen signifikant ökning av varken bakterier eller svampar i jordlagret mellan 5–25 cm och det har även setts en nedåtgående trend av antalet bakterier vid samma djup (Frey et al., 1999; Van Groenigen, 2010). Van Groenigen (2010) kunde även se en minskning av saprofytiska svampar på djupet 5–20 cm vid reducerad jordbearbetning, medan Hydbom et al. (2017) inte visade på någon skillnad av saprofytiska svampar på detta djup vid de olika jordbearbetningarna. Frey et al. (1999) antydde att andelen svampar, jämfört med bakterier, är högre i jord som inte utsätts för någon jordbearbetning, medan andelen bakterier är högre i jord som regelbundet bearbetas. Detta för att svampar visat sig vara mer känsliga för jordbearbetning på grund av att deras hyfer slits av vid exempelvis plöjning, samt att svampar är bättre lämpade för att bryta ner de torra växtresterna på ytan, medan bakterier tros gynnas vid plöjning då växtrester då myllas ner djupare i jordlagret. Detta förhållande av ökad kvot svampar jämfört med bakterier vid minskad jordbearbetning diskuteras även av (Hungria et al., 2009).

Både Hydbom et al. (2017) och Van Groenigen (2010) kunde se en ökning av mykorrhizabildande svampar över hela jordytan ner till 20 cm vid reducerad jordbearbetning. Orsaken till denna positiva utveckling kan bero på dessa svampas känslighet för jordbearbetning, och att de gynnas av en reducerad jordbearbetning. Mykorrhizasvamparnas hyfer slits bort från sin värdväxt vid plöjning och kan därför ha svårare att övervintra, men också beroende på den eventuella ökningen av ogräs vid reducerad jordbearbetning som också kan gynna de mykorrhizabildande svamparna (Van Groenigen, 2010). Mykorrhiza-svampar är känsliga för övervintring och i helt ostörd jord minskade den totala densiteten av hyfer med cirka 20 % från höst till vår i ett tempererat klimat (Kabir et al., 1997). Om kontakten med värdväxten hade försvunnit innan vintern, hade detta ingen effekt på antalet hyfer i marken, men det gav upphov till en signifikant minskning av de metaboliskt aktiva hyferna. Hade även jorden störts genom jordbearbetning på hösten minskade densiteten av överlevande hyfer över vintern med 67%. En effekt som riskerar att de goda fördelarna med mykorrhizasymbios för växterna minskar nästkommande vår, exempelvis den ökade tillgängligheten på fosfor. Något som skulle kunna vara av speciell betydelse i kallare klimat och där växtperioden är reducerad till några få varma månader (Kabir et al., 1997). Hartmann and Liptay (1985) har sett ett minskat upptag av både fosfor, kalium och magnesium hos unga tomatplantors i växthus vid en temperatur mellan 10-16 °C jämfört vid en temperatur mellan 16-24 °C. Evans and Miller (1990) har visat att upptaget av både fosfor och zink hos unga majsplantor var högre i jord som inte blivit omrörd och där svamphyferna är intakta och behållit etablerad mykorrhizasymbios med andra växtrötter jämfört med störd jord där svamphyferna fått nyetablera sig.

En annan aspekt av de mykorrhizabildande svamparna är att det uppmätts en minskad diversitet av arter i jordbearbetad odlingsmark, jämfört med orörd skogsmark (Helgason et al., 1998). De har mätt att 92% av de mykorrhizabildande svamparna som hittades i odlad mark tillhörde arten *Glomus mosseae* eller andra närbesläktade arter. Denna art kännetecknas av att den förökar sig snabbt genom sporer och har således en snabb förmåga att kolonisera sig, vilket gör den bättre anpassad till den odlade marken. Men på grund av den låga diversitet riskeras deras funktion vara mindre gynnsam för växtligheten jämfört med den högre diversitet av mykorrhizabildande svampar i skogsmark, där olika arter antas ha många olika roller i ekosystemet.

