



# Examensarbeten

Institutionen för skogens ekologi och skötsel

**2011:4**

## **Variation i temperaturrespons ( $Q_{10}$ ) vid nedbrytning av biopolymerer**

*Variation in temperature response ( $Q_{10}$ ) of organic matter decomposition*

**Anna-Karin Marklund**





# Examensarbeten

Institutionen för skogens ekologi och skötsel

2011:4

## Variation i temperaturrespons ( $Q_{10}$ ) vid nedbrytning av biopolymerer

*Variation in temperature response ( $Q_{10}$ ) of organic matter decomposition*

**Anna-Karin Marklund**

**Nyckelord / Keywords:**

Organic matter, biopolymers, decomposition, temperature response,  $Q_{10}$ , microorganisms, physiologic status

---

ISSN 1654-1898

Umeå 2011

Sveriges Lantbruksuniversitet / *Swedish University of Agricultural Sciences*

Fakulteten för skogsvetenskap / *Faculty of Forest Sciences*

Examensarbete i biologi / *Master of Science thesis in Biology,*

EX0477, 30 hp, avancerad nivå / *advanced level A1E*

Examen: Filosofie magisterexamen med huvudämnet markvetenskap / biologi med miljöinriktning /

*Degree: Master of Science with a major in Soil Science / Biology and Environmental Studies*

Handledare / *Supervisor:* Mats Nilsson och Björn Erhagen

SLU, Inst för skogens ekologi och skötsel / *SLU, Dept of Forest Ecology and Management*

Examinator / *Examiner:* Tord Magnusson

SLU, Inst för skogens ekologi och skötsel / *SLU, Dept of Forest Ecology and Management*

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

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

## Abstract

The rate of decomposition of organic matter in different decomposition stages can be altered due to warmer climate. Today there is a dissension about how the decomposition rates of organic matter will react to changing temperatures, research reports point in different directions. To be able to predict future scenarios it is important to gain knowledge about how organic matter will be affected. If the concentration of carbon dioxide in the atmosphere increases and the global mean temperature rises, the decomposition rates of organic matter can increase. This could lead to a positive feedback loop where more carbon dioxide is released from the soil to the atmosphere.

To investigate what effects different carbon polymers have on the temperature response and the significance of the physiologic status in the microbial communities, humus from a boreal spruce forest was incubated at 4, 9, 14 and 19°C and several different glucose based biopolymers were added. The metabolic stages of the microorganisms that were studied was basal respiration (BS), substrate induced respiration (SIR) and exponential growth ( $\mu$ ). A respirometer was used during the experiment to measure the amount of carbon dioxide leaving the soil samples. An exponential relation between BS, the temperature and the amount of carbon dioxide released from the soils were shown. For SIR all the studied substrates, except cellulose, showed exponential relations between temperature and the amount of carbon dioxide leaving the soil samples. The  $Q_{10}$ -values of all the substrates studied were higher than  $Q_{10}$  of BS. The  $Q_{10}$ -values of  $\mu$  showed a significant difference ( $p > 0,05$ ) between the different substrates. All substrates that reached  $\mu$  all had higher  $Q_{10}$ -values for  $\mu$  than  $Q_{10}$  of BS

The  $Q_{10}$ -values that were calculated varied between 2,22 and 4,69 which is within the values that have been calculated for  $Q_{10}$  in many other experiments where soil have been incubated and pure substrates been added. According to the hypothesis the temperature response of heterotrophic processes should decrease with increasing substrate quality. When the results are compared to the hypothesis that recalcitrant substrates should show higher  $Q_{10}$ -values there were some contradicting results. Amylose has a higher  $Q_{10}$ -value than amylopectin and this would support the theory of higher  $Q_{10}$ -values in low quality substrates. However chitin and mannitol which are the substrates with the lowest quality also has the lowest  $Q_{10}$ -values. The second hypothesis was that the temperature response of the different microbial stages SIR and  $\mu$  should be significantly different. It was not possible to draw any general conclusions since only half of the results showed significant difference between  $Q_{10}$  of SIR and  $\mu$ . More studies within this research area are necessary in order to determine how decomposition of organic matter will react to a warmer climate. The influence of microbial physiologic status on the temperature response also needs further investigation.

**Keywords:** Organic matter, biopolymers, decomposition, temperature response,  $Q_{10}$ , microorganisms, physiologic status.

## Sammanfattning

Nedbrytningshastigheten för organiskt material i marken kan komma att förändras vid varmare klimat. I dagsläget råder dock oenighet om hur nedbrytningen av organiskt material kommer att reagera på förändrade temperaturer; forskningsrapporter pekar åt olika håll. För att kunna förutsäga framtida scenarier är det viktigt att vi får kunskap om hur organiskt material kan komma att påverkas. Om koncentrationen av koldioxid i atmosfären ökar och den globala medeltemperaturen stiger kan nedbrytningshastigheten för organiskt material öka. Detta kan leda till en positiv feedback loop där mer koldioxid avgår från marken till atmosfären.

För att utreda vilken effekt olika biopolymerer har på temperaturresponser, samt betydelsen av fysiologisk status i de mikrobiella samhällena, inkuberades humus från en boreal granskog vid 4, 9, 14 och 19°C med tillsats av olika glukosbaserade biopolymerer. De metaboliska stadierna hos mikroorganismerna som studerades var basrespiration (BS), substratinducerad respiration (SIR) och exponentiell tillväxt ( $\mu$ ). En respirometer användes under försöket för att mäta koldioxidavgången från jordproverna. Vid BS kunde ett exponentiellt samband mellan temperatur och mängd koldioxid som avgick från jordproverna ses. För SIR uppvisade alla studerade substrat, förutom cellulosa, exponentiella samband mellan temperatur och mängd koldioxid som avgick från jorden. Alla substrats  $Q_{10}$ -värden för SIR var högre än  $Q_{10}$  för BS.  $Q_{10}$ -värdena för  $\mu$  uppvisade signifikant skillnad ( $p > 0,05$ ) mellan de olika substraten. Alla substrat som uppvisade exponentiell tillväxt hade högre  $Q_{10}$ -värden för  $\mu$  än  $Q_{10}$  för BS.

$Q_{10}$ -värdena som beräknades varierade mellan 2,22 och 4,69 vilket ligger inom de värden som beräknats för  $Q_{10}$  i många andra försök där jord inkuberats och rena substrat tillsats. Enligt hypotesen bör temperaturresponser för heterotrofa processer minska med ökande substratkvalité. När resultaten jämförs med hypotesen om att svårnedbrytbara substrat bör uppvisa högre  $Q_{10}$ -värden framkom vissa motsägelsefulla resultat. Amylos har högre  $Q_{10}$ -värde än amylopektin och detta stöder teorin om högre  $Q_{10}$ -värden för substrat med lägre kvalité. Dock har kitin och mannitol som är de substrat med lägst kvalité i försöket även de lägsta  $Q_{10}$ -värdena. Den andra hypotesen var att temperaturresponser för de olika mikrobiella stadierna SIR och  $\mu$  borde vara signifikant olika. Inte heller här gick det att dra några generella slutsatser då endast hälften av resultaten uppvisade signifikant skillnad mellan  $Q_{10}$  för SIR och  $\mu$ . Det behövs mer forskning inom området för att kunna fastställa hur organiskt material i olika stadier av nedbrytning kommer att reagera vid ett varmare klimat. Även den mikrobiella fysiologiska statusens inverkan på temperaturresponser behöver utredas ytterligare.

**Nyckelord:** Organiskt material, biopolymerer, nedbrytning, temperaturrespons,  $Q_{10}$ , mikroorganismer, fysiologisk status.

# Innehållsförteckning

Abstract .....	1
Sammanfattning .....	2
Innehållsförteckning .....	3
1. Inledning .....	4
1.2 Syfte och hypotes .....	4
2. Bakgrund .....	5
2.1 Kolcykeln .....	5
2.2 Organiskt material .....	5
2.2.1 Nedbrytning av organiskt material .....	6
2.3 Mikrobiell metabolism .....	7
2.4 Temperaturberoende vid nedbrytning .....	8
2.4.1 Dagens kunskapsläge .....	8
2.4.2 Faktorer som kontrollerar temperaturresponen .....	8
3. Material och metod .....	9
3.1 Jorden – insamling och preparering .....	9
3.2 Substraten .....	9
3.3 Respiconden .....	10
3.4 Beräkningar av BS, SIR, $\mu$ och $Q_{10}$ .....	10
3.4.1 Statistiska analyser .....	11
4. Resultat .....	11
4.1 Basrespiration .....	11
4.1.1 Generellt respirationsmönster .....	12
4.2 Substratinducerad respiration .....	13
4.3 Exponentiell tillväxt .....	15
5. Diskussion .....	16
5.1 Variation i temperaturrespon $Q_{10}$ mellan tillväxtfaser .....	16
5.2 Felkällor .....	17
5.3 Slutsats .....	17
7. Referenser .....	18

# 1. Inledning

Nedbrytningen av organiskt material, den heterotrofa respirationen, är tillsammans med fotosyntesen den mest centrala processen som på naturlig väg påverkar mängden koldioxid i atmosfären (Paul 2007). På senare tid har även mänskliga aktiviteter som exempelvis förbränning av fossila bränslen, avskogning och utdikning kommit att påverka denna balans i så stor utsträckning att vi nu eventuellt står inför klimatförändringar som följd (Batjes 1996).

