

Hur en ökad marktemperatur påverkar fotosyntes och markrespiration i en boreal skog

*How increased soil temperature affects photosynthesis and
soil respiration in a boreal forest*

Hanna André & Agnes Bondesson



Kandidatuppsats i miljövetenskap
Kandidatprogrammet Biologi och miljövetenskap

Examensarbeten, Institutionen för mark och miljö, SLU
2014:12

Uppsala 2014

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap
Institutionen för mark och miljö

Hanna André & Agnes Bondesson

Hur en ökad marktemperatur påverkar fotosyntes och markrespiration i en boreal skog
How increased soil temperature affects photosynthesis and soil respiration in a boreal forest

Handledare: Monika Strömgren, institutionen för mark och miljö, SLU
Biträdande handledare: Bjarni. D. Sigurdsson, Agricultural University of Iceland & Brynhildur Bjarnardóttir, University of Akureyri
Examinator: Michael Freeman, institutionen för ekologi, SLU

EX0688, Självständigt arbete i miljövetenskap – kandidatarbete, 15 hp, Grundnivå, G2E
Kandidatprogrammet Biologi och miljövetenskap 180 hp

Serienamn: Examensarbeten, Institutionen för mark och miljö, SLU
2014:12

Uppsala 2014

Nyckelord: klimatförändringar, växthuseffekten, boreal skog, fotosyntes, markrespiration, koldioxid, marktemperatur

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

Omslag: Försöksskog i området Reykir, södra Island. Foto Agnes Bondesson, 2014.

Abstract

During the year of 2008, a powerful earthquake hit the southern part of Iceland, which changed the geothermal conditions in the area around the city of Hveragerdi. Elevated soil temperatures in a nearby forest plantation have contributed to a unique opportunity for researchers to study how an increased soil temperature affects the boreal forest ecosystem, something that partly can be connected to the climate changes which are happening today. The boreal forest is representing a carbon sink and a buffer for the emissions that occurs. Changes in this ecosystem will for that reason contribute to major impact for the global carbon cycle. To study the impact of how elevated soil temperatures affects different processes in a plantation of Sitka spruce, studies were made on the photosynthesis of the trees and the respiration from the soil. One aim of the studies was to get indications for how the boreal forest ecosystem may look like in the future and how its role as a carbon sink will change. The soil respiration and the photosynthesis of the trees were measured at different temperature levels in the soil. According to the results, the ability to capture carbon dioxide in the trees increased up to +3°C, of which it thereafter decreased. On the other hand, in the soil ecosystem an increase in respiration was measured as a response of elevated temperature. In total, the soil ecosystem constituted a source of carbon dioxide.

Conclusions from the measurements of photosynthesis and soil respiration indicated that the boreal forest probably will continue as a sink in the future, depending though on how big the increase in soil temperature will be. If our results can be generalized for what will happen when soil temperature increases in the boreal forest, it will strongly depend on how big the increase in average temperature will be. This will determine if the boreal forest in the future will continue to be a carbon sink or not. The role of the boreal forest as a carbon sink can therefore affect the global climate changes in a negative way at an increased soil temperature. The concentration of carbon dioxide will then increase even faster in the atmosphere.

Sammanfattning

Under våren 2008 drabbades södra Island av en kraftig jordbävning som förändrade de geotermiska förhållandena i området kring staden Hveragerdi. Förhöjda marktemperaturer i en närbelägen skogsplantering har bidragit till ett unikt tillfälle för forskare att studera hur ökad marktemperatur påverkar den boreala skogens ekosystem, något som delvis kan kopplas till dagens klimatförändringar. Den boreala skogen utgör idag en kolsänka och bidrar därför till en buffert för de koldioxidutsläpp som sker. En förändring i dess ekosystem skulle få stora konsekvenser för den globala kolcykeln. För att studera hur höjda marktemperaturer påverkar olika processer genomfördes studier av trädens fotosyntes och skogsmarkens respiration i undersökningsområdet. Ett syfte med undersökningen var att ta fram indikationer för hur den boreala skogens ekosystem kan se ut i framtiden och hur dess roll som kolsänka kan förändras. Markrespirationen och trädens fotosyntes mättes vid olika förhöjda temperaturnivåer i marken. Enligt de resultat som tagits fram ökade trädens förmåga att binda in koldioxid upp till $+3^{\circ}\text{C}$, varpå den därefter minskade. I markens ekosystem syntes däremot en tydlig ökning i respiration till följd av höjd marktemperatur. Totalt sett utgjorde markens ekosystem en källa till koldioxid. Genom att dra slutsatser utifrån resultaten från de genomförda fotosyntes-, och respirationsmätningarna kunde det konstateras att planteringen av Sitkagran troligtvis utgjorde en svagare kolsänka vid en temperaturökning på mer än $+3^{\circ}\text{C}$. Om resultaten från detta försök kan generaliseras för den boreala skogen i ett varmare klimat, beror förändringen på hur kraftig ökningen i temperatur blir. Detta avgör i sin tur om skogen fortsätter att utgöra en sänka eller ej. Den boreala skogens viktiga roll som kolsänka kan därigenom minska, något som då skulle påverka de globala klimatförändringarna negativt. Koldioxidhalten skulle då öka ännu snabbare i atmosfären.

Innehållsförteckning

Förord	1
Teckenförklaring	2
1. Introduktion	3
1.1 Klimatet och Växthuseffekten.....	3
1.1.1 Växthuseffekten.....	3
1.1.2 Påverkan på jordklotet	4
1.1.3 Boreal skog och dess roll	4
1.1.4 Konsekvenser på boreal skog i ett varmare klimat	5
1.2.1 Fotosyntes och respiration	6
1.2.2 Faktorer som påverkar fotosyntesen.....	6
1.3 Markens kolbalans	8
1.3.1 Markorganismer.....	8
1.3.2 Markens respiration	8
1.3.3 Faktorer som påverkar markrespirationen	9
1.4 Frågeställning och hypoteser	10
2. Material och Metod.....	12
2.1 Beskrivning av området.....	12
2.2 Tillväxt hos Sitkagran	15
2.3 Utbyte av koldioxid i mark.....	17
2.4 Mätningar av marktemperatur	18
2.5 Dataanalys och statistik	18
2.5.1 Fotosyntes och tillväxt.....	18
2.5.2 Markrespiration	19
3. Resultat.....	20
3.1 Mätningar av marktemperatur	20
3.2 Gasutbyte hos träd	20
3.2.1 Mätningar på stomatakonduktans	20
3.2.2 A/Ci kurvor	22
3.2.3 Barrmorfologi och fotosyntes	25
3.3 Trädttillväxt och knoppsprickning vid olika marktemperaturer	26
3.3.1 Dendrometer	26
3.3.2 Knoppsprickning.....	28
3.4 Skogsmarkens kolbalans	29
3.4.1 Skogsmarkens nettoflöde av CO ₂ (NEE _m).....	29
3.4.2 Markrespiration (R _s) och totala respirationen från mark och markvegetation (R _e).....	30

3.4.3 Primärproduktion av markvegetation (GPP_m).....	31
3.4.4 Miljöfaktorer och täckning av markvegetation.....	32
3.4.5 Temperaturresponser i R_s	35
3.5 Jämförelse mellan tillväxt och nettoflöde av CO_2 i mark.....	37
4. Diskussion	37
4. 1 Fotosyntes	37
4.1.1 Påverkade ökad markvärme granens vintervila och fenologi?.....	37
4.1.2 Hur påverkar en ökad marktemperatur fotosyntesens kapacitet?	38
4.1.3 Hur påverkar en ökad marktemperatur trädttillväxten?	39
4.1.4 Hur påverkar en ökad marktemperatur barrens morfologi?	41
4.2 Markrespiration	41
4.2.1 Hur påverkade en ökad marktemperatur markrespirationen?.....	41
4.2.2 Vad kan orsaka ändrad temperaturrespons hos markrespiration?.....	43
4.2.3 Hur påverkas nettoflödet av CO_2 i marken (NEE_m) vid höjd marktemperatur? ..	44
4.2.4 Vilken påverkan har markvegetationen på markens kolbalans?	44
4.2.5 Möjliga problem i markrespirationsmätningarna	45
4.3 Skogens kolbalans	45
4.3.1 Vad var den förväntade nettoeffekten på skogens kolbalans?	45
4.3.2 Kan markuppvärmning jämföras med vad som händer i ekosystem vid klimatförändring?.....	47
4.4 Slutsatser	48
Litteraturlista	49

Förord

De geotermiska förändringarna som uppkom i marken i samband med jordbävningen på södra Island 2008 ägde rum i närheten av det isländska lantbruksuniversitetet i Hveragerdi. För att ta vara på de unika förutsättningarna för forskning som uppkom, grundades projektet ForHot (ForHot, 2014). Många internationella universitet och myndigheter deltar i studier om bland annat hur en förändrad marktemperatur påverkar processer i olika ekosystem. Då temperaturen varierar från + 0°C till + 53°C i området kan undersökningar relateras till ett förändrat klimat och därmed en höjd global medeltemperatur (Sigurdsson, 2012). De mätinstrument som använts i undersökningen lånades ut av ForHot och det isländska lantbruksuniversitetet.

Vi skulle vilja tacka vår examinator Michael Freeman. Vi vill även tacka vår handledare i Sverige, Monika Strömgren samt Bjarni. D. Sigurdsson och Brynhildur Bjarnadóttir för allt stöd de gett oss under vår vistelse på Island.

Kandidatuppsatsen har fördelats på en del om träden (Agnes Bondesson) och en del om marken (Hanna André). Det praktiska arbetet har fördelats på samma sätt men genomsyrats av ett gott samarbete. I rapporten är vissa delar gemensamma och andra mer fokuserade på skog respektive mark och har då skrivits självständigt.