Även den totala mikrobiella aktiviteten, som kan mätas genom den mikrobiella respirationen, förändras vid bearbetning av jorden. Hungria et al. (2009) visade på en ökad mikrobiell respiration i den jord som inte genomgått någon jordbearbetning under en period av 14 år jämfört med jord som bearbetats med konventionell jordbearbetning. Om en sockerlösning gavs till de båda jordarna sågs en ökning av respirationen som var likvärdig i de båda jordarna, vilket visade på att den minskade respirationen i den jordbearbetade jorden inte berodde på minskad mikrobiell biomassa, utan på en större brist på energi från organiskt material. Den jord som inte hade jordbearbetats på 14 år visade på en ökning i organiskt material med 19 % jämfört med den konventionellt jordbearbetade jorden.

#### 3.4.6 Flamning av jorden

Genom flamning minskas tillförseln av organiskt material och därför bidrar detta till att minska den mikrobiella biomassan (Souza et al., 2012). Flamning kan också störa den mikrobiella populationen genom stora förändringar i temperatur, fukttinnehåll och syretillgång.

Bränning leder till en viss direkt näringsförlust genom att ämnen blir flyktiga eller förvandlas till aska (Raison, 1979). Raison (1979) uppger dock att temperaturhöjningen i jorden är minimal då den höga lufttemperaturen stannar på olika nivåer i vegetationen, och då jorden bara snabbt utsätts för de höga temperaturerna. Mineraljord leder värme dåligt. Torr jord blir varmare men leder värme sämre än fuktig jord, och då jorden torkar under uppvärmningen så kyls den snabbare ner efter branden. Även vid en stor brand där sterilisering av jorden hade skett till ett djup av 25 cm återgick bakterierna till det normala antalet efter en vecka, för att sedan öka ytterligare och sedan vara tillbaka till samma nivåer som innan branden efter 48 veckor (Raison, 1979). Svampar tog längre tid på sig att återhämta sig, och en modifierad population uppstod efter 3 veckor, men hade inte gått tillbaka till samma nivåer som före branden efter 66 veckor.

#### 3.4.7 Kemiska bekämpningsmedel

Generellt har fungicider större effekt på svampar och andra mikroorganismer i marken än vad både insekticider och herbicider, då deras syfte är att ta död på skadliga svampsjukdomar på växterna (Bünemann et al., 2006).

Insekticider har visat sig ha en större negativ effekt på marklivet än vad herbicider har, även om vissa herbicider i laborationstester har visats förändra enskilda enzymer hos bakterier, både genom att hämma och att öka enzyms aktivitet (Bünemann et al., 2006). Exempel på negativa effekter hos insekticider är organofosfater som visats minska antalet bakterier och svampar, påverka deras enzymaktivitet, minska densiteten av hoppstjärtar och maskars förmåga till reproduktion. Även karbamat har negativ effekt på enzymaktiviteten hos organismer i marken. Det finns inga bekämpningsmedel inom gruppen organofosfater tillåtna i Sverige, men det finns några preparat inom karbamater (Jordbruksverket, 2017).

Det har visat sig att tillgången av organiskt material har större inverkan på mikrolivet än vad användandet av växtskyddsmedel har, om växtskyddet var applicerat enligt integrerat växtskydd (IPM), det vill säga ett moderat användande med en noga placering, även om en effekt inte helt kan uteslutas (Hartmann et al., 2015). Denna studie studerade dock inte effekterna av en hög användning av pesticider och fungicider, som kan förekomma i vissa odlingar i världen.

#### 3.4.8 Växtföljd

Växtföljden har betydelsen för tillväxten av mykorrhizabildande svampar då dess förekomst ökar om det föregående år har odlats en kultur som också är mykorrhizabildande (Hydbom et al., 2017). Hungria et al., (2009) har dock inte sett någon skillnad på dem mikrobiella biomassan vid jämföring av växtföljderna sojaböna och vete; och sojaböna, vete, vit lupin, majs, svarthavre och rädisa; i ett subtropiskt klimat.

## 4. Diskussion

Jord är en viktig komponent i jordens biosfär och dess tunna yta som täcker planetens landtytor kan ses som skillnaden för att överleva eller utrotas för de flesta landlevande varelser (Doran and Safley, 1997). Jord är en vital naturresurs, men olikt exempelvis vatten, kan jord inte förnyas på en mänsklig tidslinje. Det är idag av största vikt att hitta hållbara agrikulturella och hortikulturella system som gynnar och upprätthåller jordens kvalitet. Schäfer and Adams (2015) siar att mikroorganismer kommer spela en stor roll i framtidens odlingar för att göra det möjligt att få ökade skördar och högre produktivitet, samt skydda grödorna mot skadedjur och sjukdomar trots ökat krav på hållbarhet. Försäljningen av mikroorganismer som finns naturligt i landskapet och som uppförökats och säljs för olika ändamål har ökat och består av

2/3 av den agrikulturella biologiska industrin och omsätter runt 3,2 biljoner amerikanska dollar årligen.