Även små skillnader i nedbrytningshastighet och fotosyntes kan ge stora konsekvenser för den globala kolcykeln eftersom det finns enormt stora mängder kol lagrat marken i mer eller mindre stabila former (Kirschbaum 2000; Heimann & Reichstein 2008). Det rör sig om uppskattningsvis cirka  $2\,200 \cdot 10^{15}$  g (2 200 Pg) kol i de terrestra systemen, detta är mer än dubbelt så mycket som i atmosfären vilken håller ungefär 750 Pg kol (Batjes 1996). Nedbrytningen har visat sig påverkas mer av temperaturen jämfört med primärproduktionen som vanligen begränsas av andra faktorer som exempelvis tillgången på näringsämnen, vattenhalt och ljus (Davidson & Janssens 2006). Om koncentrationen av koldioxid i atmosfären ökar och den globala medeltemperaturen stiger kan nedbrytningshastigheten för organiskt material öka och leda till en positiv feedback loop där mer koldioxid avgår från marken till atmosfären (Berg & Laskowski 2006; Kirschbaum 2000).

Nedbrytningen av organiskt material går i dagsläget långsammare än tillförseln av nytt material. Kolförbrukningen i de terrestra systemen är ungefär 2 Pg lägre per år än produktionen (Watson m.fl. 2000). Det finns vegetationsmodeller som förutspår att ett varmare klimat kommer att öka nedbrytningen mer än vad den totala nettoprimärproduktionen kommer att öka globalt sett (Kirschbaum 2000).

Att veta hur nedbrytningshastigheten för organiskt material i olika nedbrytningsstadier förändras vid varmare eller kallare klimat är oerhört viktigt för att kunna förutsäga framtida scenarier (Feng & Simpson 2008). För tillfället råder oenighet om hur nedbrytningen av organiskt material kommer att reagera på förändrade temperaturer; forskningsrapporter pekar åt olika håll (se till exempel Conant m.fl. 2008; Giardina & Ryan 2000).

## 1.2 Syfte och hypotes

Syftet med den här undersökningen är att utreda hur temperaturresponsen ( $Q_{10}$ ) vid nedbrytning påverkas av den kemiska sammansättningen av molekylerna i materialet som bryts ned.  $Q_{10}$  är en faktor som anger hur mycket respirationshastigheten ökar när temperaturen ändras med  $10^{\circ}\text{C}$  (Davidson m.fl. 2006). Här är det ett flertal olika glukosbaserade biopolymerer som studeras. Mikroorganismernas fysiologiska status kan inverka på temperaturresponsen och undersöks därför också. Mikroorganismernas anabola reaktioner bör ha högre temperaturrespons än de katabola reaktionerna (Steinweg m.fl. 2008).

Hypotesen är att svårnedbrytbara föreningar har en högre temperaturrespons då de har högre aktiveringsenergi. En förening med hög aktiveringsenergi kräver större mängd energi för att en reaktion ska ske (Bosatta & Ågren 1999). Resistent material skulle i så fall svara starkare på ett varmare klimat än material som befinner sig i tidigare stadier av nedbrytning. Hypotesen är även att  $Q_{10}$ -värdena för SIR och  $\mu$  bör vara signifikant olika.

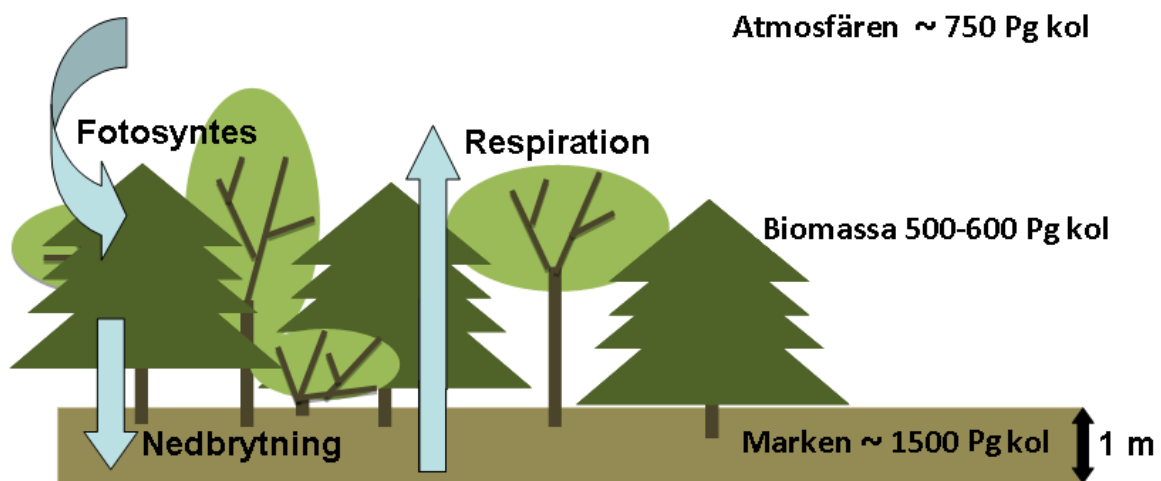


## 2. Bakgrund

### 2.1 Kolcykeln

Kolet på jorden finns i tre huvudsakliga förråd; haven cirka 38000 Pg, atmosfären cirka 750 Pg och de terrestra systemen cirka 2100 Pg, varav cirka 600 Pg i biota och 1500 Pg som dött organiskt material i den översta metern av jorden. Hur mycket kol som lagras i marken regleras av primärproduktion kontra nedbrytningshastighet. Under ett längre tidsperspektiv spelar klimatet stor roll för mängden kol som omsätts och lagras (Batjes 1996).

Kolcykeln domineras av processerna fotosyntes och respiration. Genom fotosyntesen omvandlar gröna växter oorganiskt kol från koldioxiden i atmosfären till organiskt kol. En del av detta kol återgår till atmosfären genom rötternas autotrofa respiration, resten byggs in i växtens biomassa (primärproduktion). Växtmaterial bryts sedan ned av mikroorganismer i jorden vars heterotrofa respiration också producerar koldioxid till atmosfären (Kirschbaum 2000). Nedbrytningsprocessen kan ta allt från dagar till decennier beroende på miljöns förutsättningar och kvalitén på materialet som hamnar i jorden (Brady & Weil 2002). Jordens totala koldioxidproduktion, markrespirationen, kommer alltså från rotrespiration och mikroorganismers nedbrytning av organiskt material (Davidsson & Janssens 2006). Mängden koldioxid som produceras av autotrof respektive heterotrof respiration varierar kraftigt beroende på vegetationstyp och årstid. Den autotrofa respirationen utgör en större andel av den totala markrespirationen under växtsäsongen men genomsnittligt under ett år utgör den autotrofa respirationen 45,8 procent av den totala markrespirationen i skogsekosystem (Hanson m.fl. 2000). Den heterotrofa respirationen påverkas av temperaturen i större utsträckning än primärproduktionen (Kirschbaum 2000).



Figur 1. Förenklad schematisk bild över kolcykeln och mängden kol som finns i atmosfär, biomassa och mark.

### 2.2 Organiskt material

Det organiska materialet i jorden, SOM (Soil Organic Matter) innefattar alla organiska ämnen i jorden. Levande organismers biomassa utgör mellan en och åtta procent av SOM. Detritus är dött material där det fortfarande går att urskilja materialets ursprung och humus är dött material där nedbrytningsprocessen gått så långt att det inte längre går att urskilja det

ursprungliga materialet (Brady & Weil 2002). Sammansättningen av SOM varierar, bland annat beroende av sammansättningen på växtmaterial som bryts ned samt hur långt nedbrytningsprocessen är gången. Kolhydrater som cellulosa, hemicellulosa och sockerarter kan utgöra mer än hälften av SOM, andelen minskar dock vartefter nedbrytningen fortgår. Lignin kan utgöra upp emot 20 % av SOM men i jämförelse med kolhydrater är lignin mer svårnedbrytbart och anrikas därför i nedbrytningsprocessen (Berg & Laskowski 2006). SOM innehåller även mindre andelar proteiner och enstaka procent fetter och vaxer (Brady & Weil 2002).