Teckenförklaring

α – Förmåga att ta upp koldioxid (<i>Carboxylation efficiency</i>)	$\text{mol m}^{-2} \text{blad s}^{-1}$
Θ – Konvexitet	
A – Fotosyntes (<i>Photosynthesis rate</i>)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
A_{max} – Maximal fotosyntes	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
A_{sat} – Ljumsättad fotosyntes	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
CI – CO ₂ -koncentrationen i blad	ppm ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
CO _{2 comp} – CO ₂ -koncentration i blad där fotosyntes är 0.	ppm
CO _{2 sat} – CO ₂ -koncentration i blad vid CO ₂ -mättnad	ppm
Evap. – Transpiration	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
GPP _m – Tot. intag av CO ₂ till markveg (<i>Gross Primary Production</i>)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Grundyta – Total stamarea per hektar i brösthöjd (1.3m)	$\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$
GS – Stomatakonduktans	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
NEE _m – Nettoflöde av CO ₂ i mark (<i>Netto Ecosystem Exchange</i>)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
PAR – Photosyntetically Active Radiation	$\mu\text{mol E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Ra – Respiration från levande rötter och/eller markvegetation	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Re – Total markrespiration (Rh + Ra från rötter samt markveg.)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
R _{day} – Respiration från träden under ljusa förhållanden	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Rh – Respiration från nedbrytning i marken	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Rs – Respiration från mark (Rh + Ra från rötter)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
SLA – Specifik bladyta (<i>Specific leaf area</i>)	$\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$
TC – Temperatur i kammare	°C
TL – Temperatur i blad	°C
Ts – Temperatur i marken	°C
WUE – Water use efficiency	$\mu\text{mol mmol}^{-1}$

1. Introduktion

1.1 Klimatet och Växthuseffekten

Naturliga fluktuationer i klimatet har alltid skett, där koncentrationen av växthusgaser har varierat. Istider har kommit och gått, likaså perioder med varmare klimat. Mellan klimatet och atmosfärens koncentration av växthusgaser finns en korrelation, där en ökad temperatur sammanfaller med en hög koncentration av växthusgaser och vice versa (Bernes, 2007). Till exempel har kvartärperioden, som fortfarande pågår idag, upplevt ett flertal kortare perioder med nedisning till följd av framförallt ändrad ljusinstrålning. Koncentrationerna av växthusgaser har följt dessa fluktuationer mellan istider och interglacialer och förstärkt dess effekter (Bernes, 2007). Sedan slutet av 1800-talet då industrialiseringen ökade kraftigt har halterna av växthusgaser visat en starkt uppåtgående trend (Reece, et al., 2011). Detta beror framförallt på en ökad förbränning av fossila bränslen (IPCC, 2013). Även avskogning i främst tropikerna för beredning av jordbruksmark är av stor betydelse. Vid avskogning frigörs en stor del av det kolförråd som varit bundet i vegetation och mark till atmosfären. De jordbruksgrödor samt betesmark som planteras i dess ställe tar upp mindre koldioxid i jämförelse med den ursprungliga skogen (Bernes, 2007). Från 1750-talet har koncentrationen av koldioxid ökat med 40 %, från 278 ppm till ungefär 390 ppm år 2011. Den ökade koncentrationen av växthusgaser kan på sikt leda till en varmare medeltemperatur (IPCC, 2013). För att försöka förstå hur ett förändrat klimat kan komma att påverka människans levnadsvillkor i framtiden finns idag forskning kring hur ökad lufttemperatur påverkar mark och vegetation, till exempel Sigurdsson, et al. (2013).

1.1.1 Växthuseffekten

Atmosfären omsluter jordytan och är uppbyggd av olika gaser. Den domineras av kvävgas (N_2) och syrgas (O_2) men kompletteras av ett flertal andra föreningar, bland annat växthusgaser. De främsta växthusgaserna är vattenånga (H_2O), koldioxid (CO_2), metan (CH_4), lustgas (N_2O) och ozon (O_3) (Bernes, 2007). Utan dessa i atmosfären skulle jordklotets medeltemperatur vara $-18^\circ C$ och få organismer skulle kunna överleva (Reece, et al., 2011).

Solen sänder ut kortvågig strålning som passerar genom atmosfären och når jordytan (Ågren & Andersson, 2012). Där omvandlas den kortvågiga strålningen till så kallad infraröd värmestrålning (IR), en typ av strålning med längre våglängder (Botkin & Keller, 2003). Växthusgaserna är uppbyggda genom att molekylernas olika laddningar har möjlighet att ändra tyngdpunkt och därigenom kunna fånga upp den värmestrålning som sänds ut från jordytan. På detta sätt kan växthusmolekylerna uppnå ett mer energirikt tillstånd (Bernes, 2007). Den överskottsenergi som bildas hos molekylerna sänds ut som strålning igen eller förvandlas till rörelseenergi. Strålningen bidrar på detta sätt till en ökad temperatur i atmosfären. Ju mer molekylerna rör sig, desto högre blir temperaturen (Bernes, 2007). Skillnaden mellan den inkommande och utgående solenergin vid tropopausen kallas strålningsdrivning och kan orsakas av exempelvis förändrade koncentrationer i växthusgaser

(IPCC, 2007). Mellan 2005 och 2011 ökade strålningsdrivningen med 7.5 %, där koldioxid stod för 80 % av ökningen (IPCC, 2013). Koldioxid absorberar effektivt den utåtgående värmestrålningen från jorden och har näst intill en oändlig livslängd om den stannar kvar i atmosfären (Bernes, 2007). Förbränning av fossila bränslen och cementtillverkning har bidragit till en ökning av koldioxidkoncentrationen med 3 % per år mellan 1999 till 2005 (IPCC, 2007).

1.1.2 Påverkan på jordklotet

De ökande koncentrationerna av växthusgaser i atmosfären beräknas med stor sannolikhet öka jordens medeltemperatur med 0.3 till 4.8°C det närmsta seklet beroende på olika scenarion. Som konsekvens av detta kan många av de globala systemen rubbas. Bland annat kan havsnivåerna komma att stiga samt glaciärer och isar försvinna (IPCC, 2013). De globala havsströmmarna som transporterar värme i stora delar av världen påverkas även de kraftigt av ett varmare klimat, vilket kan leda till att de dämpas eller avstannar till följd av förändrad salthalt och temperatur (Hassol, 2004). Vattenreservoarer som förser miljontals människor med liv riskerar att sina, likaså hotas många floder att bli otjänliga eller försvinna. Jordbruks- och betesmarker kan komma att bli obrukbara. Även de områden på jordklotet som idag innehåller permafrost börjar vid högre medeltemperatur att tina, vilket resulterar i att avsevärda mängder metan kan komma att frigöras (Rockström, et al., 2009). Ifall utsläppen upphör helt skulle temperaturen ändå stiga på grund av växthusgasernas (och då framförallt koldioxidens) varaktighet i atmosfären samt havens långsamma uppvärmning (Bernes, 2007). Rockström, et al. (2009) har identifierat en gräns för koldioxidkoncentrationen vid 350 ppm där klimatets beteende kan förutspås. Om denna tröskel överskrids kan icke linjära utvecklingar inträffa av jordens system, vilka kan vara svåra att återställa.

1.1.3 Boreal skog och dess roll

Den boreala skogen sträcker sig över flertalet kontinenter mellan breddgraderna 50° och 70° N och inkluderar bland annat de nordiska länderna. Det är ett område som definieras av kalla vintrar, milda somrar och ofta ett klimat med lite nederbörd. Det nordliga utbredningsområdet med dess specifika förutsättningar har utvecklat arter som har anpassat sina resurser till det klimat som råder. De trädarter som existerar i dessa skogar har god förmåga att ta tillvara på det diffusa ljus som utgör en stor del av instrålningen som råder kring dessa breddgrader (Chapin III, et al., 2002). Den stora mängd organiskt material som finns i boreala skogar bidrar till ett högt kolförråd i mark och vegetation. Den boreala skogen fungerar idag även som en kolsänka (Hyvönen, et al., 2007). Av kolet som är bundet i jordens skogar finns ungefär hälften i boreala sådana. Av denna mängd kol finns ungefär 80 % lagrad i marken (Dixon, et al., 1994, hämtad från Mahli, et al., 1999).

Genom sin funktion som kolsänka utgör skogen en viktig ekosystemtjänst som förutom syre från fotosyntesen bidrar med virke och energi. I boreala skogar har kolsänkan de senaste åren blivit större (Bernes, 2007). Detta kan bero på att ett större kvävenedfall samt att en högre koncentration koldioxid i atmosfären gynnar fotosyntesen (Ågren & Andersson, 2012). Även den boreala skogsmarken utgör en sänka då föroreningar som bryts ned i stor utsträckning ackumuleras i marken. Nedbrytningen spelar även en stor roll för utsläppet av koldioxid, då

gasen frigörs och avgår till atmosfären via respiration (Eriksson, et al., 2011). På grund av de processer som sker naturligt under fotosyntes och respiration varierar koldioxidhalten i atmosfären under året (IPCC, 2013).

Skog i allmänhet räknas som en förnyelsebar energikälla, vilket innebär att den koldioxid som släpps ut vid förbränning binds in igen då lika mycket skog planteras i dess ställe. Den förbränning som sker utan likvärdig återplantering resulterar istället i en kolkälla som leder till en ökad koncentration av koldioxid i atmosfären, något som idag påverkar den globala kolbalansen (Bernes, 2007).

1.1.4 Konsekvenser på boreal skog i ett varmare klimat

En ökad tillväxt i de boreala skogarna kan bidra till att mer koldioxid binds in från atmosfären (Chapin III, et al., 2002), vilket förstärker de boreala skogarnas roll som kolsänka. En höjd marktemperatur i barrskogszonen kan även leda till ökad produktivitet, bland annat genom att skogens tillväxt kan påbörjas tidigare på våren och avslutas senare på hösten (Strömgren & Linder, 2002). Vegetationen och dess tillväxt påverkas också positivt av en större kväve mineralisering tack vare en ökad temperatur (Ågren & Andersson, 2012). Kväve är idag en begränsande faktor i boreala skogar där en betydande andel är bundet i svårnedbrytbart material (Hyvönen, et al., 2007).

Markaktiviteten och respirationen kan acklimatiseras vid höjd marktemperatur, vilket också tyder på att skogen kommer bli en starkare kolsänka i framtiden (Chapin III, et al., 2002). Resultat från ett markvärmeförsök i en svensk granskog visade att markrespirationen på längre sikt inte påverkades, troligen eftersom rötter och mikroorganismer anpassar sig till den nya temperaturen (Strömgren, 2001). På lång sikt kan istället en ökad fotosyntes kompensera läckaget av koldioxid (Chapin III, et al., 2002). Andra studier (Hyvönen, et al., 2007) motsäger däremot skogens framtida roll som kolsänka då en ökad marktemperatur gynnar organismernas aktivitet och därigenom markrespirationen.