Det här arbetet visar på att det finns många faktorer som spelar in på jordens mikroliv. Det finns inte bara ett sätt som en odlare kan göra för att gynna mikrolivet i sin jord, och åtgärderna måste vara i relation med de odlingsförhållanden som finns på platsen. Förutom hänsyn till olika klimat som regelbundet förändras vad gäller årstider, dygnsbasis och vädervariationer, så är jorden långt ifrån en homogen massa. Tillgången på organiskt material, mineraler, levande biomassa, struktur, vatten, atmosfär, pH och temperatur kan skilja från plats till plats (Killham, 1994). Vissa av dessa parametrar kan skilja mellan några få mikrometer i jorden.

Många av de yttre parametrar som påverkar mikroorganismerna och som behandlats i det här arbetet har en påverkande effekt på varandra. Exempelvis är det organiska materialet i jorden, som beskrivits i resultatet, en bidragande faktor till en förbättrad markstruktur. En god markstruktur ger goda förutsättningar för jorden att hålla god fuktighet, samt ha en god fördelning av förhållandet mellan luft och vatten i jorden. Det organiska materialet ökar också tillgången på näring. Alla dessa faktorer är tillsammans gynnande för mikrolivet i jorden.

Fuktighet och temperatur är två parametrar som ofta diskuteras tillsammans då båda parametrarna tydligt påverkar mikrolivets aktivitet och tillväxt. Även här finns det en påverkan mellan en jords fuktighet och temperatur då vatteninnehållet i jorden avgör hur mycket värmeenergi det går åt för att värma jorden (Killham, 1994). Andra faktorer som också spelar in i jordens temperatur är hur bevuxen jorden är och vilket jorddjup som avses. En ökad temperatur och en ökad fuktighet är gynnande för de flesta av jordens mikroliv, men som beskrivits är exempelvis många svampar väl anpassade till ett kallare klimat, och de gynnas när bakteriernas tillväxt hämmas av det kallare klimatet på grund av den minskade konkurrensen, exempelvis på vintern i ett tempererat klimat. På liknande sätt missgynnade ett lågt pH bakterierna, och svamparna tog fördel av den minskade konkurrensen.

Klimatet har inte bara en direkt inverkan på temperaturen för mikroorganismerna i jorden, utan också en indirekt inverkan. Hög temperatur och hög nederbörd innebär en intensiv kemisk vittring och jordmånsbildning, exempelvis i humida tropiska områden, medan en låg

temperatur och låg nederbörd gör de kemiska jordmånsprocesserna långsammare som påverkar den kemiska sammansättningen av jordmånen (Eriksson et al., 2011).

Även varje enskild odlingsåtgärd kan ha effekt på flera olika faktorer och påverka mikrolivet på flera sätt, och möjligheterna påverkas av vilket odlingsystem och odlaren använder.

I det här arbetet inkluderades flera studier som gjort försök med olika marktäckningar och dess påverkan på jordens mikroliv. Dessa artiklar var genomförda i olika delar av världen och olika material gav olika resultat. Speciellt plast visade sig både kunna gynna och missgynna mikrolivet då det i vissa klimat kunde öka fuktigheten under plasten, men i andra klimat minskade fuktigheten. Den positiva effekten av tillförsel av organiskt material uteblev också när marktäckning skedde med plast. Temperaturen tenderade att öka under plast, vilket gynnar mikrolivet. Denna ökning av temperaturen uteblev när marktäckningen gjordes av organiskt material, men denna metod gav både tillförsel av organiskt material, samt ökad och bibehållen fuktighet i marken. Fuktighet har visat sig ha en större positiv effekt på mikrolivet än vad temperatur har (Almeida et al., 2011).