60-80 % av SOM utgörs av humus. Liksom leror har humus en viktig roll när det gäller att hålla kvar joner i jorden. Humus är även en primär källa till energi och många essentiella näringsämnen för växter och heterotrofa organismer. I förhållande till massan har humusmolekyler stor yta, hög katjonbysteskapacitet och flera olika funktionella grupper (Brady & Weil 2002). De vanligaste är karboxyl, fenol och karbonylgrupper. En annan viktig egenskap hos humus är förmågan att komplexbinda till bland annat mineralpartiklar vilket gör att aggregat bildas i jorden. Jordaggregaten är viktiga för att skapa god jordstruktur med bland annat lagom dränering, vattenhållningsförmåga och mikrohabitat för en mängd olika organismer (Paul 2007).

### **2.2.1 Nedbrytning av organiskt material**

Miroorganismer står för mellan 80 och 95 % av all nedbrytning av organiskt material som sker i jorden, resterande andel svarar markdjur för (Lavelle m.fl.1993). När organiskt material bryts ner oxideras kolföreningarna i materialet enzymatiskt. Under nedbrytningsprocessen bildas koldioxid, vatten, energi och nedbrytarnas biomassa (Brady & Weil 2002).

Det första som bryts ned är de enklaste molekylerna som mikroorganismer lätt kan ta upp och metabolisera. Koncentrationerna av vattenlösliga substrat, sockerarter, stärkelse och enklare proteiner sjunker snabbt när färskt organiskt material bryts ned (Berg & Laskowski 2006). En liten andel vattenlösliga substrat kan ändå förekomma under en lång tidsperiod. Detta för att nedbrytningsprocessen av mer komplexa föreningar kan bilda nya vattenlösliga substrat (Berg m.fl. 1982). Nedbrytningshastigheten för hemicellulosa och cellulosa är lägre jämfört med nedbrytningshastigheten för de vattenlösliga substraten. Det är framförallt svampar som bryter ner cellulosa då bakterier inte producerar lika mycket cellulase, ett enzymsystem som bryter ner bindningarna i cellulosan (Paul 2007). Långsammast nedbrytning har lignin då molekylerna är komplexa med en stor variation av starka bindningar. Det finns bara tre organismgrupper som klarar av att bryta ner lignin: vitröta, mjukröta och brunröta (Berg & Laskowski 2006). Nedbrytningshastigheten för lignin är även beroende av kvävekoncentrationen, med lägre nedbrytningshastigheter vid höga kvävekoncentrationer. Detta beror på att kväve kan reagera med lignin och bilda föreningar som är mer motståndskraftiga mot nedbrytning än ligninet var från början. Kväve begränsar även produktionen av det enzym som vitröta producerar för att bryta ned lignin (Berg 1999).

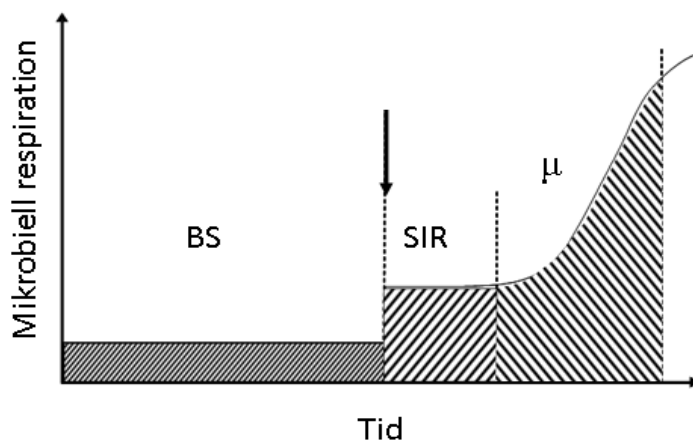
Allt dött organiskt material i jorden bryts inte ned, hur mycket av det ursprungliga materialet som blir kvar som motståndskraftigt mot vidare nedbrytning varierar mellan 0 och 50 % beroende på bland annat miljöns förutsättningar och kvalitén på materialet (Berg & Laskowski 2006). En annan bidragande orsak till att nedbrytningsprocessen väldigt sällan når 100 % är att en serie olika mikroorganismer krävs för att fullborda nedbrytningen; fattas det någon organismgrupp i den kedjan blir nedbrytningen inte fullständig (Berg 1999).

I första fasen av nedbrytning begränsas nedbrytningshastigheten ofta av tillgången på makronäringsämnen som exempelvis kväve, fosfor och svavel (Berg 1999). Vid senare faser av nedbrytning begränsas den totala nedbrytningshastigheten av lignin. De ämnen som är mer lättnedbrytbara än lignin, exempelvis cellulosa som finns kvar i denna fas har till stor del blivit skyddat mot vidare nedbrytning av lignin (Berg 1999). Tillgången på kol i lättillgängliga former inverkar då mikroorganismer ofta begränsas av kol i senare stadier av nedbrytning (Hoyle & Murphy 2007). Hur klimatet inverkar på nedbrytningshastigheten varierar, generellt går nedbrytningsprocessen fortare vid varmare klimat men det finns exempel där andra faktorer dominerar över klimatfaktorer (Berg m.fl. 2000).

### 2.3 Mikrobiell metabolism

Med mikroorganismer avses ofta bakterier, svampar och aktinomyceter. Olika grupper av mikroorganismer är väl anpassade till olika förhållanden och specialiserade på olika typer av substrat (Berg & Laskowski, 2006). Reaktionerna vid metabolism kan uppdelas i två typer: anabola och katabola. Anabolismen omfattar de reaktioner som leder till syntes av biomolekyler, det vill säga mikroorganismernas tillväxt genom uppbyggnad av biomassa. Katabolism är underhållsrespiration och inkluderar de reaktioner som leder till nedbrytning av biomolekyler, energi och koldioxid frigörs. Reaktionerna vid anabolism är i regel mer temperaturberoende än de katabola reaktionerna (Steinweg m.fl. 2008).

Mikroorganismer befinner sig i olika metaboliska stadier vid olika tidpunkter (figur 2). Innan något substrat har tillsatts förekommer BS, där mikroorganismer bryter ner organiskt substrat som redan finns i jorden (Nordgren m.fl. 1988). I denna fas förekommer främst katabola reaktioner. När ett lättillgängligt substrat och näringsämnen tillsätts jorden ökar respirationen omedelbart och detta stadium kallas för SIR vars respirationstakt är tre till fem gånger högre än BS. Längden på SIR kallas för laggtid och varierar beroende på bland annat kvalitén på substratet som tillsatts. Respirationshastigheten börjar därefter öka exponentiellt när mikroorganismerna växer och förökar sig. Det är framförallt under denna fas som anabola reaktioner sker. Den exponentiella tillväxten fortsätter till dess att substratet eller något annat näringsämne tagit slut och begränsar fortsatt tillväxt (Nordgren m.fl. 1988). När mikroorganismer kommer till exponentiell tillväxt är  $\mu$  detsamma som lutningen på kurvan och indikerar hur snabbt mikroorganismerna kan tillväxa på substratet.



Figur 2. Konceptuell bild över de mikrobiella tillväxtfaserna, BS, SIR och  $\mu$  före och efter tillsats av näringsämnen och ett lättillgängligt substrat. Pilen indikerar tidpunkt för substrattillsats.

## **2.4 Temperaturberoende vid nedbrytning**

### **2.4.1 Dagens kunskapsläge**

I dagsläget går teorierna isär om hur temperaturresponsen förändras när det organiska materialet blir mer resistent mot nedbrytning. Många försök har genomförts men resultatens  $Q_{10}$ -värden varierar och inga konkreta slutsatser har kunnat fastställas (Lützwow & Kögel-Knabner 2009). Det har gjorts flera försök och modelleringar som tyder på att den fraktion av organiskt material som är motståndskraftig mot nedbrytning är känsligare för temperaturförändringar jämfört med mer lättnedbrytbart material (Conant m.fl. 2008; Fierer m.fl. 2005; Hartley & Ineson 2008; Knorr m.fl. 2005). Försök som visar på motsatsen, det vill säga att nedbrytningen av det mer resistent organiska materialet inte påverkas lika mycket av temperaturförändringar som det lättnedbrytbara materialet finns också (Liski m.fl. 1999). Det finns även försök som pekar mot att det inte finns någon skillnad för hur resistent och lättnedbrytbart material reagerar på temperaturförändringar (Fang m.fl. 2005; Conen m.fl. 2006). En av anledningarna till de varierande forskningsresultaten kan vara den enorma heterogenitet SOM uppvisar (Feng & Simpson 2008).

### **2.4.2 Faktorer som kontrollerar temperaturresponsen**

Alla ämnen har en naturlig temperaturrespons, det vill säga inneboende kinetiska egenskaper baserade på molekylstrukturen (Davidson & Janssens 2006). Generellt sett har mer komplexa molekylära strukturer högre aktiveringsenergi och därför även högre temperaturrespons (Bosatta & Ågren 1999).