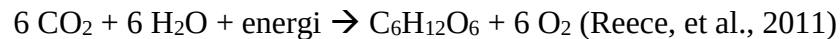
En ökad medeltemperatur kan leda till problem för de växter som är anpassade till det klimat som råder idag. Träden i den boreala skogen kan få problem med överlevnad och förnygring då dess vintervila störs av mildare vintrar. De är frosthärdiga växter som tål kyliga klimat. Frosthärdigheten förutsätter dock den invintring som sker under vinterhalvåret. Vid mildare vintrar försämras invintringen och de skott och unga träd som ska tillväxa på våren blir då mer frostkänsliga, vilket kan leda till problem med förnygring i bestånden (Bernes, 2007). Ett annat problem är den vattenbrist som kan råda under varmare klimat. Det kan resultera i begränsad produktivitet i delar av de nordliga boreala skogarna, områden där det normalt inte råder sådana begränsningar (Bergh, et al., 2003). De boreala skogarna kommer sannolikt även påverkas av ett varmare klimat genom bland annat torka samt ökad risk för andra störningar såsom brand och insektsangrepp (Hassol, 2004).

1.2 Vegetationens kolbalans

1.2.1 Fotosyntes och respiration

Fotosyntesen hos växter är en förutsättning för liv på jorden. Den process som sker i växtens celler skapar syre och kolhydrater till levande organismer (Ågren & Andersson, 2012).

Genom fotosyntesen binds koldioxid in från atmosfären och växterna bildar därigenom en kolsänka. Av det kol som binds in bildas bland annat material för uppbyggnad, tillväxt och förökning (Reece, et al., 2011).



Ljusreaktionen är den första processen i fotosyntesen och sker i kloroplastens tylakoider. Den omvandlar inkommande solenergi till kemisk energi med hjälp av vattenmolekyler.

Molekylerna delas och syre avges som en biprodukt (Chapin III, et al., 2011). I Calvincykeln överförs sedan den kemiska energin från ljusreaktionen samtidigt som koldioxid fixeras från atmosfären till kloroplasterna i växtcellen. Genom att tillsätta elektroner reduceras det fixerade kolet till kolhydrater med hjälp av den kemiska energin från ljusreaktionen (Reece, et al., 2011). Samtidigt som fotosyntesen pågår i växtens celler sker även en fotorespiration, vilket gör att mellan 20-40% av det kol som fotosyntesen binder in direkt avges till atmosfären igen. I processen för fotorespiration används syre och koldioxid bildas som slutprodukt. Detta sker framförallt då koncentrationen av CO₂-molekyler är otillräckligt i växtens celler. Förutom den fotorespiration som sker i trädens barr under ljusa förhållanden, sker även underhållsrespiration och en viss tillväxtrespiration i alla delar av växten, något som inte är direkt beroende av ljuset. Dessa varianter av respiration påverkar nettofotosyntesen negativt då mycket av den koldioxid som binds in via fotosyntesen avges igen (Chapin III, et al., 2011).

De tre dominerande pigmenten, klorofyll A och B samt karotenoider, är specialiserade på att absorbera våglängder inom ett specifikt område av det synliga spektrumet. Det gör att växter är olika bra på att absorbera ljus av viss våglängd, beroende på vilket pigment som dominerar (Reece, et al., 2011).

1.2.2 Faktorer som påverkar fotosyntesen

Ett antal faktorer är av avgörande betydelse för att fotosyntesen ska fungera (Ågren & Andersson, 2012). Växter reglerar koldioxidupptag och förlust av vattenånga genom att ändra storleken på stomata. Dessa påverkar i sin tur konduktansen, vilket är ledningsförmågan av vattenånga och koldioxid genom stomata (Chapin III, et al., 2002).

Konduktansen i stomata stiger vid hög solinstrålning, då behovet av koldioxid ökar till följd av en tilltagande fotosyntes (Chapin III, et al., 2011). En högre förlust av vattenånga sker samtidigt från stomata, så kallad transpiration. Växter använder även regleringen av stomata för att sänka temperaturen i cellerna genom att avge vattenånga (Chapin III, et al., 2011). Vid låg solinstrålning är inte behovet av koldioxid lika stort och stomata minskar då öppningen för att dämpa förlusten av vattenånga. Transpirationen sker genom att atmosfärens vattenpotential

är lägre än växtens och vattenånga kan därigenom utgå till omgivande luft (Fitter & Hay, 2002). Vattenmolekylerna som avdunstar från stomata är betydligt mindre än de koldioxidmolekyler som kommer in. Effekten i förlust av vattenånga blir därför proportionerligt större än för koldioxid när stomata regleras.

En annan faktor som styr fotosyntesen är temperaturen. Vid låga temperaturer är enzymaktiviteten hämmad i fotosyntesen, då energi krävs för att denna aktivitet ska kunna fortgå. Vid höga temperaturer sker en minskning i nettofotosyntes till följd av en ökad respiration (Chapin III, et al., 2002). Ett av de viktigaste enzymen i fotosyntesen är Rubisco, det enzym som binder in koldioxid från atmosfären till Calvin-cykeln. Rubisco är bland annat uppbyggt av kväve och hämmas därigenom vid låg kvävetillgång. Likaså hämmas produktionen vid låga temperaturer (Reece, et al., 2011).

Kväve krävs för uppbyggnad av enzymer involverade i fotosyntesen. Vid begränsningar av ämnet reduceras den fotosynteskapacitet som växten har. Växter med hög kvävekoncentration i bladen har en högre kapacitet att utföra fotosyntesen, vilket dock medför en stor vattenförlust då en betydande mängd vatten snabbt avges från stomata i samband med att koldioxid tas upp. Barrträd lever ofta i kvävefattiga områden, med en långsam tillväxt till följd av låg fotosyntes. Träden har då större möjlighet att förvara vatten då stomata inte orsakar stora vattenförluster, något som är en fördel under förhållanden med liten tillgång (Chapin III, et al., 2011).

Växten avger rotexudat i rotzonen, vilket bland annat stimulerar markaktiviteten (Lavelle & Spain, 2005). Med en ökad mängd tillgängliga näringsämnen har växten möjlighet att genom fotosyntesen producera mer kolhydrater, varav ytterligare mängd socker kan exoderas (Reece, et al., 2011). En tidigare påbörjad markaktivitet gör att näringsämnen finns tillgängliga för växterna vid ett tidigare stadium än normalt (Eriksson, et al., 2011). Träden har då möjlighet att påbörja tillväxten tidigare på våren och vara aktiva längre in på sensommaren (Strömberg, 2001).

Hög solinstrålning tillsammans med höga temperaturer och lite nederbörd kan leda till vattenstress hos växter. Vattentillgången är en förutsättning för en fungerande tillväxt (Chapin III, et al., 2002). Transporten från marken sker i xylemet genom att tryckskillnader uppstår (Eckersten, et al., 2004). En tryckpotentialsskillnad bildas i barren och undertrycket skapar möjligheten att transportera nytt vatten till stam och krona utan att kemisk energi krävs (Reece, et al., 2011). Vid torka eller tjäle i marken finns dock risk för begränsning i fotosyntesen, något som ofta sker på vårvintern då marken inte har hunnit värmas upp och tjäle finns kvar (Eckersten, et al., 2004). Vid tjäle i marken är vattnet fruset och otillgängligt för växten att ta upp då det är hårt bundet (Lavelle & Spain, 2005).

1.3 Markens kolbalans

1.3.1 Markorganismer

Markorganismer benämns som motorn i marken. Trots att de utgör en mycket liten del av biomassan i marken spelar deras arbete en viktig roll för bland annat kolförrådet och nedbrytningen av organiskt material till tillgängliga näringsämnen. Vid nedbrytningsprocessen använder mikroorganismer kolet från det organiska materialet till uppbyggnad och respiration (Eriksson, et al., 2011). Svampar och bakterier är två exempel på organismer som bryter ned organiskt material för att utnyttja kolet som energikälla. Förutom kolet behöver organismerna näringsämnen, exempelvis kväve och fosfor (Ågren & Andersson, 2012). Den variation av arter som finns bidrar med att nästan allt organiskt material kan brytas ned och den biologiska mångfalden utgör dessutom en säkerhet vid eventuella miljöförändringar (Eriksson, et al., 2011). Mikroorganismerna interagerar med markfaunan som sönderdelar föroreningar. När den totala ytan på substratet ökar blir det lättare för vidare nedbrytning (Chapin III, et al., 2011).

1.3.2 Markens respiration

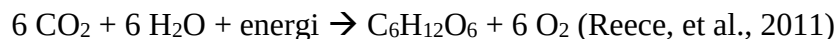
Cirkulationen av kol mellan atmosfären, havet och jorden är en ständigt pågående process. I boreala skogar finns ett stort kolförråd där dubbelt så mycket finns bundet i marken som i träden (Lavelle & Spain, 2005). I marken finns kol i det översta lagret främst i form av föroreningar och dött organiskt material (Eriksson, et al., 2011). Geografiskt sett är mängden kol i marken varierande beroende på exempelvis miljö, mineraler, ekosystem och hur marken brukas (Lavelle & Spain, 2005). I kolets kretslopp utgör respirationen från vegetation och mark en viktig del då stora mängder koldioxid släpps ut i atmosfären via processen. Dessa utsläpp av koldioxid är globalt sett fjorton gånger större än de antropogena utsläppen från förbränning av fossila bränslen samt förändring av markanvändning (Cain, et al., 2011). Samtidigt sker ett upptag av koldioxid genom fotosyntes i vegetationen (Chapin III, et al., 2011).

I den totala markrespirationen (R_e) ingår heterotrof respiration (R_h) samt autotrof respiration (R_a) (Eriksson, et al., 2011).



Nedbrytningen utgör en viktig roll för växtligheten då näringsämnen blir tillgängliga (Ågren & Andersson, 2012). Under processen frigörs oorganiska mineralämnen som tidigare funnits bundet i organisk form (Lavelle & Spain, 2005). Mikroorganismerna oxiderar kolet i substratet till koldioxid i den heterotrofa respirationen (R_h). Kolet i det organiska materialet används som energikälla hos mikroorganismerna (Eriksson, et al., 2011) som även kallas heterotrofa organismer. Heterotrofa organismer är helt beroende av organiskt substrat till skillnad mot de autotrofa organismerna (Sadava, et al., 2011). Markrespirationens andra del, autotrof respiration (R_a), sker i markens vegetation samtidigt som koldioxid binds in via fotosyntesen (Chapin III, et al., 2011). Även rötterna i marken bidrar till autotrof respiration (Lavelle & Spain, 2005).

Två begrepp som ofta används i samband med kolbalansen i markekosystemet är totalt intag av CO₂ i markvegetation (GPP_m) och nettoflöde av CO₂ i mark (NEE_m). GPP_m syftar till den totala fotosyntesen som sker i hela markens ekosystem (Ågren & Andersson, 2012) och det kol som därmed binds in via fotosyntes (Chapin III, et al., 2011).