Arbetet har tydligt visat på många positiva effekter av tillförsel av organiskt material för mikrolivet, vad gäller både aktivitet och biomassa, och många källor i arbetet visar på det organiska materialets positiva effekter. Om i stället mineralgödselmedel används, går odlaren miste om de många positiva effekterna av organiskt material. Även om de indirekta riskerna med kontaminering av tungmetaller, som även är en beskriven risk med organiskt gödselmedel, och sänkt pH, inte tas med i beaktning, kan inte samma ökning av de mikrobiella samhällena ses som vid tillförsel av organiskt material. Den ökning av den mikrobiella aktiviteten som beskrevs av Graham and Haynes (2005) jämfördes med en jord där ingen gödsel tillförts, och inte med en jord som gödslats med organiskt gödselmedel. Hartmann et al. (2015) har jämfört jordens mikroliv i olika ekologiska odlingar med konventionella och de kunde inte dra den förenklade slutsatsen att en ekologisk odling per automatik är bättre för mikrolivet än konventionella, då det är många faktorer som spelar in. Men vad de såg var den faktor som gav den största skillnaden för mikrolivet var om det tillförs organiskt växtnäring och vilken kvalitet den hade.

I en perenn odling är reducerad markbearbetning naturligt förekommande och marktäckning kan vara lättare att applicera jämfört med årliga odlingar. En odling som inte jordbearbetats

har visat en speciellt gynnande effekt på mykorrhizabildande svampar, då dess svampar är särskilt känsliga för störning genom jordbearbetning. Som Helgason et al. (1998) visade fanns det en mycket högre diversitet av dessa svampar i skogsmark jämfört med odlad mark. Utifrån detta skulle det vara troligt att odlingssystem som mer liknar skogsmark med perenna grödor bör vara gynnande för de mykorrhizabildande svamparna, som perenna fruktodlingar. Buwalda (1993) skriver att mykorrhizasymbios är vanligt förekommande i fruktodlingar. Även permakultur, där grundfilosofin är att likna naturen, och målet är att anlägga en permanent odling som i sig liknar ett hållbart ekosystem (Akhtar et al., 2016) borde gynna de mykorrhizabildande svamparna.

Många inkluderade artiklar i arbetet kommer från olika delar av världen med olika klimat och fuktighet, och försöken skiljer såg åt i utförande. Vissa är utförda i laborationsmiljö och andra är fältförsök. Enligt Schinner et al. (1996) påverkas mikrolivet i jorden och dess aktivitet av alla mekaniska störningar. När ett jordprov avlägsnats från en jord påverkas biologiska och kemiska processer, olika mycket beroende på provets storlek och behandling, exempelvis om provet silas, torkas eller kyls innan analys. Svårigheten på att få en fullkomlig kunskap om jordens mikroliv belyser Coleman et al. (2018) när de skriver att jordens ekosystem är en av de minst kända av alla ekosystem som befinner sig på land. Men trots det ger fältförsök och laborationer en ökad förståelse att förstå de olika faktorerna och interaktioner som påverkar jordens mikroliv (Killham, 1994). Bland de faktorer som spelar in i olika litteratur, finns det tydliga tendenser på gemensamma faktorer som gynnar mikrolivet. Många av dessa faktorer är även mycket interaktiva, och dessa interaktioner sker ofta på en mikronivå i jorden (Killham, 1994).

Det finns ingen ensam modell eller metod för att fastslå en jords ekosystemiska hälsa och jordkvalitet (Rapport et al., 1997). I stället krävs det en sammansättning av koncept och metoder. Det finns förslag på att mikrolivet i jorden kan vara en parameter som kan används för att mäta jordens hälsa. Till exempel skriver Kaschuk et al. (2011) att trots att den mikrobiella biomassan snabbt kan påverkas av tillfälliga yttre påfrestningar så som torra, temperatur, tillgången på organiskt material, växtsäsong med mera, finns det en stark koppling till den mikrobiella biomassan och jordkvalitet. Den snabba förändringen av den mikrobiella biomassan kan även vara till fördel för att mäta jordens kvalitet då den ger en snabbare indikation på jordens miljö, än andra kemiska egenskaper eller jordens inneboende produktivitet i form av skörd av odlad kultur.