Uppmätt temperaturrespons är ofta lägre än den inneboende temperaturresponsen då det finns flera faktorer som kan begränsa och dölja substratets naturliga temperaturrespons (Davidson & Janssens 2006). Ett flertal miljöfaktorer inverkar på temperaturresponsen, bland annat förekomsten av vatten. Vid torra förhållanden minskar tjockleken på vattenfilmen som omger alla markpartiklar vilket försvårar diffusion av lösta substrat och mikroorganismernas extracellulära enzym (Davidson & Janssens 2006). I våtmarker och översvåmningsområden går nedbrytningen långsammare då syre diffunderar väldigt mycket långsammare i vatten än i luft. Detta medför att mestadels anaerob nedbrytning, som generellt sett går långsammare än aerob nedbrytning, äger rum (Moore m.fl. 2007). När jorden är frusen, både säsongbetonat och i jordar med permafrost, kan nedbrytningen teoretiskt sett fortgå, men diffusionen av substrat och enzym går extremt långsamt (Öqvist & Laudon 2008). Förutom dessa begränsningar kan SOM skyddas från nedbrytning fysiskt inuti jordaggregat där mikroorganismer inte kommer åt och syrehalten dessutom kan vara för låg för aerob respiration. SOM kan även bli kemiskt skyddat från nedbrytning om det absorberas till mineralytor genom kovalenta eller elektrostatiska bindningar. Alla dessa miljöfaktorer påverkar nedbrytningshastigheten direkt eller indirekt genom att substratkoncentrationen minskas (Davidson & Janssens 2006).

Den mikrobiella fysiologiska statusen inverkar på temperaturresponsen på flera sätt. De enzymer som utsöndras av mikroorganismer påverkar temperaturresponsen på så sätt att enzymerna minskar den aktiveringsenergi som krävs för att en reaktion ska ske. Hur stora de mikrobiella populationerna är på en viss plats varierar i naturen och därför varierar även enzymkoncentrationerna (Davidson & Janssens 2006). Temperaturen kan också direkt påverka den mikrobiella samhällsstrukturen då optimal temperatur varierar för olika arter av mikroorganismer (Berg & Laskowski 2006). Höga  $Q_{10}$ -värden vid lägre temperaturer kan bero på att många enzymatiska reaktioner hämmas av låga temperaturer (Kirschbaum 2000).

## 3. Material och metod

### 3.1 Jorden – insamling och preparering

Jorden som användes i försöket samlades in i september 2008 från en grandominerad (*Picea abies*) skog med inslag av tall (*Pinus sylvestris*) (X:7125229 Y:1683547) belägen i Kulbäcklidens försökspark i Vindelns kommun, Västerbottens län. Fältskiktet dominerades av lingon (*Vaccinium vitis idaea*) och blåbär (*Vaccinium myrtillus*). Bottenskiktet dominerades av väggmossa (*Pleurozium schreberi*). Årsmedelnederbörden är 523 mm och årsmedeltemperaturen är 1,2°C, baserat på åren 1961-1990 (Alexandersson m.fl. 1991). Vid insamlingstillfället rensades jorden från levande större växtmaterial. Sedan sållades jorden genom ett såll med maskstorleken 5 mm och blandades för hand. Växtmaterial som inte var nedbrutet sorterades bort. Jorden förvarades frusen i fyra månader för att, innan försöket inleddes, tinas upp långsamt i kylskåp.

Bestämning av vattenhalt genom torkning i 105 °C i 24 timmar gjordes för att få torrvikten. Sedan bestämdes halten oorganiskt material genom att jorden brändes i 550 °C under 5 timmar (LOI). Halten oorganiskt material var 6,1 torrviktsprocent. Med undertrycksplattor ställdes vattenhalten i jorden till -25 kPa vilket är optimalt för mikrobiell tillväxt (Ilstedt m.fl. 2000). Mängden jord som sedan tillsattes i vart och ett av inkuberingskärlen motsvarade 1 g organsikt material i torrsvikt.

### 3.2 Substraten

Till jorden tillsattes ett flertal olika biopolymerer (tabell 1) med varierande kemisk sammansättning och funktion. Cellulosa är en polysackarid uppbyggd av långa kedjor av monosackariden glukos, en kedja kan bestå av 12-15 000 glukosmolekyler. Kedjorna packar sig i buntar, så kallade fibriller som hålls samman av vätebindningar i fibrillaggregat. Molekylstrukturen hos cellulosa kan vara kristallin eller amorf och den cellulosa som användes i försöket hade en kristallin struktur. Växters cellväggar utgörs till stor del av cellulosa som är det vanligast förekommande organiska ämnet i naturen (Seager & Slabaugh 2005). Hemicellulosa består av liknande kedjor som cellulosa men kedjorna byggs upp av andra sockerarter än glukos (Berg & Laskowski 2006). Den dominerande hemicellulosan i cellväggarna hos många kärlväxter är xylan och det xylan som användes var utvunnet ur björkved. Växter lagrar energi i form av stärkelse som till cirka 80 % utgörs av amylopektin och resterande del cirka 20 % av amylos som båda är polysackarider. Skillnaden mellan dem är att amylosen är kristallin och uppbyggd av långa ogrenade spiralformade kedjor av glukos medan dessa kedjor är förgrenade i amylopektinet som har en amorf molekulstruktur (Seager & Slabaugh 2005). I försöket användes amylos och amylopektin som kom från potatisstärkelse. Hos människor och djur motsvaras stärkelsen av glykogen, högst koncentrationer återfinns i levern och i musklerna. Strukturellt sett liknar glykogenet amylopektin men med tätare förgreningar i glukoskedjorna (Seager & Slabaugh 2005). Här användes glykogen utvunnet ur kaninlever. Glukosamin är en aminomonosackarid (Essington 2004) som bygger upp kitin på samma sätt som cellulosa är uppbyggt av glukosmolekyler. Kitin är en mucopolysackarid som återfinns bland annat i exoskelettet hos insekter och skaldjur samt i svampars cellväggar. Kitin från krabbskal användes vid detta försök. Mannitol är en sockeralkohol som naturligt förekommer i vissa svampar och frukter.

Tabell 1. Kolsubstrat som tillsattes jorden och deras kemiska formel.

Substrat	Kemisk formel
Glukos	$C_6H_{12}O_6$
Cellulosa, kristallin	$(C_6H_{12}O_5)_n$
Amylos	$(C_6H_{10}O_5)_n$
Amylopektin	$(C_6H_{10}O_5)_n$
Glykogen	$(C_6H_{10}O_5)_n$
Glukosamin	$C_8H_{15}NO_6$
Kitin	$(C_8H_{13}NO_5)_n$
Mannitol	$C_6H_{14}O_6$
Xylan	$(C_5H_{10}O_5)_n$

Kolsubstraten blandades med ammoniumsulfat ( $(NH_4)_2SO_4$ ) och kaliumdikvävefosfat ( $KH_2PO_4$ ) i sådana koncentrationer att kol:kväve-kvoten blev 12,6 och kol:fosfor-kvoten 181,5. Mikroorganismerna blir då inte begränsade av mineralnäringsämnen i tillväxtfasen. Alla substrat tillsattes i sådan mängd att det totala kolinnehållet motsvarade 0,15 g glukos.

### 3.3 Respiconden

En respirometer (Respicond VI, A. Nordgren Innovations AB, Djäknebodda) användes under försöket för att mäta koldioxidavgången från jordproverna. För ytterligare information om respirometern, se Nordgren 1988. I respirometern ligger jordproverna i enskilda behållare som står i vattenbad för att hålla önskad temperatur. Temperaturerna som hölls vid detta försök var 4, 9, 14 och 19°C och alla inkuberade substrat hade fyra replikat för varje temperatur. Under locket på behållarna sitter en mindre behållare som fylldes med 10 ml lut, (KOH-lösning). Luten som användes hade koncentrationen 0,6 molar. När koldioxid avges från jordproverna fångas den upp av luten som då får lägre konduktans. Konduktansen mättes i millisiemens (mS) en gång i timmen genom två elektroder som sitter nedsänkta i luten. För att luten inte ska bli mättad byttes den ut när den ackumulerade mängden koldioxid uppnådde 70 mg. En dator kopplad till respirometern registrerade alla värden.