NEE_m beskriver flödet av koldioxid i ekosystemet, vilket innebär skillnaden mellan den koldioxid som binds in via fotosyntesen och den avgivna koldioxiden via all respiration från markens ekosystem (Ågren & Andersson, 2012). Då begreppet NEE_m i denna undersökning syftar på koldioxidflöde till och från atmosfären, innebär ett positivt värde hos NEE_m ett flöde till atmosfären, alltså ett större utsläpp (högre Re än GPP_m) och ett negativt värde ett flöde från atmosfären, ett större koldioxidintag (högre GPP_m än Re) (Chapin III, et al., 2011).

1.3.3 Faktorer som påverkar markrespirationen

Temperaturen är en avgörande faktor för många organismer i marken då de föredrar ett visst temperaturspann (Lavelle & Spain, 2005) och är på så sätt en avgörande faktor för nedbrytningen som sker i marken (Ågren & Andersson, 2012). Den korrelation som finns mellan temperatur och markrespirationen (Rs) visar på ett exponentiellt samband (Chapin III, et al., 2011). Stora variationer i markens temperatur motverkas av markvegetation och övrigt organiskt material på markytan som fungerar som ett skyddande lager (Lavelle & Spain, 2005).

Markens innehåll av vatten utgör en viktig roll för respirationen då exempelvis bakterier är beroende av vatten för att överleva. Därmed minskar respirationen när vatten blir en bristvara i marken (Lavelle & Spain, 2005). Tillgången minskar bland annat vid kyla då vattnet fryser till is och blir otillgängligt för mikroorganismerna (Ågren & Andersson, 2012). Vid nedbrytningen konsumeras syre, vilket krävs för att heterotrof respiration ska kunna ske. Därmed är nedbrytningen även långsam i vattenmättade marker då tillgången på syre är låg (Eriksson, et al., 2011).

Andra faktorer som påverkar respirationen är förnans mängd och kvalitet. Mängden förna är viktig för respirationen då mikroorganismerna behöver substrat i form av kol som energikälla. Vid en snabb nedbrytning och en ytterst liten tillförsel av förna minskar kolhalten i marken. Beroende på om det råder brist på förna eller om marken har god tillgång till organiskt material sker nedbrytningen i olika takt. En jämnvikt av nedbrytning och tillförsel av nytt organiskt material kallas för "steady state", då kolmängden är stabil (Eriksson, et al., 2011). Nettoflödet av kol är även beroende av hur mycket vegetation i närområdet som kan ta upp koldioxid (Strömgren, 2001). Hos den förna som tillkommer från vegetationen kan den kemiska uppbyggnaden variera beroende på förnans ursprung samt tidpunkt under året. Den kemiska uppbyggnaden påverkar förnans kvalitet och spelar därför en avgörande roll för mineraliseringen (Ågren & Andersson, 2012). Mineralisering av kol och kväve är starkt sammankopplat eftersom mikroorganismerna som frigör kolet behöver kväve som näring. C/N-kvoten (kol/kväve-kvoten) är ett mått på halten kväve i substratet och därmed förnans

kvalitet. En hög halt kväve ger en låg C/N-kvot och kan påverka nedbrytningen positivt (Eriksson, et al., 2011).

Det finns ett samband mellan markrespiration och fotosyntes. Processerna är direkt beroende av temperaturen (Ågren & Andersson, 2012) och interagerar då rotexudat frigörs från rötterna (Chapin III, et al., 2011). Rotexudatet består till största delen av socker som bildats under fotosyntesen och är en del av det producerade kolet som frigörs från rötterna. Då mikroorganismer behöver kolet som energikälla ansamlas de kring roten varpå nedbrytning kan ske (Eriksson, et al., 2011). Träden och dess fotosyntes utgör därför en viktig roll för respirationen (Lavelle & Spain, 2005). Markvegetationen drar nytta av den respiration som sker då näringsämnen frigörs vid nedbrytningen, vilket kan utnyttjas till bland annat fotosyntes (Eriksson, et al., 2011). En större tillförsel av förna leder till att nedbrytningen kan öka och på så sätt frigörs till exempel kväve. Kvävet är det viktigaste näringsämnet för växterna och en förutsättning för ökad fotosyntes (Ågren & Andersson, 2012). Generellt sätt är kväve en bristvara i marken (Chapin III, et al., 2011)

1.4 Frågeställning och hypoteser

Syftet med det här arbetet är att undersöka hur en höjd marktemperatur påverkar fotosyntes och respiration hos Sitkagran och skogsmark. Fotosyntes och markrespiration kopplas samman med knoppsprickning och diametertillväxt i skogsekosystemet under tidig vår samt fuktighet i marken. Resultaten analyseras för att sedan sättas in i ett globalt perspektiv.

Frågeställningar och hypoteser

1. *Hur påverkar en ökad markvärme vintervilan av fotosyntes hos Sitkagran?*
Stomata kommer fortfarande vara stängda vid månadsskiftet april/maj, innan tillväxtperioden har börjat. En skillnad i när tillväxten börjar kommer kunna ses vid olika temperaturnivåer.
2. *Hur påverkar en ökad marktemperatur fotosyntesens kapacitet hos Sitkagran?*
Vid en höjd marktemperatur tilltar markaktiviteten och därmed tillgången av näringsämnen, vilket träden kan använda för att öka sin fotosynteskapacitet.
3. *Vad är den förväntade nettoeffekten på skogens produktivitet vid höjd marktemperatur, när effekten på fotosyntesen och tidpunkt för när tillväxten startar vägs samman?*
Vid en höjd marktemperatur och förlängd tillväxtsäsong kommer skogens produktivitet öka.
4. *Hur påverkar en ökad markvärme respirationen från marken innan tillväxten hos Sitkagranen börjar på våren?*
Markrespirationen kommer att öka exponentiellt med varmare marktemperatur, innan tillväxtsäsongen börjar. Detta på grund av en ökad aktivitet och därmed förhöjd

respiration. För att säkerställa att markrespirationen inte påverkas av trädens tillväxt, exempelvis tillskott av socker i marken, genomförs mätningarna innan tillväxten påbörjas.

5. *Hur påverkas kolbalansen i marken och markvegetationen (markens NEE_m) vid en höjd marktemperatur?*

Vid en höjd marktemperatur kommer markrespirationen öka mer än upptaget från markvegetationen. Nettoflödet av koldioxid (NEE_m) kommer därför att bli mer positivt och markens ekosystem utgör en större kolkälla.

6. *Hur påverkar markvegetationen den totala markrespirationen (R_e)?*

Den totala markrespirationen från mark och markvegetation (R_e) förväntas vara större än markrespirationen (R_s) då respirationen från vegetation bidrar till en högre total markrespiration.

7. *Vad är den förväntade nettoeffekten på skogens kolbalans vid en förhöjd marktemperatur?*

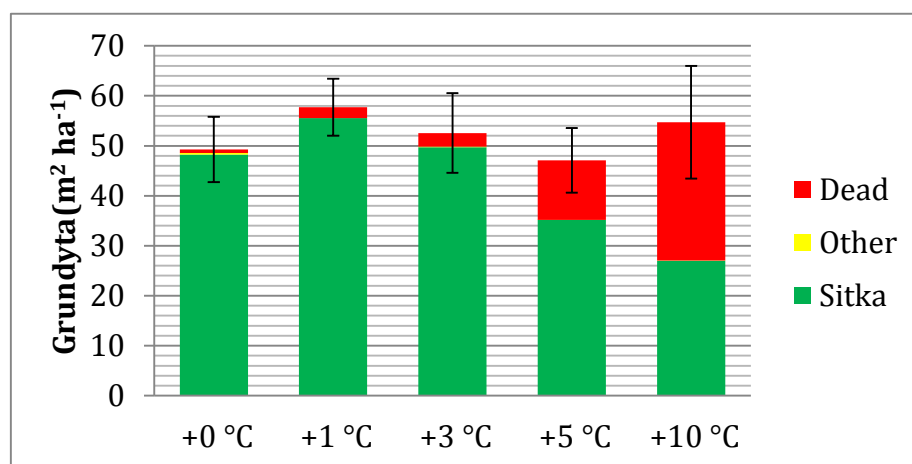
Trädens fotosyntes ökar mer än markrespirationen, vilket gör att kolsänkan i skogen blir starkare.

2. Material och Metod

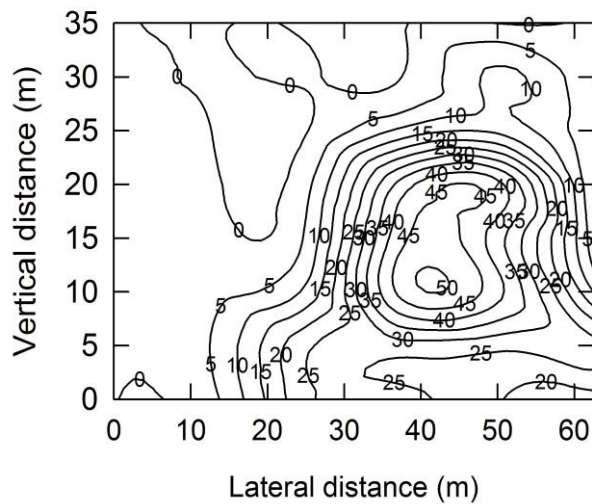
2.1 Beskrivning av området

Studien genomfördes i en skogsplantering med Sitkagran (*Picea sitchensis*) på södra Island under april till juni 2014. Det undersökta beståndet var cirka 2500 m² stort och låg på en södersluttning i området Reykir. Klimatet är kalltempererat och medeltemperaturen i området ligger kring +5°C. Den genomsnittliga nederbörden var 1620 mm/år och vindhastigheten 4.2 m/s (Iceland Met Office, 2012). Beståndet etablerades 1967 och har inte röjts eller gallrats sedan dess (Sigurdsson, 2012). Skogen har en medelhöjd på 13 meter och började användas för vetenskapliga undersökningar först efter en jordbävning 2008. I provtagningsområdet finns främst jordtypen Brun Andosol, vilken uppkommit ur vulkaniskt modermaterial. Den är väldränerad och sträcker sig ofta ned till en eller ett par meter från markytan (Arnalds, 2004).

Den 29 maj 2008 ägde en kraftig jordbävning rum mellan Hveragerdi och Selfoss på Island. Skallet nådde 6.3 på Richterskalan och medförde stora förändringar i området (Halldórsson & Sigbjörnsson, 2009). Nya sprickor i berggrunden bidrog till ändrade geotermiska förhållanden och en uppvärmning av vissa markområden. Temperaturen varierar då sprickorna är belägna på olika djup från markytan. I försöksområdet har marktemperaturer uppemot 53°C uppmätts vid 10 cm djup. Temperaturförändringarna har påverkat den boreala skogen i området genom nya förutsättningar för ekosystemen (Sigurdsson, 2012).