För att en enskild odlare ska kunna mäta mikroorganismerna i jorden på ett meningsfullt sätt, och bedöma resultatet inom rimlig kunskap och tid, krävs enligt Doran and Zeiss (2000) ett objektivt och specifikt program (Doran and Zeiss, 2000; Kaschuk et al., 2011). En grupp bakterier som är nära fyletiskt besläktade med varandra kan ha mycket olika fysiologiska funktioner, samtidigt som bakterier med samma funktionella karaktärer kan utföras av bakterier som evolutionärt tillhör mycket olika grupper (Paul, 2015). Dessutom är det bara en liten del av jordens mikroorganismer som är odlingsbara i laborationsmiljö och detta bidrar ytterligare till svårigheten att till fullo få en bild av jordens mikroliv och dess funktion. I dag är det dock möjligt genom genteknik att analysera specifika gener i enskilda celler av bakterier och arkéer utan föregående odling.

## 5. Slutsats

Olika odlingsåtgärder har effekt på jordens mikroliv. Med ökad kunskap är det möjligt att välja odlingsåtgärder som gynnar i stället för att missgynna mikroorganismerna.

Odlingsåtgärder som tillför jorden organiskt material, ger en god fuktighet och syresättning, god temperatur och en god markstruktur är generellt positiva för mikrolivet. Exempel på sådana odlingsåtgärder kan vara marktäckning, tillförsel av organiskt gödselmedel och reducerad jordbearbetning.

## 6. Litteraturlista

- Abiven, S., Menasseri, S., Chenu, C., 2009. The effects of organic inputs over time on soil aggregate stability – A literature analysis. *Soil Biol. Biochem.* 41, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.09.015>
- Addiscott, T., 2005. *Nitrate, Agriculture and the Environment*. CABI, Wallingford.
- Akhtar, F., Lodhi, S.A., Khan, S.S., Sarwar, F., 2016. Incorporating permaculture and strategic management for sustainable ecological resource management. *J. Environ. Manage.* 179, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.04.051>
- Almeida, D. de O., Klauberg Filho, O., Almeida, H.C., Gebler, L., Felipe, A.F., 2011. Soil microbial biomass under mulch types in an integrated apple orchard from Southern Brazil. *Sci. Agric.* 68, 217–222. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162011000200012>
- Andrén, O., Lagerlöf, J., 1983. Soil Fauna (Microarthropods, Enchytraeids, Nematodes) in Swedish Agricultural Cropping Systems. *Acta Agric. Scand.* 33, 33–52. <https://doi.org/10.1080/00015128309435350>
- Ashman, M.R., Puri, G., 2002. *Essential soil science: a clear and concise introduction to soil science*, 1st ed. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- Beare, M.H., Hu, S., Coleman, D.C., Hendrix, P.F., 1997. Influences of mycelial fungi on soil aggregation and organic matter storage in conventional and no-tillage soils. *Appl. Soil Ecol.* 5, 211–219. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(96\)00142-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(96)00142-4)
- Bünemann, E.K., Schwenke, G.D., Zwieter, L.V., 2006. Impact of agricultural inputs on soil organisms—a review. *Soil Res.* 44, 379–406. <https://doi.org/10.1071/SR05125>