### 3.4 Beräkningar av BS, SIR, $\mu$ och $Q_{10}$

Kraftigt negativa eller positiva värden som kan uppträda exempelvis vid byte av luten togs bort manuellt. BS representerar den naturliga nedbrytningen av det organiska materialet i jorden. När respirationen stabiliserats beräknades ett medelvärde för BS under 100 timmar vid 4 och 9°C. Vid 14 och 19°C beräknades medelvärdet för BS under 90 timmar. SIR beräknades som ett medelvärde av 5 timmars mätningar direkt efter det att värdena hade stabiliserats efter substraten tillsats jorden. För att beräkna  $\mu$  logaritmerades (ln) värdena från koldioxidproduktionen och sedan gjordes en linjär regression med bästa möjliga passning. Baserat på de fyra replikaten för varje substrat beräknades medelrespirationshastigheten för varje temperatur och en exponentiell modell användes för att beskriva respirationen som en funktion av temperaturen.  $Q_{10}$  värdet beräknades genom att en exponentiell funktion

anpassades till data med temperaturen som en oberoende variabel och med den mikrobiella parametern som en beroende variabel.  $Q_{10}$  uppskattades enligt ekvationen:

$$Q_{10} = e^{\bullet \cdot 10} \quad (1)$$

där  $e$  är basen av den naturliga logaritmen,  $\bullet$  är exponenten från den bäst passande exponentiella funktionen och 10 representerar en temperaturskillnad på tio grader Celsius. En modell användes sedan för att beräkna standardavvikelsen för exponenten  $\bullet$ . Standardavvikelsen för  $\bullet$  användes sedan för att beräkna medelfelet för  $Q_{10}$ .

### 3.4.1 Statistiska analyser

De statistiska analyserna baseras på regressionsmodellen;

$$\bullet_{ik} = \bullet_k + \bullet_k \cdot T_i + \bullet_{ik} \quad (2)$$

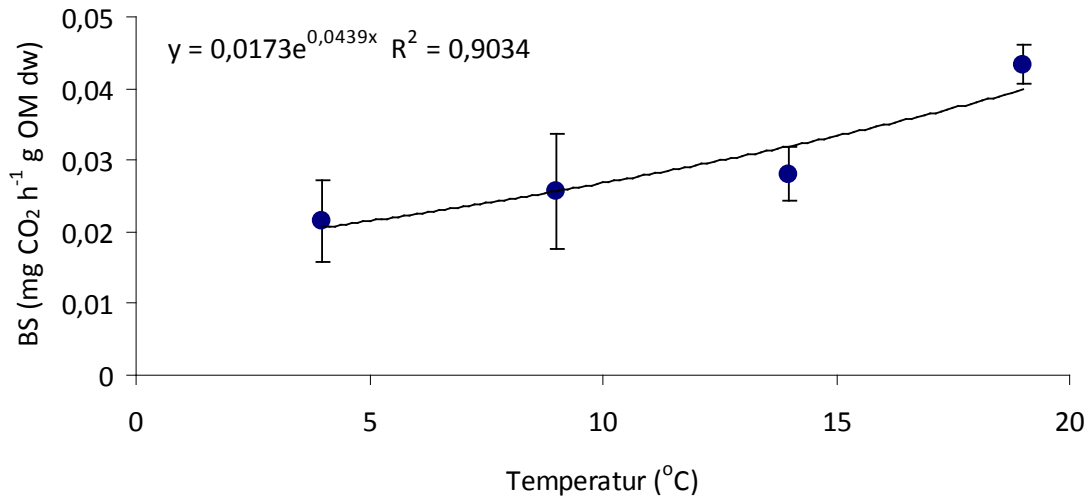
där  $\bullet_{ik}$  är den naturliga logaritmen för respirationen, substrat  $k(1, \dots, k)$ ,  $T_i$  är temperaturen och  $\bullet_{ik}$  är  $NID(0, \bullet^2)$ . NID (Normally and Independently Distributed) innebär att värdena är oberoende och normalfördelade.

Hypotesen om olika temperatureffekt för alla substrats SIR och  $\mu$ -värden separat, som är  $\bullet_1 = \bullet_2 = \dots = \bullet_k$  testades med F-testet. I de fall då hypotesen avvisades användes Tukeys test för parvisa jämförelser mellan substratkurvorna. För de substraten mättes likheten för både SIR och  $\mu$  mellan de två regressionerna, hypotesen  $\bullet(SIR) = \bullet(\mu)$  och  $\bullet(SIR) = \bullet(\mu)$  testades med modellen ovan där  $\bullet$  är lika med skillnaden mellan den logaritmerade respirationen av SIR och  $\mu$ .

## 4. Resultat

### 4.1 Basrespiration

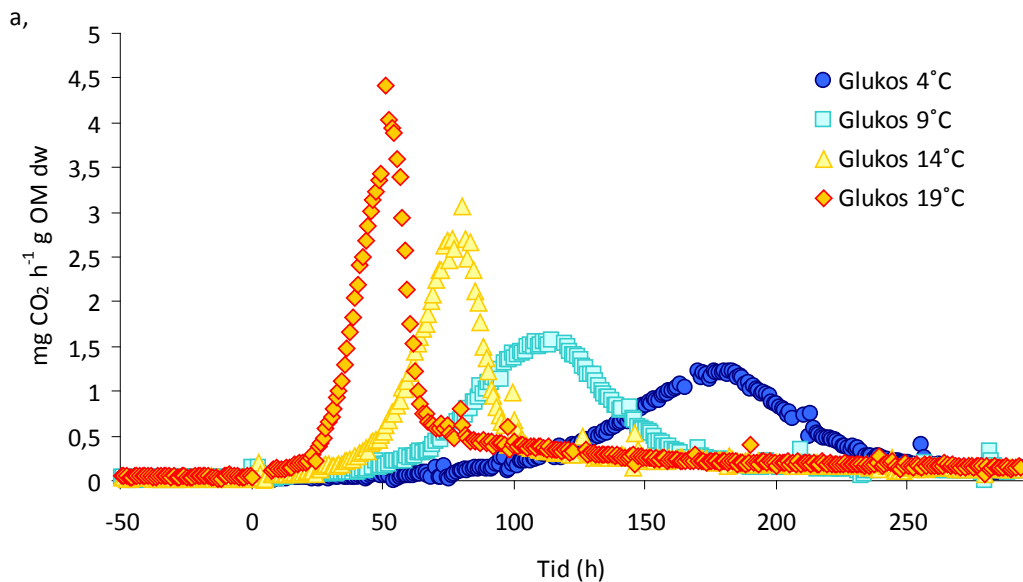
Ett exponentiellt samband mellan BS, temperatur och mängden koldioxid som avgick från jordproverna kunde ses (figur 3). Ökningen är exponentiell från cirka 0,022 till 0,043 mg CO<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> g OM dw.



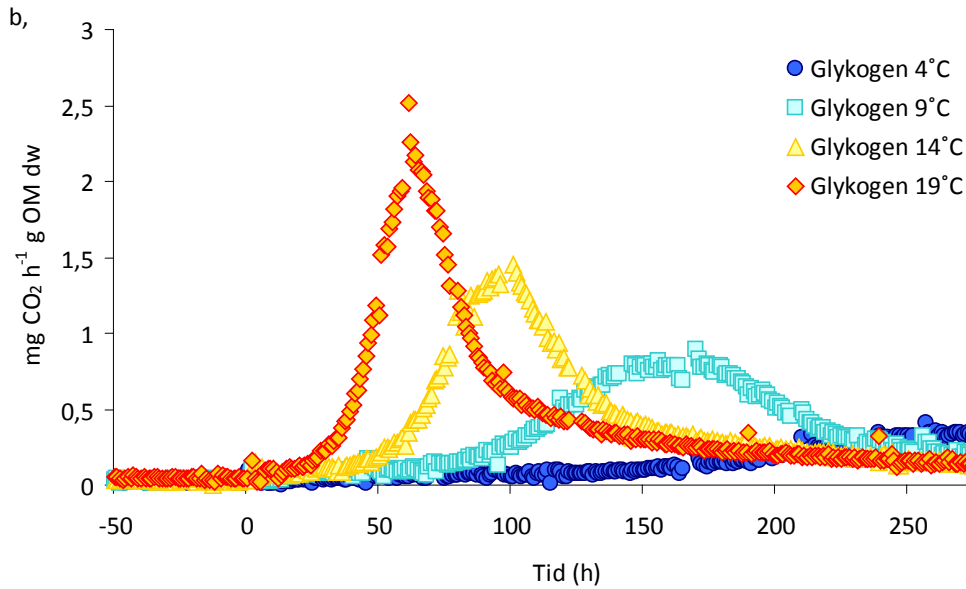
Figur 3. BS vid 4, 9, 14 och 19°C med SD (Standardavvikelse). Värdena är medelvärden för 100 timmar vid temperaturerna 4 och 9°C, och för 90 timmar vid temperaturerna 14 och 19°C.

#### 4.1.1 Generellt respirationsmönster

Det generella mönstret för den mikrobiella respirationen är att vid 4°C tar det längst tid att nå exponentiell respiration och den maximala respirationstakten är lägst (figur 4). Med ökande temperatur minskar laggtiden och högre respirationstakter uppnås. Här exemplifieras respirationsmönstret av substraten glukos och glykogen. Cellulosa var det enda substrat som inte gav någon reaktion på respirationshastigheten vid någon av de fyra temperaturerna.