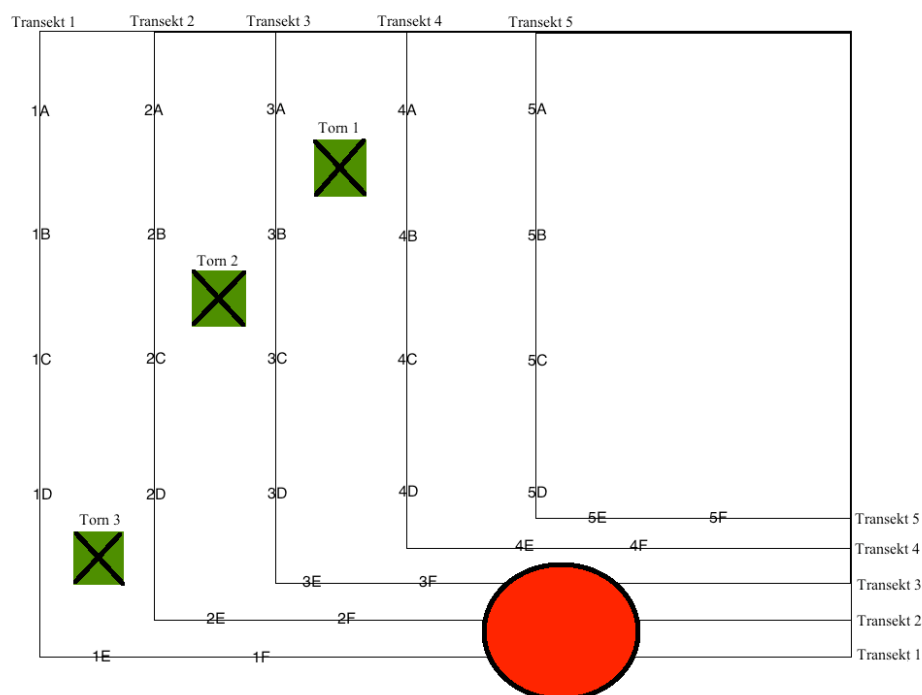


Figur 1 Grunddyta för Sitkagran vid olika temperaturnivåer i försöksområdet Reykir, Södra Island (Sigurdsson, opublicerad data).

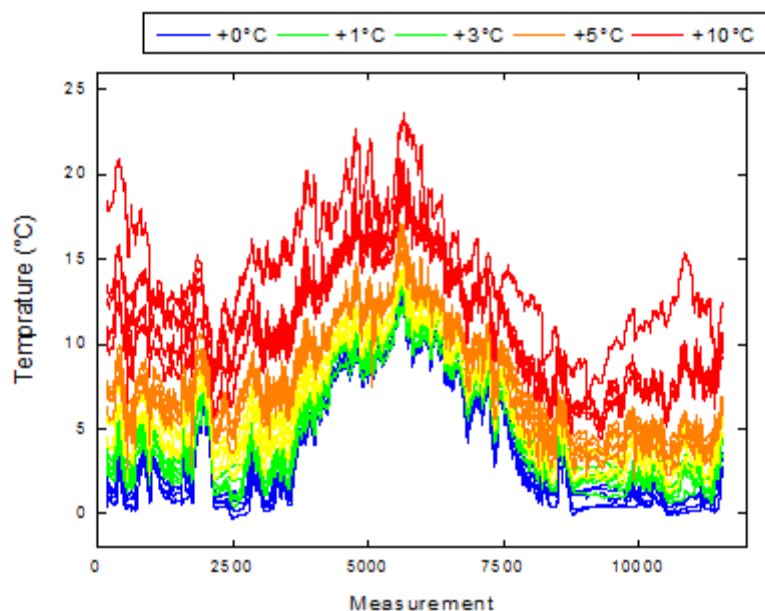


Figur 2. Temperaturnivåer i försöksområdet (Sigurdsson, opublicerad data).

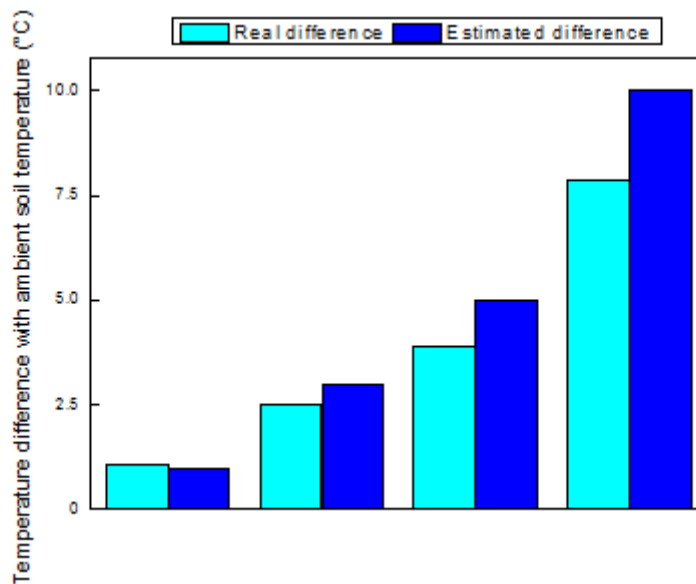
Undersökningsområdet delades in i fem transekter med vardera 6 permanenta provtagningsrutor (1 m^2) vid de 6 olika temperaturnivåerna. Det gav totalt 30 sådana rutor där den högsta temperaturförändringen från det normala tillståndet var $+20^\circ\text{C}$ och den lägsta $+0^\circ\text{C}$. Bland träden som växte i områden där temperaturen ökat med $+10^\circ\text{C}$ eller mer hade 50 % dött (figur 1). Andra skillnader i vegetation var de växtarter som fanns vid de olika temperaturerna. Vid $+10$ och $+20^\circ\text{C}$ fanns bland annat gräs, ormbunkar samt smultron, på grund av bland annat ökad ljusinstrålning där träden hade dött. Mossa dominerade i mer beskuggade delar där temperaturen höjts med $+1$ till $+5^\circ\text{C}$.



Figur 3. Schematisk bild över försöksområdets transekter, temperaturnivåer, provtagningsrutor och torn. Den röda markeringen indikerar var i området den varmaste punkten finns. Temperaturnivå A är $+0^{\circ}\text{C}$, B är $+1^{\circ}\text{C}$, C är $+3^{\circ}\text{C}$, D är $+5^{\circ}\text{C}$, E är $+10^{\circ}\text{C}$ och F är $+20^{\circ}\text{C}$.



Figur 4. Marktemperaturer vid 10 cm djup från höst 2012 till vår 2014 (520 dagar) i 25 permanenta försöksytor i en Sitkagranskog i Reykír, södra Island (Leblans & Sigurdsson, opublicerad data).



Figur 5 Marktemperaturskillnader i försöksytor vid 10 cm djup. Uppmätt temperatur (ljusblåa kolumner) från hösten 2012 till våren 2014 (520 dagar) vid +1, +3, +5 och +10 °C samt uppskattad uppvärmning (mörkblåa kolumner) i 25 permanenta försöksytor i Sitkagranskogen i Reykir, södra Island (Leblans & Sigurdsson, opublicerad data).

Figur 4 visar den temporala skillnaden i marktemperatur i försöksområdet vid olika försöksytor. Mätningarna pågick under drygt ett år innan försöket som här rapporteras genomfördes (Leblans & Sigurdsson, opublicerad data). Den verkliga uppvärmningen följer variationen under året relativt väl. Över hela perioden skiljde den sig dock något från de uppskattade mätvärdena som påvisades när försöksytorna installerades 2012 (figur 5). Trots att den verkliga temperaturen oftast var något lägre än den uppskattade, används ändå den uppskattade i fortsatt text.

2.2 Tillväxt hos Sitkagran

Mätningar på trädens stamtillväxt och knoppsprickning pågick från slutet av april till mitten av juni. Trädens stamdiametertillväxt följdes på trettionio träd med hjälp av dendrometrar. En dendrometer består av ett band som fästs runt trädstammen och kopplas samman med hjälp av en graderad metallplatta. När trädet växte expanderade bandet och avläsning kunde ske på metallplattan. Dendrometrar satt fästa på ett till tre utvalda träd vid varje provyta, dessa var systematiskt utplacerade längs områdets fem transekter (figur 3). Mätningar gjordes en gång per vecka på samtliga dendrometrar. Resultaten sammanställdes sedan för vidare analys.

För mätningar på knoppsprickningen byggdes tre järnställningar (torn) i början av försöksperioden, vardera cirka 10 meter höga, för att nå skotten vid de översta grenarna på träden. Mätningar på knoppsprickning gjordes på sex träd vid vardera torn, som representerade marktemperaturer på +0, +3°C och +5 till +10°C (tabell 1). Två grenar på varje träd märktes upp vid försökets början och användes för mätningar av knoppsprickningen två gånger per vecka under hela försöksperioden. Grenar av första ordningen, det vill säga de grenar som växer direkt från stammen, användes för bestämning av knopptillväxten. Knoppsprickningen bedömdes utifrån när hatten på skotten lossnade från höljet och det gröna skottet blev synligt. Totalt gjordes 14 mätningar varav de nio sista tidpunkterna användes för statistiska beräkningar.

Tabell 1. Temperatur vid respektive torn.

Torn nr	Temperatur °C
1	+ 0
2	+ 3
3	+ 5 till + 10

Trädens koldioxidutbyte mättes med en infraröd gasanalysator (IRGA) kopplad till en transparent kyvett (CIRAS-2 med PLC(C)A barrkyvett, PP-Systems Inc., USA). Mätningarna av fotosyntes skedde på grenar av andra och tredje ordningen, det vill säga de som växte från första ordningens grenar (se ovan) samt de som sedan växte ut från dessa. Ordningen beskriver hur många grenar som har byggts på varandra från stammen. Ett år gamla skott användes i första hand vid mätningarna. Vid behov användes också delar av två år gamla skott för att komma upp i den längd som krävdes för mätningarna, 5-7cm.

Mätning av stomatakonduktans (GS) gjordes för att se om träden var kvar i vintervila eller hade vaknat upp. Ingen extern ljuskälla användes. Det aktuella skottet placerades i kyvetten som var kopplad till CIRAS-2 (PP-Systems Inc., USA). Ett stativ användes för att hålla kyvetten stilla. Konduktansen säkerställdes genom att minst tre mätningar gjordes för varje skott. Mätningen för varje skott avslutades när konduktansen var stabil och ett medelvärde beräknades utefter de uppmätta resultaten.