- Buwalda, J.G., 1993. The carbon costs of root systems of perennial fruit crops. *Environ. Exp. Bot.*, The Impact of the Environment on Roots and Root Systems 33, 131–140. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(93\)90061-J](https://doi.org/10.1016/0098-8472(93)90061-J)
- Clarholm, M., 2005. Soil protozoa: an under-researched microbial group gaining momentum. *Soil Biol. Biochem.* 37, 811–817. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.002>
- Coleman, D.C., Callahan Jr., M.A., Crossley Jr., D.A., 2018. Future Developments in Soil Ecology, in: *Fundamentals of Soil Ecology (Third Edition)*. Academic Press, pp. 255–282. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805251-8.00008-9>
- Cragg, R.G., Bardgett, R.D., 2001. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biol. Biochem.* 33, 2073–2081. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00138-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00138-9)
- Craine, J.M., Morrow, C., Fierer, N., 2007. Microbial Nitrogen Limitation Increases Decomposition. *Ecology* 88, 2105–2113. <https://doi.org/10.1890/06-1847.1>
- Dominati, E., Patterson, M., Mackay, A., 2010. A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecol. Econ.* 69, 1858–1868. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2010.05.002>
- Doran, J.W., Safley, M., 1997. Defining and assessing soil health and sustainable productivity, in: *Biological Indicators of Soil Health*. CAB international, Wallingford.
- Doran, J.W., Zeiss, M.R., 2000. Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Appl. Soil Ecol.*, Special issue: Managing the Biotic component of Soil Quality 15, 3–11. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00067-6](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00067-6)
- Eriksson, J., Dahlin, S., Nilsson, I., Simonsson, M., 2011. *Marklära*. studentlitteratur AB, Lund.
- Evans, D.G., Miller, M.H., 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular—arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytol.* 114, 65–71. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00374.x>
- Evert, R.F., Eichhorn, S.E., 2013. *Raven biology of plants*, 8th ed. W. H. Freeman and company, New York.
- Fierer, N., Lauber, C.L., Ramirez, K.S., Zaneveld, J., Bradford, M.A., Knight, R., 2012. Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients. *ISME J.* 6, ismej2011159. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.159>
- Frey, S.D., Elliott, E.T., Paustian, K., 1999. Bacterial and fungal abundance and biomass in conventional and no-tillage agroecosystems along two climatic gradients. *Soil Biol. Biochem.* 31, 573–585. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00161-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00161-8)
- Frøseth, R.B., Bleken, M.A., 2015. Effect of low temperature and soil type on the decomposition rate of soil organic carbon and clover leaves, and related priming effect. *Soil Biol. Biochem.* 80, 156–166. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.10.004>
- Gaur, A.C., Mukherjee, D., 1980. Recycling of organic matter through mulch in relation to chemical and microbiological properties of soil and crop yields. *Plant Soil* 56, 273–281. <https://doi.org/10.1007/BF02205856>
- Giri, B., Giang, P.H., Kumari, R., Prasad, R., Ajit, V., 2005. *Microbial diversity in soils*, in: *Microorganisms in Soil: Roles in Genesis and Functions*. Springer Berlin Heidelberg New York, Germany.
- Graham, M.H., Haynes, R.J., 2005. Organic matter accumulation and fertilizer-induced acidification interact to affect soil microbial and enzyme activity on a long-term sugarcane management experiment. *Biol. Fertil. Soils* 41, 249–256. <https://doi.org/10.1007/s00374-005-0830-2>

- Grantina, L., Bondare, G., Janberga, A., Tabors, G., Kasparinskis, R., Nikolajeva, V., Muiznieks, I., 2012. Monitoring seasonal changes in microbial populations of spruce forest soil of the northern temperate zone. *Est. J. Ecol.* 61.
- Gregorich, E.G., Carter, M.R., Doran, J.W., Pankhurst, C.E., Dwyer, L.M., 1997. Biological attributes of soil quality, in: Gregorich, E.G., Carter, M.R. (Eds.), *Developments in Soil Science, Soil Quality for Crop Production and Ecosystem Health*. Elsevier, pp. 81–113. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(97\)80031-1](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(97)80031-1)
- Haei, M., Rousk, J., Ilstedt, U., Öquist, M., Bååth, E., Laudon, H., 2011. Effects of soil frost on growth, composition and respiration of the soil microbial decomposer community. *Soil Biol. Biochem.* 43, 2069–2077. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.06.005>
- Hartmann, H.D., Liptay, A., 1985. Effects of Low Temperature on the Mineral Uptake of Tomato Seedlings / Wirkungen niederer Temperatur auf die Mineralstoffaufnahme von Tomatensämlingen. *Gartenbauwissenschaft* 50, 60–62.
- Hartmann, M., Frey, B., Mayer, J., Mäder, P., Widmer, F., 2015. Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming. *ISME J.* 9, ismej2014210. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.210>
- Helgason, T., Daniell, T.J., Husband, R., Fitter, A.H., Young, J.P.W., 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 396, 431.
- Hungria, M., Franchini, J.C., Brandão-Junior, O., Kaschuk, G., Souza, R.A., 2009. Soil microbial activity and crop sustainability in a long-term experiment with three soil-tillage and two crop-rotation systems. *Appl. Soil Ecol.* 42, 288–296. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.05.005>
- Hydbom, H., Ernfors, M., Birgander, J., Hollander, J., Steen Jensen, E., Olsson, P.A., 2017. Reduced tillage stimulated symbiotic fungi and microbial saprotrophs, but did not lead to a shift in the saprotrophic microorganism community structure. *Appl. Soil Ecol.* 119, 104–114.
- Jordbruksverket, 2017. Växtskyddsmedel 2017 – växthusgrönsaker.
- Kabir, Z., O'Halloran, I.P., Hamel, C., 1997. Overwinter survival of arbuscular mycorrhizal hyphae is favored by attachment to roots but diminished by disturbance. *Mycorrhiza* 7, 197–200. <https://doi.org/10.1007/s005720050181>
- Kaschuk, G., Alberton, O., Hungria, M., 2011. Quantifying effects of different agricultural land uses on soil microbial biomass and activity in Brazilian biomes: inferences to improve soil quality. *Plant Soil* 338, 467–481. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0559-z>
- Khan, A.R., Chandra, D., Quraishi, S., Sinha, R.K., 2000. Soil Aeration under Different Soil Surface Conditions. *J. Agron. Crop Sci.* 185, 105–112. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037X.2000.00417.x>
- Kieft, T.L., soroker, E., firestone, M.K., 1987. Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biol. Biochem.* 19, 119–126. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(87\)90070-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90070-8)
- Killham, K., 1994. *Soil ecology*. Cambridge university press, Cambridge.
- Koch, A.L., 2001. Oligotrophs versus copiotrophs. *BioEssays* 23, 657–661. <https://doi.org/10.1002/bies.1091>
- Lugtenberg, B., 2015. Life of Microbes in the Rhizosphere, in: *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Springer, Cham, pp. 7–15. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_3)
- Meghvansi, M.K., Varma, A., SpringerLink, 2015. *Organic Amendments and Soil Suppressiveness in Plant Disease Management*, 1st ed. 2015. ed, Soil Biology, 46. Springer International Publishing, Cham.