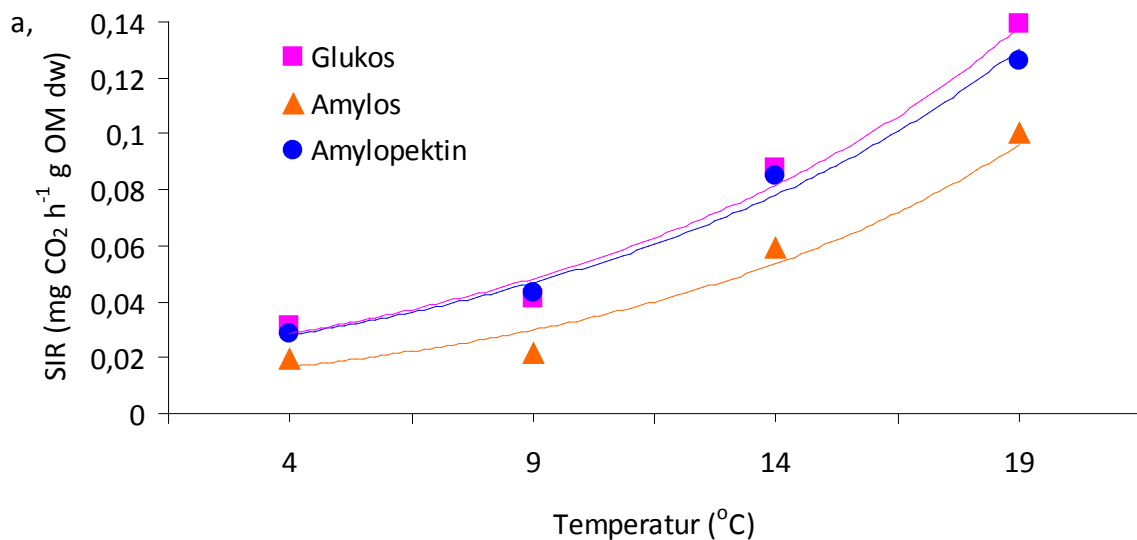


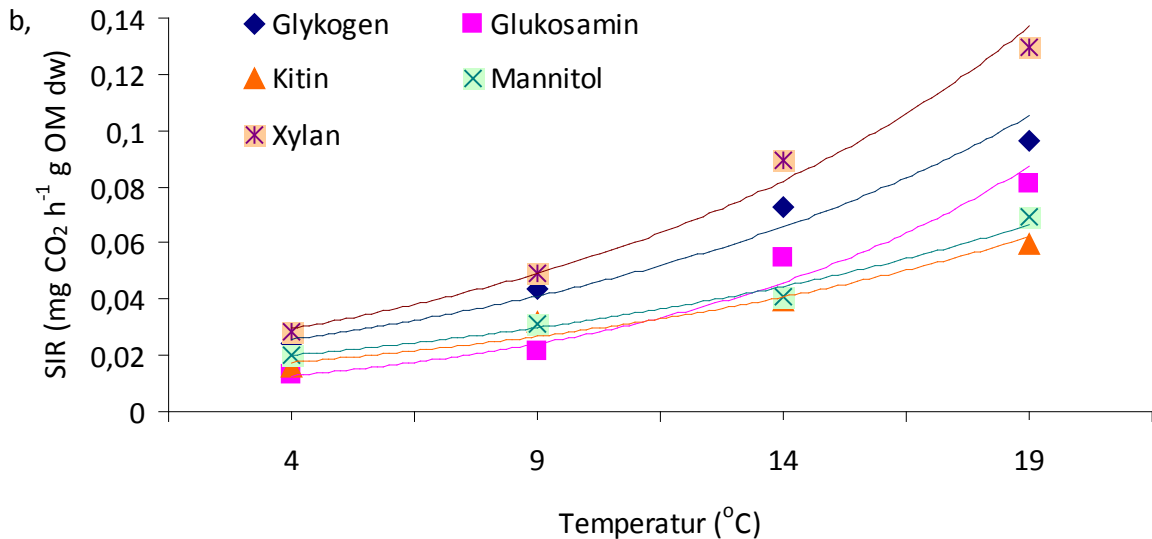


Figur 4. Mikrobiell respiration vid fyra olika temperaturer (4, 9, 14 och 19 °C) där glukos (a) och glykogen (b) tillsats jorden vid tidpunkt 0.

## 4.2 Substratinducerad respiration

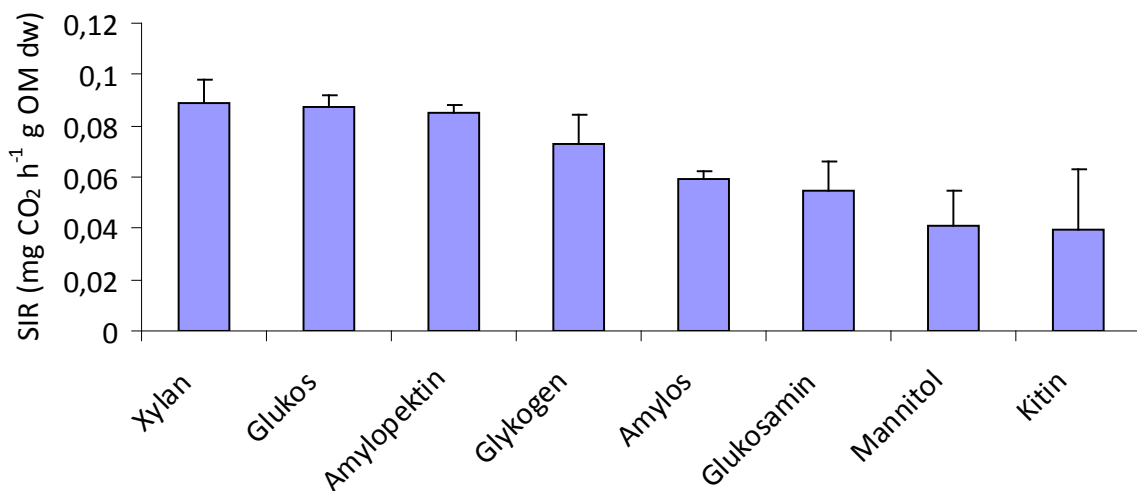
Alla studerade substrat förutom cellulosa uppvisar exponentiella samband mellan temperatur och mängd koldioxid som avgick från jorden vid SIR (figur 5). För att se hur glukosmolekylen konfiguration i polymererna påverkar nedbrytningen jämförs glukos som monomer med glukospolymererna amylos och amylopektin. Amylopektin uppvisar nästan samma koldioxidavgång som glukos medan amylos ligger något lägre.





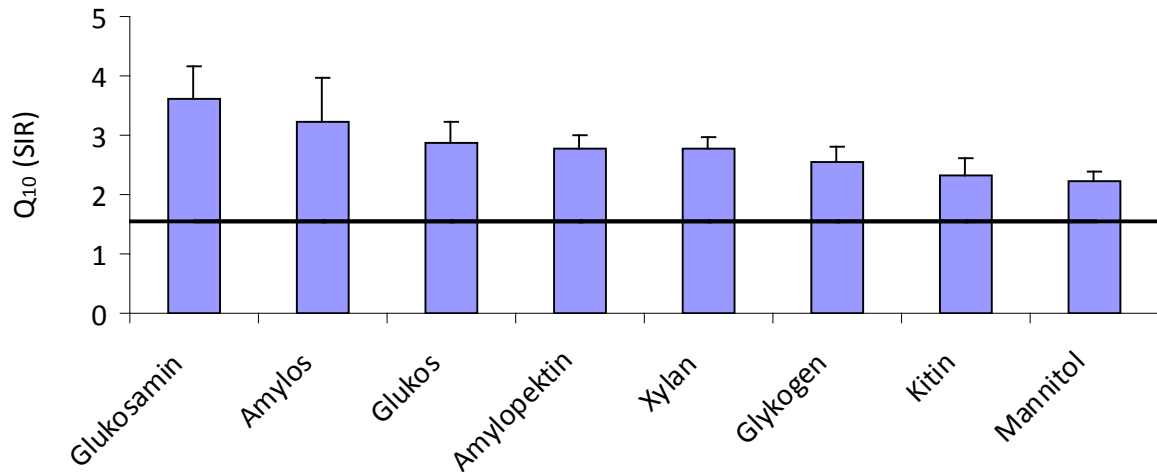
Figur 5. De exponentiella sambanden vid SIR och de fyra olika temperaturerna för glukos, amylos och amylopektin (a) och för glykogen, kitin, xylan, glukosamin, mannitol (b).