För att beräkna granskottens potential att binda in koldioxid vid hög ljusintensitet och gynnsam temperatur studerades relationen mellan fotosyntes (A) och intercellulär koldioxidkoncentration i barren (Ci). Ci-värdet beräknades dessförinnan på basis av fotosyntesen (A) och stomatakonduktansen (GS). Värdet för fotosyntesen (A) vid höga respektive låga Ci-värden förklarar hur balansen mellan enzymer och processer i klorofyll ser ut i skottet. Kurvorna (figur 9) som tas fram indikerar på hur barrns förmåga att ta upp koldioxid under ljusa förhållanden ser ut när Ci-värdet ändrar sig. Barrns förmåga att ta upp koldioxid beskrivs vid låga Ci-värden av den initiala lutningen ("vinkeln") där ett högre värde indikerar på större förmåga att ta upp koldioxid. Denna del av kurvan är den enzymbegränsade (Rubisco) delen av kurvan. Den maximala fotosyntesen förklaras av kurvans avslutande del där den har stabiliserats, då inte skottet kan ta upp mer ljusenergi. Denna del av kurvan är begränsat av processer i klorofyllet som begränsar elektrontransporten. För att utföra mätningarna monterades en ljuskälla på kyvetten som sedan kopplades till ett externt bilbatteri för strömförsörjning. Koncentrationen av koldioxid sattes på 2000 ppm och minst tre mätningar gjordes när A var stabilt. En ny, lägre koncentration för koldioxid på 1500 ppm ställdes sedan in och mätningar genomfördes på samma sätt. Denna procedur upprepades med följande CO₂-koncentrationer; 800, 600, 400, 200, 100 och 50 ppm. Mätningar gjordes på ett skott per träd, det vill säga tre skott per torn. När alla tre torn var färdiga påbörjades ett nytt varv på nya skott. Ett tredje varv gjordes sedan

på resterande skott. För varje skott mättes 9 CO₂-koncentrationer vid en ljusstyrka på 1000 (μmol m⁻² s⁻¹) och temperatur 20°C.

Tabell 2. Koldioxidkoncentrationerna som användes vid beräkning på A/Ci.

CO ₂ -konc. (ppm)
2000
1500
1000
800
600
400
200
100
50

För att beräkna värdena för den specifika bladytan (SLA) klipptes de använda skotten av efter att alla fotosyntesmätningar var gjorda. Barren togs bort från grenen ett i taget och scannades in i ett datorprogram (WinSeedle, Regent Instruments Inc., Canada) för att den totala barrytan per skott skulle kunna fastställas. Barren torkades sedan och värden för torrvikten togs fram. Genom att resultaten sedan beräknades i förhållande till varandra kunde värden för SLA (cm² g⁻¹) bestämmas.

2.3 Utbyte av koldioxid i mark

Koldioxidutbytet i marken mättes med en genomskinlig kyvett kopplad till en IRGA, (CPY-4 kopplad till en EGM-4 PP-Systems Inc., USA) på provtagningsytor med marktemperaturer som förhöjts med +0, +1, +3, +5, +10 samt +20°C. I undersökningen mättes den respiration samt det koldioxidutbyte som ägde rum vid aktivitet i marken samt från markvegetationen. Det gjordes genom att mäta: a) nettoflöde av koldioxid från mark och markvegetation (NEE_m) med transparent kyvett, b) respiration från mark och markvegetation (Re) i mörker med täckt kyvett, och c) respiration från mark (Rs) med täckt kyvett på ytor där markvegetationen hade avlägsnats med kniv.

De två första mätningarna (NEE_m och Re) genomfördes vid en provtagningsyta med vegetation. Informationen från de två mätningarna användes för att beräkna totalt intag av CO₂ i markvegetationen (GPP_m). Vid den andra provtagningsytan där vegetationen var avlägsnad, mättes enbart den respiration som ägde rum från marken (Rs; Rh+Ra från rötter) genom att mörklägga kammaren. Mätningarna upprepades på två punkter vid samma provtagningsruta.

Alla provtagningsrutor i området användes, vilket innefattar trettio stycken. Vid varje provtagningsruta sattes fyra provtagningsytor ut för mätningar av gasutbyte, två stycken (en med och en utan markvegetation) placerades ovanför provtagningsrutan och två stycken (en med och en utan markvegetation) nedanför provtagningsrutan. Spikar placerades ut för att säkerställa punkternas placering över tid. En omgång mätningar av alla provtagningsytor kallas en kampanj. Varje kampanj tog cirka två och en halv dag, men kunde ta längre tid då

mätningarna inte kunde genomföras vid regn. Fyra kampanjer genomfördes totalt där den första påbörjades innan vårens inträde, 22 -26 april, en under vårens inträde, 29 april till 2 maj, samt två kampanjer efter vårens inträde, 14-24 maj samt 28 maj-3 juni. Med hjälp av den information kampanjerna gav kunde resultatet kopplas till markvärme och markaktivitet.

Utöver markrespiration och fotosyntes från markvegetationen mättes marktemperatur (Digi-sense Thermometer Type K Thermocouple, Eutech Instruments, The Netherlands) vid 10 cm djup. Mätningarna genomfördes mellan provtagningsytan med vegetation och den utan, vilket innebar två gånger per provtagningsruta och 60 gånger per kampanj. Även fuktigheten i marken mättes i procent vid samma plats som temperaturen (ML3 - ThetaProbe Soil Moisture Sensor, Delta-T Devices, England). Vegetationens täckning i varje provtagningsyta uppskattades okulärt och mättes i procent. Under varje mätning av nettoflödet av CO₂ (NEE_m), Re samt Rs mättes solinstrålningen i PAR samt temperaturen i kammaren med hjälp av EGM-4.

2.4 Mätningar av marktemperatur

Mätningar av marktemperatur genomfördes vid alla träd som användes vid fotosyntesen. Dessa genomfördes systematiskt i fyra olika riktningar från stammen på 0, 50, 100 samt 150cm avstånd från denna. Vid varje mätpunkt mättes marktemperaturen vid 5, 10, 20, 30 och i de fall det var möjligt, 40 cm djup. Ett medelvärde för varje torn togs fram vid respektive djup innan ett medelvärde för alla djup sammanställdes.

2.5 Dataanalys och statistik

2.5.1 Fotosyntes och tillväxt

En tvåvägs-ANOVA användes vid den statistiska analysen av stamtillväxten med kampanjerna och tornen som variabler (SAS 9.4, SAS Institute Inc., USA). När en skillnad mellan tornen påvisades användes Tukey-test som ett sekundärt test, detta för att kunna jämföra tornens resultat mellan varandra och se var signifikanta skillnader fanns.

Tidpunkterna för analys av knoppsprickningen valdes från det datum den började. Kruskal-Wallis test användes för att påvisa om signifikanta skillnader fanns. Vid de tidpunkter testet visade på en signifikant skillnad användes Mann-Whitneys U-test för att klargöra var i mätningarna dessa skillnader låg.

För analys av resultaten från fotosyntesmätningarna användes analyseringsprogrammet Photosyn Assistant (Dundee Scientific, UK). Envägs-ANOVA utfördes sedan för statistiska resultat av de framtagna medelvärdena beräknade på träden vid varje torn.

En konvexitetsekvation användes genom formeln:

$$A_{\text{sat}} = \frac{\alpha C_i + A_{\text{max}} - \sqrt{(\alpha C_i + A_{\text{max}})^2 - 4\alpha C_i A_{\text{max}} \theta}}{2\theta} - R_{\text{day}} \quad (1)$$

där R_{day} är den beräknade respirationen som sker under ljusa förhållanden. Barrens förmåga att ta upp koldioxid (α) visar enzymernas aktivitet i fotosyntesprocessen och A_{max} är den maximala fotosyntesen i skotten vid ljusmättnad. Θ (convexity) visar hur starkt kurvan böjs i grafen och därigenom hur skottet fördelar sina resurser mellan enzymer och klorofyll (Sigurdsson, et al., 2002). Ytterligare två variabler tas med i beräkningarna för statistisk säkerställning, $\text{CO}_{2\text{comp}}$ samt $\text{CO}_{2\text{sat}}$, varav den första visar hur mycket koldioxid som intercellulärt finns kvar i skottet när fotosyntesen är noll och den andra visar vid vilken koncentration skottet är koldioxidmättat.

Regressionsanalyser genomfördes där regressionskonstanter beräknades; a, vilket motsvarar värdet där regressionslinjen korsar y-axeln och b som är lutningen på regressionslinjen. Utöver dessa beräknades även R^2 -värdet, regressionskoefficienten som beskriver hur väl modellen förklarar verkligheten och p som är signifikansnivån i resultaten. I alla statistiska analyser sattes gränsen till 0.05 (95 % sannolikhet) där värden under detta visar på en signifikant skillnad mellan de uppmätta resultaten. Vid högre värden kan en signifikant skillnad inte fastslås.

2.5.2 Markrespiration

För att beräkna den totala fotosyntesen (GPP_m) hos markens ekosystem subtraherades nettoflödet av koldioxid i marken (NEE_m) från den totala markrespirationen (R_e). I denna formel innebär utsläpp av koldioxid från marken positiva värden medan intag av koldioxid innebär negativa värden.

$$\text{GPP}_m = R_e - \text{NEE}_m \quad (2)$$

När mätningarna var avslutade genomfördes statistiska beräkningar. För att se om medelvärden mellan de olika provplatserna var signifikant skilda eller ej användes tvåvägs-ANOVA, där hänsyn till temperatur och tid togs. Skillnad mellan de olika variablerna vid de olika temperaturnivåerna i marken studerades samt vid de olika kampanjerna. Med programmet SAS 9.4 (SAS Institute Inc., USA) analyserades dessa parametrar samt om de var signifikant skilda. Vid signifikant skillnad mellan variablerna vid olika temperaturnivåer i mark eller vid kampanjer genomfördes en ny analys av resultaten med hjälp av TUKEY-test. Analysen visade vilka av resultaten mellan de olika temperaturnivåerna eller kampanjerna som var signifikanta.