- Moorhead, D.L., Sinsabaugh, R.L., 2006. A Theoretical Model of Litter Decay and Microbial Interaction. *Ecol. Monogr.* 76, 151–174. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0151:ATMOLD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0151:ATMOLD]2.0.CO;2)
- Paré, T., Dinel, H., Moulin, A.P., Townley-Smith, L., 1999. Organic matter quality and structural stability of a Black Chernozemic soil under different manure and tillage practices. *Geoderma* 91, 311–326. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(99\)00011-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00011-7)
- Paul, E.A., 2015. *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Elsevier Science, Saint Louis, United States.
- Paul, E.A., Clark, F.E., 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, Inc., California.
- Paul, E.A., Clark, F.E., 1989. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, Inc., California.
- Pérez-Piqueres, A., Edel-Hermann, V., Alabouvette, C., Steinberg, C., 2006. Response of soil microbial communities to compost amendments. *Soil Biol. Biochem.* 38, 460–470. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.05.025>
- Pilström, H., Wahlström, E., Luning, B., Wiklund, G., Aastrup, L., Peterson, A., 2007. *Modell och verklighet, kemi 1, 2. uppl. ed. Natur och kultur, Stockholm*.
- Raison, R.J., 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: A review. *Plant Soil* 51, 73–108. <https://doi.org/10.1007/BF02205929>
- Rapport, D.J., McCullum, J., Miller, M.H., 1997. Soil health: its relationship to ecosystem health, in: *Biological Indicators of Soil Health*. CAB international, London, pp. 29–48.
- Rousk, J., Brookes, P.C., Bååth, E., 2009. Contrasting Soil pH Effects on Fungal and Bacterial Growth Suggest Functional Redundancy in Carbon Mineralization. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 1589–1596. <https://doi.org/10.1128/AEM.02775-08>
- Ryan, M., Ash, J., 1999. Effects of phosphorus and nitrogen on growth of pasture plants and VAM fungi in SE Australian soils with contrasting fertiliser histories (conventional and biodynamic). *Agric. Ecosyst. Environ.* 73, 51–62. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00014-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00014-6)
- Saison, C., Degrange, V., Oliver, R., Millard, P., Commeaux, C., Montange, D., Le Roux, X., 2006. Alteration and resilience of the soil microbial community following compost amendment: effects of compost level and compost-borne microbial community. *Environ. Microbiol.* 8, 247–257. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00892.x>
- Sanguin H., Sarniguet A., Gazengel K., Moëgne-Loccoz Y., Grundmann G. L., 2009. Rhizosphere bacterial communities associated with disease suppressiveness stages of take-all decline in wheat monoculture. *New Phytol.* 184, 694–707. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03010.x>
- Schäfer, T., Adams, T., 2015. The Importance of Microbiology in Sustainable Agriculture, in: *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Springer, Cham, pp. 5–6. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_2)
- Schinner, F., Öhlinger, R., Kandeler, E., Margesin, R., 1996. *Methods in soil biology*. Springer, Berlin.
- Schnürer, J., Clarholm, M., Boström, S., Rosswall, T., 1986. Effects of moisture on soil microorganisms and nematodes: A field experiment. *Microb. Ecol.* 12, 217–230. <https://doi.org/10.1007/BF02011206>
- Schönfeld, J., Gelsomino, A., van Overbeek, L.S., Gorissen, A., Smalla, K., van Elsas, J.D., 2003. Effects of compost addition and simulated solarisation on the fate of *Ralstonia solanacearum* biovar 2 and indigenous bacteria in soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 43, 63–74. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2003.tb01046.x>