Högst koldioxidavgång uppvisade xylan med ett medelvärde för SIR vid 14°C som var 0,089 mg CO<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> g OM dw (figur 6). Glukos hade medelvärdet 0,088 mg CO<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> g OM dw. Lägsta koldioxidavgången hade mannitol och kitin med 0,041 respektive 0,040 mg CO<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> g OM dw.



Figur 6. SIR (mg CO<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> g OM dw) vid 14°C med SE (Standard Error).

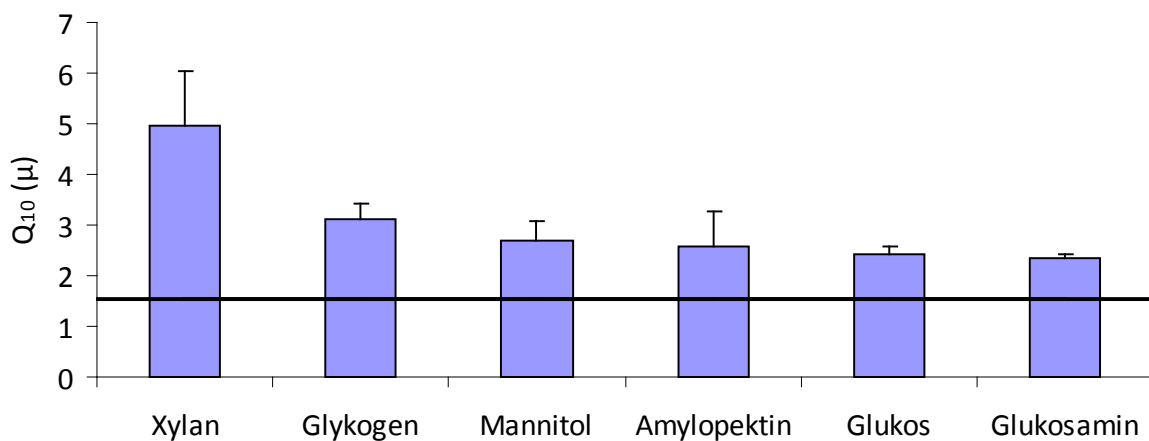
Skillnaden mellan Q<sub>10</sub>-värdena för de olika substratens SIR var nästan signifikant, p=0,053. Glukosamin och amylos hade de högsta Q<sub>10</sub>-värdena, 3,61 respektive 3,22. Lägsta Q<sub>10</sub>-värdena uppvisade kitin och mannitol med värdena 2,32 respektive 2,22 (figur 7). Alla substrats Q<sub>10</sub>-värden för SIR var högre än Q<sub>10</sub> för BS.



Figur 7.  $Q_{10}$  för SIR och alla substrat som uppvisade SIR. Den vågräta linjen representerar  $Q_{10}$ -värdet för BS.

### 4.3 Exponentiell tillväxt

$Q_{10}$ -värdena för  $\mu$  uppvisade signifikant skillnad ( $p > 0,05$ ) mellan de olika substraten och varierade mellan 2,33 och 4,96 (figur 8). Det var xylan som hade det ovanligt höga  $Q_{10}$ -värdet 4,96. Det näst högsta och betydligt lägre  $Q_{10}$ -värdet 3,13 hade glykogen. Lägst  $Q_{10}$ -värdena hade glukos och glukosamin, 2,41 respektive 2,33. Tillsats av amylos gav exponentiell tillväxt vid 14 och 19°C men inte vid 4 och 9°C. Respirationshastigheten för kitin började stiga efter SIR men ökningen var inte exponentiell i förhållande till temperaturen. Alla substrat som uppvisade  $\mu$  hade högre  $Q_{10}$ -värden för  $\mu$  än  $Q_{10}$  för BS.



Figur 8.  $Q_{10}$  för  $\mu$  och de substrat som uppvisade exponentiell tillväxt. Den vågräta linjen representerar  $Q_{10}$  värdet för BS.

Tabell 2.  $Q_{10}$  värden för kolsubstraten som tillsattes jorden

Substrat	$Q_{10}(\text{SIR})$	$Q_{10}(\text{My})$
Glukos	$2,86 \pm 0,37$	$2,41 \pm 0,17$
Cellulosa	-	-
Amylos	$3,22 \pm 0,74$	-
Amylopektin	$2,78 \pm 0,22$	$2,59 \pm 0,67$
Glykogen	$2,56 \pm 0,26$	$3,13 \pm 0,28$
Glukosamin	$3,61 \pm 0,54$	$2,33 \pm 0,07$
Kitin	$2,32 \pm 0,30$	-
Mannitol	$2,22 \pm 0,16$	$2,68 \pm 0,38$
Xylan	$2,78 \pm 0,19$	$4,96 \pm 1,09$

## 5. Diskussion

De beräknade  $Q_{10}$ -värdena varierade i detta försök mellan 2,22 och 4,69 vilket ligger inom de värden som beräknats för  $Q_{10}$  i många andra försök där jord inkuberats och rena substrat tillsatts. Feng och Simpson (2008) inkuberade jordar vid olika temperaturer under ett år och tillsatte bland annat lösliga föreningar och ligninmonomerer. Resultaten av deras studie uppvisade variationer för  $Q_{10}$  mellan 1,24 och 3,45 med högre  $Q_{10}$ -värden för de svårnedbrytbara ligninmonomererna jämfört med de mer lättnedbrytbara föreningarna. Även Conant m.fl. (2008) gjorde en inkubering och kom fram till att resistent material är temperaturkänsligare än lättnedbrytbart material. Medelvärdena för  $Q_{10}$  som de kom fram till var 8,5 vid 4 °C, 3,2 vid 15 °C och 2,9 vid 25 °C. Denna variation på  $Q_{10}$ -värden är lika stor som den variation man normalt finner hos naturliga jordar och organiskt material och variationen beskriver väl jordars och organiskt materials enorma heterogenitet.

Enligt hypotesen bör substrat av lägre kvalitet uppvisa en högre temperaturrespons än substrat av högre kvalitet. Bland de beräknade  $Q_{10}$ -värdena framkommer vissa motsägelsefulla resultat. Kolpolymererna uppvisade stor skillnad i nedbrytbarhet. Vid tillsats av kristallin cellulosa blev det i princip ingen reaktion alls vid någon av temperaturerna. Amylos uppnådde aldrig exponentiell tillväxt vid 4 och 9°C men amylopektin nådde exponentiell tillväxt vid alla fyra temperaturer. Detta indikerar att glukosmolekylens konfiguration i olika polymerer är viktig. Amylopektin har en amorf molekylstruktur och är mer lättnedbrytbar jämfört med amylos som har en kristallin molekylstruktur. Amylos fick högre  $Q_{10}$ -värde än amylopektin och detta stöder teorin om högre  $Q_{10}$ -värden för substrat med lägre kvalitet. Dock har kitin och mannitol som är de substrat med lägst kvalitet i försöket även de lägsta  $Q_{10}$ -värdena.

### 5.1 Variation i temperaturrespons $Q_{10}$ mellan tillväxtfaser

Den andra hypotesen var att temperaturresponsen för de olika mikrobiella stadierna SIR och  $\mu$  borde vara signifikant olika. Inte heller här gick det att dra några konkreta slutsatser då tre av sex substrat uppvisade resultat med signifikant skillnad mellan  $Q_{10}$  för SIR och  $\mu$ . Glykogen och Xylan hade signifikant högre  $Q_{10}$ -värde för  $\mu$  och glukosamin hade högst  $Q_{10}$  för SIR.

Det finns inga andra studier där  $Q_{10}$ -värden för de mikrobiella metaboliska stadierna SIR och  $\mu$  har undersökts, vilket gör det svårt att jämföra resultaten med andra studier. Alla substrat uppvisade högre  $Q_{10}$ -värden efter det att substrattillsats gjorts jämfört med BS som hade ett  $Q_{10}$ -värde på 1,55. Förhållandet och skillnaden mellan  $Q_{10}$ -värdena för BS och SIR är kanske

de mest intressanta att titta på. Detta för att det sällan under naturliga förhållanden förekommer så höga koncentrationer av lättillgängliga substrat att mikroorganismerna uppnår exponentiell tillväxt. Mikroorganismerna begränsas av kol under normala förhållanden.

## **5.2 Felkällor**

En av orsakerna till de tvetydiga resultaten kan vara ett för litet sampel med fyra replikat per substrat och temperatur. Ett annat problem med att undersöka  $Q_{10}$ -värden är det stora antal olika processer involverade. Dessa processer kan antingen förstärka eller utjämna varandra, vilket resulterar i att vi kan få stora variationer när  $Q_{10}$  för nedbrytning av organiskt material beräknas. Vid detta försök liksom andra försök där jordprover tagits till laboratorium blir jorden omblandad. Det kan göra att ämnen som tidigare varit skyddade från nedbrytning i aggregat plötsligt blir tillgängliga för mikroorganismer vilket kan påverka respirationshastigheten. Den totala nedbrytningen som sker i jordproverna är högre än vad som uppmäts med respiconden vilken enbart registrerar den mängd koldioxid som lämnar jorden. Vid den nedbrytning som sker under de anabola reaktionerna byggs en del av det nedbrutna materialet in i mikroorganismernas biomassa. Hur mycket det är varierar beroende på hur effektivt mikroorganismerna kan tillväxa på substratet.