Regressionsanalys genomfördes för att undersöka om det fanns ett samband mellan marktemperatur vid 10 cm djup (T_{s10}) och markrespiration (R_s). Regressionskonstanterna a (värde där regressionslinjen korsar y-axeln) och b (regressionslinjens lutning) användes för att beräkna en linjär regression med formeln:

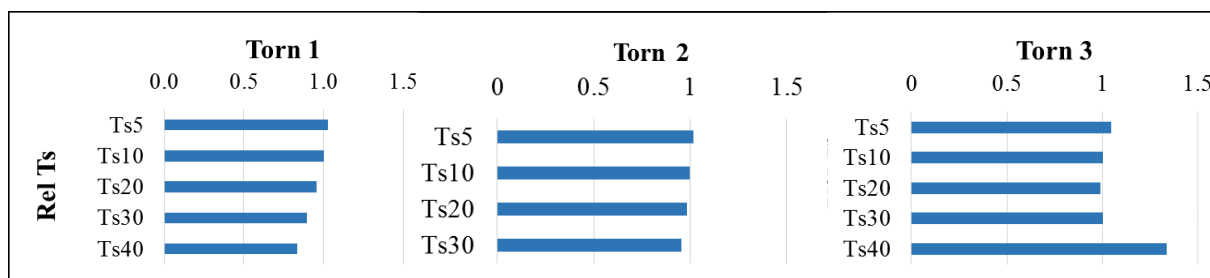
$$\ln(R_s) = a + b * T_{s10} \quad (3)$$

Även i denna analys användes signifikansnivå 0.05. R^2 -värde samt p-värde beräknades (se 2.5.1).

3. Resultat

3.1 Mätningar av marktemperatur

Tornen sattes upp vid marktemperaturnivåerna +0°C, +3°C och mellan +5 och +10°C. Då granen har ett grunt rotsystem där merparten finns i de översta 20 cm (Leblans & Sigurdsson, opublicerad data) är det viktigt att veta om marktemperaturen förändras mycket kring detta djup. I figur 6 visas skillnaderna i marktemperatur med djup vid de olika tornen som relativa skillnader mot marktemperaturen på 10 cm djup (Ts10 alltid = 1.0).



Figur 6. Relativ marktemperatur vid olika djup (5, 10, 20, 30 och 40 cm) för torn 1, 2 och 3 med Ts10 som referens i Sitkagranskogen i Reykir, södra Island.

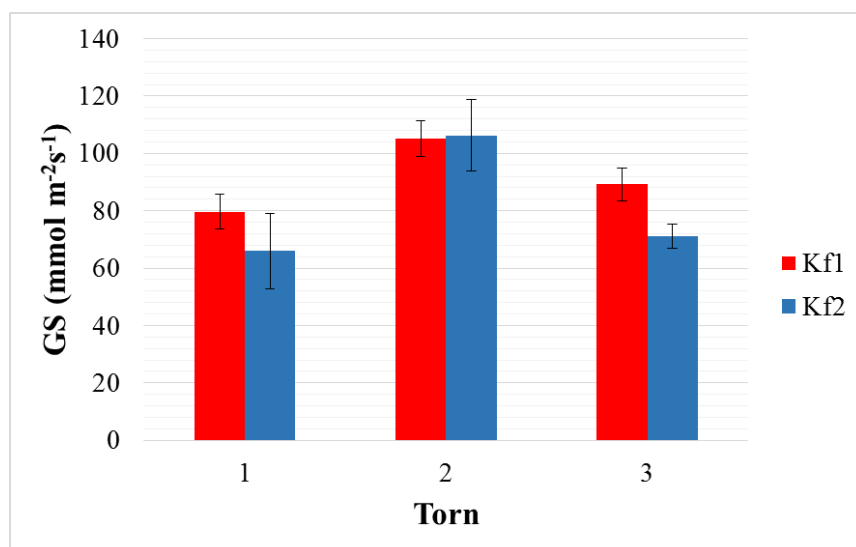
Vid alla tornen fanns en svag indikation på att temperaturen blev lite högre närmare markytan. Vid torn 3 ökade temperaturen på större djup (30 cm och 40 cm), vilket var förväntat då den geotermiska uppvärmningen kommer från berggrunden (figur 6). Detta ger indikationer på att marktemperaturen kring torn 3 är högre än vid de andra två tornen.

3.2 Gasutbyte hos träd

3.2.1 Mätningar på stomatakonduktans

Den främsta orsaken till varför stomatakonduktansen (GS) mättes var för att se om träden hade kommit igång efter vintern, något som bekräftas i figur 7, där alla träd vid de tre tornen visade ”full” stomata-aktivitet redan i första kampanjen (29 april – 1 maj), något som inte ändrades signifikant vid andra kampanjen (figur 7, tabell 3).

Stomatakonduktansen skiljde sig signifikant mellan marktemperaturnivåerna. Träden som växte kring +3°C (torn 2) hade signifikant högre konduktans, kring 105 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, jämfört med kring 75 mmol m⁻² s⁻¹ vid normal marktemperatur (torn 1) och +7°C (torn 3) (figur 7, tabell 3). De högre värdena för konduktansen i torn 2 påvisar att ett större flöde sker för koldioxid och vattenånga jämfört med de andra två tornen.



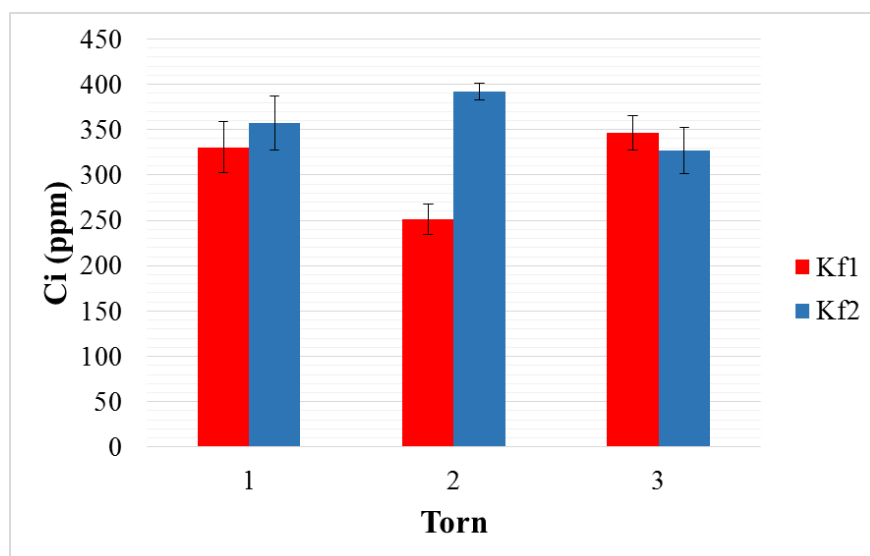
Figur 7. Stomatakonduktans (GS) av ett år gamla skott på Sitkagran som växte vid normal marktemperatur (torn 1), vid +3°C årsmedeltemperatur (torn 2) och kring +7°C (torn 3), mätta 29 april till 1 maj (K_{f1}) och 6 till 7 maj (K_{f2}). Kolumnerna visar medelvärde och medelfel av 9 skott för varje torn och kampanj. Statistiska skillnader visas i tabell 4.

Tabell 3. Statistisk analys med tvåvägs-ANOVA och post-hoc Tukey-test för alla variabler mätta i kampanj 1 och kampanj 2, med kampanj (K_f) och torn (T) som huvudvariabler. Dessa variabler visas i figur 7, 8 och tabell 4. De undersökta variablerna var stomatakonduktans (GS), fotosyntetiskt aktivt ljus (PAR), lufttemperatur (TC) bladtemperatur (TL) intern CO₂ koncentration i barren (CI), "water use efficiency" (WUE), transpiration (Evap) och netto-fotosyntes (A). Alla skillnader med $p > 0.05$ tolkades som icke signifikanta.

Variabel	GS	PAR	TC	TL	CI	WUE	Evap	A
ANOVA P	0.007	0.35	0.10	0.13	0.25	0.03	0.09	0.04
K _f	ns	ns	ns	ns	ns	0.008	ns	0.01
Torn	0.004	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Tukey test:								
T1 vs T2	0.002	-	-	-	-	-	-	-
T1 vs T3	ns	-	-	-	-	-	-	-
T2 vs T3	0.01	-	-	-	-	-	-	-

Förutom för stomatakonduktans (GS), fanns inga signifikanta skillnader mellan de olika marktemperaturnivåerna. Mellan de två olika kampanjerna påvisades dock signifikanta skillnader för WUE och A (tabell 3). WUE var något lägre i kampanj 2, likaså påvisades en något lägre fotosyntes (A) vid den andra kampanjen. Detta kan kopplas till att ljusinstrålningen var något lägre i nämnda kampanj, även om skillnaderna där inte var signifikanta (tabell 3 och 4). De andra variablerna; lufttemperatur (TC) bladtemperatur (TL), transpiration (Evap) och ljus (PAR) (tabell 4) som mättes samtidigt visade på en viss variation mellan kampanjerna och mellan marktemperaturnivåerna. Detta berodde framförallt på varierande ljusinstrålning och temperatur vid mättillfällena (se tabell 4).

Ci-värdet är den uppmätta intercellulära koldioxidkoncentrationen i barren och påverkas av relationen mellan fotosyntes och konduktans. Värdet skiljde sig inte signifikant, varken vad gällande marktemperaturnivå (torn) eller tid (kampanj) (figur 8, tabell 3). Det uppmätta medelvärdet för Ci-värdet var 334 ppm, något som kan jämföras med luftens koncentration på ca 400 ppm.



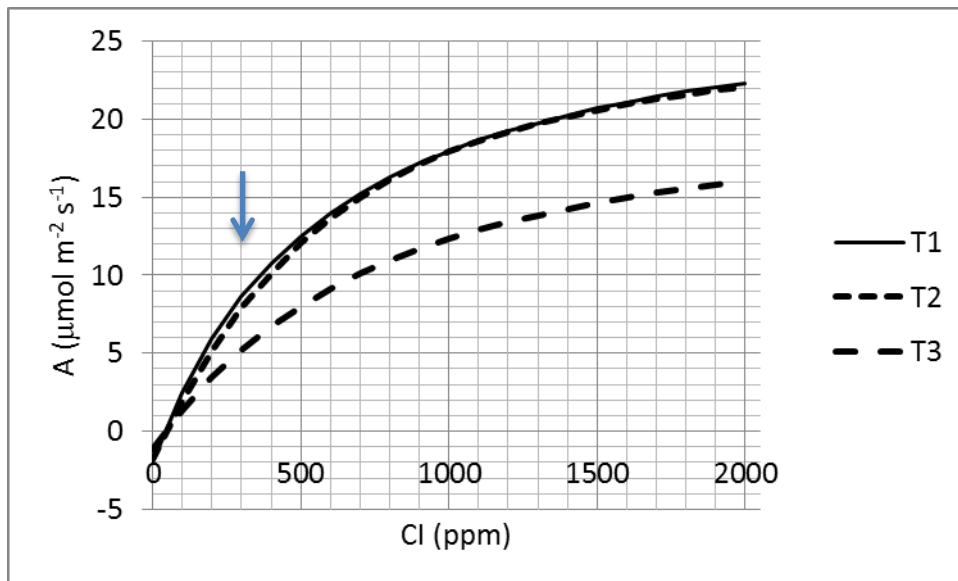
Figur 8. Intercellulär CO₂ koncentration i barren (Ci) av ett år gamla skott på Sitkagran som växte vid normal marktemperatur (torn 1), kring +3°C (torn 2) och kring +7°C (torn 3), mätta 29 april – 1 maj (K_{f1}) och 6-7 maj (K_{f2}). Kolumnerna visar medelvärde och medelfel för 9 skott vid varje torn och kampanj.