- Sharma, S., Rangger, A., Insam, H., 1997. Effects of decomposing maize litter on community level physiological profiles of soil bacteria. *Microb. Ecol.* 301–310.
- Sinsabaugh, R., Carreiro, M.M., Alvarez, S., 2002. Enzyme and microbial dynamics during litter decomposition. *Burns* 2002 249–266.  
<https://doi.org/10.1201/9780203904039.ch9>
- Solly, E.F., Schöning, I., Boch, S., Kandeler, E., Marhan, S., Michalzik, B., Müller, J., Zscheischler, J., Trumbore, S.E., Schrumpf, M., 2014. Factors controlling decomposition rates of fine root litter in temperate forests and grasslands. *Plant Soil* 382, 203–218. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2151-4>
- Souza, R.A., Telles, T.S., Machado, W., Hungria, M., Filho, J.T., Guimarães, M. de F., 2012. Effects of sugarcane harvesting with burning on the chemical and microbiological properties of the soil. *Agric. Ecosyst. Environ.* 155, 1–6.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.03.012>
- Sparling, G.P., 1997. Soil microbial biomass, activity and nutrient cycling as indicators of soil health, in: *Biological Indicators of Soil Health*. CAB international, London.
- Stotzky, G., Norman, A.G., 1961. Factors limiting microbial activities in soil. *Arch. Für Mikrobiol.* 40, 341–369. <https://doi.org/10.1007/BF00422050>
- Tisdall, J.M., Smith, S.E., Rengasamy, P., 1997. Aggregation of soil by fungal hyphae. *Soil Res.* 35, 55–60. <https://doi.org/10.1071/s96065>
- Toyota, K., Kuninaga, S., 2006. Comparison of soil microbial community between soils amended with or without farmyard manure. *Appl. Soil Ecol.* 33, 39–48.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.09.002>
- Van Groenigen, K.-J., 2010. Abundance, production and stabilization of microbial biomass under conventional and reduced tillage. *Soil Biol. Amp* 42, 48–55.
- Walsh, B.D., 1996. Impact of soil management systems on organic dwarf apple orchards and soil aggregate stability, bulk density, temperature and water content. *Can. J. Soil Sci.* 76, 203–209.
- Wang, J., Kang, S., Li, F., Zhang, F., Li, Z., Zhang, J., 2008. Effects of alternate partial root-zone irrigation on soil microorganism and maize growth. *Plant Soil* 302, 45–52.  
<https://doi.org/10.1007/s11104-007-9453-8>
- Whalley, W.R., Dumitru, E., Dexter, A.R., 1995. Biological effects of soil compaction. *Soil Tillage Res., Soil Compaction and the Environment* 35, 53–68.  
[https://doi.org/10.1016/0167-1987\(95\)00473-6](https://doi.org/10.1016/0167-1987(95)00473-6)
- Williams, A., Manoharan, L., Rosenstock, N.P., Olsson, P.A., Hedlund, K., 2017. Long-term agricultural fertilization alters arbuscular mycorrhizal fungal community composition and barley (*Hordeum vulgare*) mycorrhizal carbon and phosphorus exchange. *New Phytol.* 213, 874–885. <https://doi.org/10.1111/nph.14196>
- Zhang, H., Liu, Q., Yu, X., Lü, G., Wu, Y., 2012. Effects of plastic mulch duration on nitrogen mineralization and leaching in peanut (*Arachis hypogaea*) cultivated land in the Yimeng Mountainous Area, China. *Agric. Ecosyst. Environ.* 158, 164–171.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.009>