## **5.3 Slutsats**

Inga generella slutsatser kunde dras utifrån detta försök vare sig om hur substratets kvalitet eller mikrobiell fysiologisk status inverkar på temperaturresponser. Det behövs mer forskning inom området för att kunna fastställa hur organiskt material i olika stadier av nedbrytning kommer att reagera vid ett varmare klimat. Även den mikrobiella fysiologiska statusens inverkan på temperaturresponser behöver utredas ytterligare.

## 7. Referenser

- Alexandersson, H., Karlström, C. och Larsson-McCann, S. 1991. Temperaturen och nederbörden i Sverige 1961–90: Referensnormaler. Sveriges Meteorologiska och Hydrologiska Institut.
- Batjes, N.H. 1996. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European journal of soil science* 47: 151-163.
- Berg, B. 1999. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22.
- Berg, B., Johansson, M. -B. och Meentemeyer, V. 2000. Litter decomposition in a transect of Norway spruce forests: substrate quality and climate control. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1136-1147.
- Berg, B. och Laskowski, R. 2006. *Litter Decomposition: A guide to carbon and nutrient turnover*. Elsevier Academic Press, USA.
- Berg, B., Wessén, B. och Ekbohm, G. 1982. Nitrogen Level and Decomposition in Scots Pine Needle Litter. *Oikos* 38: 291-296.
- Bosatta, E. och Ågren, G. I. 1999. Soil organic matter quality interpreted thermodynamically. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1889-1891.
- Brady, N. C. och Weil, R. R. 2002. *The Nature and Properties of Soils*. Thirteenth edition, Von Hoffman Press, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- Conant, R. T., Steinweg, J. M., Haddix, M. L., Paul, E. A., Plante, A. F. och Six, J. 2008. Experimental warming shows that decomposition temperature sensitivity increases with soil organic matter recalcitrance. *Ecology* 89(9): 2384-2391.
- Conen F., Leifeld J., Seth B. och Alewell, C. 2006. Warming mineralises young and old soil carbon equally. *Biogeosciences* 3: 515-519.
- Cox, P. M., Betts, R. A., Jones, C. D., Spall, S. A. och Totterdell, I. J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184-187.
- Davidson, E. A., Janssens, I. A. och Luo, Y. 2006. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond  $Q_{10}$ . *Global Change Biology* 12: 154-164.
- Davidson, E. A. och Janssens, I. A. 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440: 165-173
- Essington, M. E. 2004. *Soil and water chemistry – An Integrative Approach*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Fang, C., Smith, P., Moncrieff, J. B. och Smith, J. U. 2005. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature* 433: 57-59.

- Feng, X. och Simpson, M. J. 2008. Temperature responses of individual soil organic matter components. *Journal of Geophysical Research* 113.
- Fierer, N., Craine, J. M., McLauchlan, K. och Schimel, J. P. 2005. Litter Quality and the Temperature Sensitivity of Decomposition. *Ecology* 86(2): 320-326.
- Giardina, C. P. och Ryan, M. G. 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* 404: 858-861.
- Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T. och Andrews, J. A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48: 115-146.
- Hartley, I. P. och Ineson, P. 2008. Substrate quality and the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Soil Biology Biochemistry* 40: 1567- 1574.
- Heimann, M. och Reichstein, M. 2008. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature* 451: 289-292.
- Hoyle, F. C. och Murphy, D. V. 2007. Microbial response to the addition of soluble organic substrates. *Australian Journal of Soil Research* 45: 559-567.
- Ilstedt, U., Nordgren, A. och Malmer, A. 2000. Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical acrisols and a boreal mor layer. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1591-1599.
- Kirschbaum, M. U. F. 2000. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming. *Biogeochemistry* 48: 21-51.
- Knorr, W., Prentice, I. C. och Holland, E. A. 2005. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature* 433: 298-301.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A. och Martin, S. 1993. A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25(2): 130-150.
- Liski, J., Ilvesniemi, H., Mäkelä, A. och Westman, C. J. 1999. CO<sub>2</sub> Emissions from Soil in Response to Climatic Warming Are Overestimated: The Decomposition of Old Soil Organic Matter Is Tolerant of Temperature. *Ambio* 28: 171-174.
- Lützow von, M. och Kögel-Knabner, I. 2009. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition - what do we know? *Biology and Fertility of Soils* 46: 1-15.
- Moore, T. R., Bubier, J. L. och Bledzki, L. 2007. Litter Decomposition in Temperate Peatland Ecosystems: The Effect of Substrate and Site. *Ecosystems* 10: 949-963.
- Nordgren, A. 1988. Apparatus for the continuous long-term monitoring of soil respiration rate in large numbers of samples. *Soil Biology and Biochemistry* 20(6): 955-958.

Paul, E.A. (Red.). 2007. Soil microbiology, ecology and biochemistry. Third edition, Academic Press, Oxford, UK.

Seager, S. L. och Slabaugh, M. R. 2005. Organic and Biochemistry for Today. Fifth edition, Thomson Learning, Inc., Belmont, California, USA.

Steinweg, J. M., Plante, A. F., Conant, R. T., Paul, E. A. och Tanaka, D. L. 2008. Patterns of substrate utilization during long-term incubations at different temperatures. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2722-2728.

Watson, R. T., Noble, I. R., Bolin, B., Ravindranath, N. H., Verardo, D. J. och Dokken, D. J. (Red.). 2000. IPCC - Land Use, Land-Use Change and Forestry. Cambridge University Press, UK.

Öqvist, M. G. och Laudon, H. 2008. Winter soil frost conditions in boreal forests control growing season soil CO<sub>2</sub> concentration and its atmospheric exchange. *Global Change Biology* 14: 2839-2847.



## SENASTE UTGIVNA NUMMER

- 2010:15 Författare: Therése Knutsson  
Optimering vid nyttjande av röntgenutrustning hos Moelven Valåsen AB
- 2010:16 Författare: Emil Strömberg  
Angrepp av snytbagge och svart granbastborre i Norrland. Skadeläget på SCA's marker en vegetationsperiod efter plantering
- 2010:17 Författare: Emilie Westman  
Growth response of eucalyptus hybrid clone when planted in agroforestry systems. An approach to mitigate social land conflicts and sustain rural livelihood
- 2010:18 Författare: Victoria Forsmark  
Räcker det med en röjning i tallbestånd i norra Sverige?
- 2010:19 Författare: Kevin Oliver Del Rey Morris  
Comparison of growth, basal area and survival rates in ten exotic and native species in Northern Sweden
- 2010:20 Författare: Viveca Luc  
Effects of ten year old enrichment plantings in a secondary dipterocarp rainforest. A case study of stem and species distribution in Sabah, Malaysia
- 2010:21 Författare: Gustav Mellgren  
Ekens inspridning och tidiga tillväxt på bränd mark. Etablering inom 1999 års brandfält i Tyresta nationalpark
- 2010:22 Författare: Paulina Enoksson  
Naturliga skogsbränder i Sverige. – Spatiala mönster och samband med markens uttorkning
- 2010:23 Författare: Álvaro Valle Millán  
The effect of forest cover for the dynamics of a snowpack. Linking snow water equivalents, meltwater contributions and evaporative loss
- 2010:24 Författare: Jenny Lindman  
Evaluation of an ectomycorrhizal macrofungi as an indicator species of high conservation value pine-heath forests in northern Sweden
- 2010:25 Författare: Johan Lundbäck  
Stamtillväxt, biomassaproduktion och koldioxidbindning I Norrbotten efter gödsling med mineralnäring och bionäring I tallskog
- 2010:26 Författare: Emil Modig  
Skador på kvarvarande bestånd vid mekaniserad blädning
- 2010:27 Författare: Steffen Lackmann  
Carbon storage and forest fire influences in tropical rainforests – an example from a REDD project in Guatemala
- 
- 2011:1 Författare: Elin Brink  
Kan naturvärdesträd med törskate vara en livsmiljö för rödlistade insekter?
- 2011:2 Författare: John Halvarsson  
Varglav (*Letharia vulpina*) – en skogshistorisk analys vid Grundagssåtern i Norra Dalarna
- 2011:3 Författare: Martin Ahlström  
Bielite. En utvärdering av alternativa skötselmetoder i fjällnära granskog – struktur, inväxning och volymtillväxt

Hela förteckningen på utgivna nummer hittar du på [www.seksko.slu.se](http://www.seksko.slu.se)