Tabell 4. Medelvärde och medelfel för olika variabler mätta samtidigt samt stomata konduktans (figur 7) på ett år gamla skott hos Sitkagran. Dessa växte vid normal marktemperatur (torn 1), kring +3°C (torn 2) och kring +7°C (torn 3), mätta 29 april – 1 maj (K_{f1}) och 6-7maj (K_{f2}). Variablerna var lufttemperatur (TC) bladtemperatur (TL), "water use efficiency" (WUE), transpiration (Evap), ljus (PAR) och netto-fotosyntes (A). Statistiska skillnader visas i tabell 3.

Variabel	Kampanj 1			Kampanj 2		
	Torn 1	Torn 2	Torn 3	Torn 1	Torn 2	Torn 3
TC	8.89 ±1.93	10.97 ±0.48	7.17 ±0.06	13.30 ±0.99	9.49 ±0.60	12.23 ±0.24
TL	8.78 ±1.96	10.89 ±0.53	7.01 ±0.08	13.09 ±1.01	9.25 ±0.61	12.03 ±0.31
WUE	6.50 ±1.32	11.66 ±0.73	7.42 ±1.77	3.32 ±1.63	2.41 ±0.46	6.67 ±1.84
Evap	0.45 ±0.09	0.62 ±0.03	0.38 ±0.03	0.47 ±0.06	0.48 ±0.02	0.43 ±0.03
PAR	175 ±128	223 ±76	70 ±11	69 ±42	21 ±2	90 ±37
A	3.22 ±1.13	6.98 ±0.80	2.80 ±0.66	1.41 ±0.59	1.13 ±0.23	2.95 ±0.96

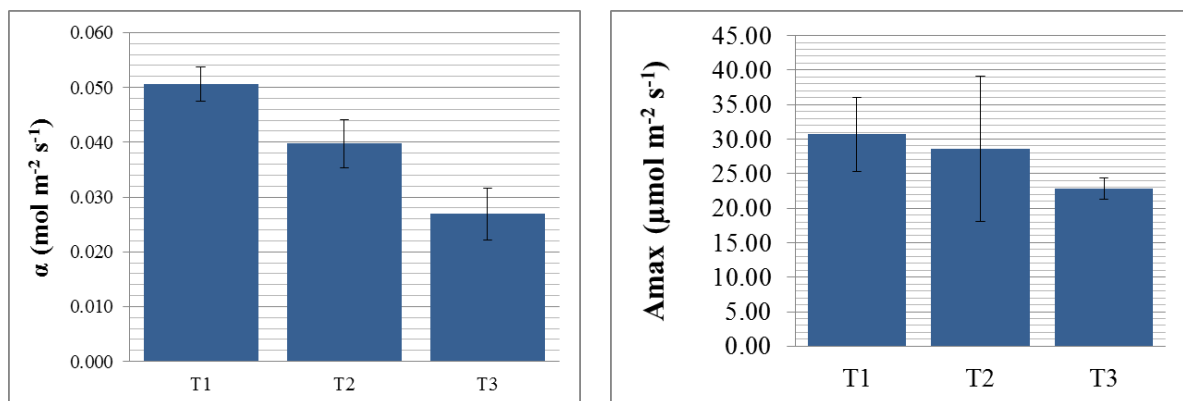
3.2.2 A/Ci kurvor

En kurva för medelvärdet togs fram för A/Ci-mätningarna för varje marktemperaturnivå (figur 9). Det var tydligt att fotosyntessystemet på träden som växte vid högre marktemperaturer (torn 3) hade lägre aktivitet, men ingen större skillnad fanns i fotosyntessystemet mellan träd som växte vid kring +3 °C och vanlig temperatur.



Figur 9. Medel A/C_i kurvor för årsgamla skott på Sitkagran som växer vid vanlig marktemperatur (torn 1) i Reykir, södra Island och vid $+3^\circ\text{C}$ (T2) och vid $+7^\circ\text{C}$ (T3). Pilen indikerar skillnaderna i nettofotosyntes vid ca $C_i = 300 \text{ ppm}$. Olika beräknade variabler visas i Figur 10. A/C_i -mätningarna genomfördes 9 maj till 30 maj.

För att bättre förstå skillnaderna i fotosyntessystemets aktivitet uppskattades de fyra variablerna R_{day} , kolupptagningsförmåga (α), konvexitet och A_{max} från ekvation 1. En signifikant skillnad i barrens förmåga att ta upp koldioxid (α) kunde påvisas med envägs-ANOVA (tabell 5). Skillnaden kunde dock enbart säkerställas statistiskt mellan torn 1 och 3, inte vid jämförelse mellan torn 1 och 2 eller mellan 2 och 3 (tabell 5).



Figur 10. Barrens förmåga att ta upp koldioxid (α) och den uppskattade maximala fotosyntesen (A_{max}) i ett år gamla skott på Sitkagran som växte vid normal marktemperatur (T1), kring $+3^\circ\text{C}$ årsmedeltemperatur (T2) och kring $+7^\circ\text{C}$ (T3), mätta 9-30 maj 2014. Staplarna visar medelvärde och medelfel av 3-5 skott för varje torn. Statistiska skillnader visas i tabell 5.

Tabell 5. Statistisk analys med envägs-ANOVA och post-hoc Tukey-test. Variablerna som användes var R_{day} , barrens förmåga att ta upp koldioxid (α), konvexitet (Θ), A_{max} , CO_{2comp} och CO_{2sat} . Alla skillnader $p > 0.05$ tolkades som icke signifikanta.

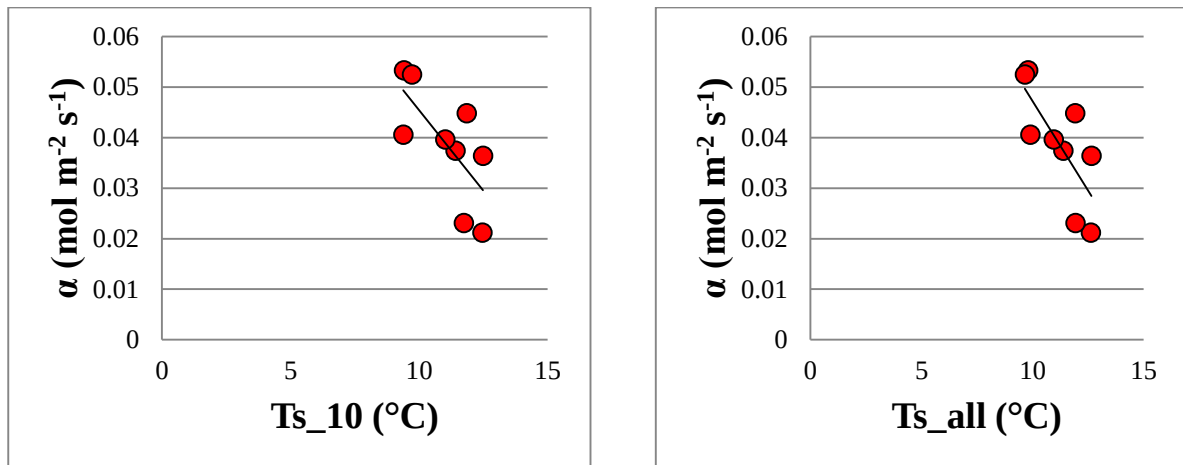
Var	R_{day}	α	Θ	A_{max}	CO_{2comp}	CO_{2sat}
ANOVA P	ns	0.01	ns	ns	ns	ns
Tukey prov:						
T1 vs T2	-	ns	-	-	-	-
T1 vs T3	-	<0.05	-	-	-	-
T2 vs T3	-	ns	-	-	-	-

Inga signifikanta skillnader fanns för respiration (R_{day}) eller konvexitet (Θ). Medelvärden för dem var 1.63 ± 0.18 och 0.34 ± 0.10 (data visas inte). A_{max} visade inte heller på signifikanta skillnader mellan marktemperaturnivåerna (figur 10) där det genomsnittliga värdet låg på 27.4 ± 1.2 .

Även då tornen var nära provtagningsrutorna fanns påtaglig variation i marktemperatur runt varje träd. Därför gjordes även analys av hur barrens förmåga att ta upp koldioxid (α) i skotten påverkades av den uppmätta medelmarktemperaturen inom 1.5 m radie omkring varje träd (tabell 6, figur 11). Det visade sig att marktemperaturen på 10 cm djup hade ett mycket starkt och signifikant negativt samband med barrens förmåga att ta upp koldioxid (α) och förklarade 51 % av variansen i försöket ($R^2 = 0.51$). Vid analys av andra variabler, såsom R_{day} , kunde ingen signifikant skillnad påvisas (tabell 6).

Tabell 6. Regressionsanalys för medeltemperaturen på 10 cm djup (Ts_{10}) och medeltemperatur för alla djup (Ts_{all}) vid mätningar 8 till 9 juni i försöksområdet i Reykir, Södra Island. Regressionskonstanter beräknades; a motsvarar värdet där regressionslinjen korsar y-axeln och b är lutningen på regressionslinjen. Utöver dessa beräknades även R^2 -värdet, regressionskoefficienten, och p som är signifikansnivån.

Var	a	b	R^2	P
Ts_{10}:				
R_{day}	ns	ns	0.15	0.16
A	0.1091	-0.0064	0.51	0.03
Conv	ns	ns	0.07	0.6
A_{max}	ns	ns	0.01	0.52
Ts_{all}:				
R_{day}	ns	ns	0.21	0.21
A	0.1178	-0.0071	0.56	0.02
Conv	ns	ns	0.03	0.66
A_{max}	ns	ns	0.01	0.82

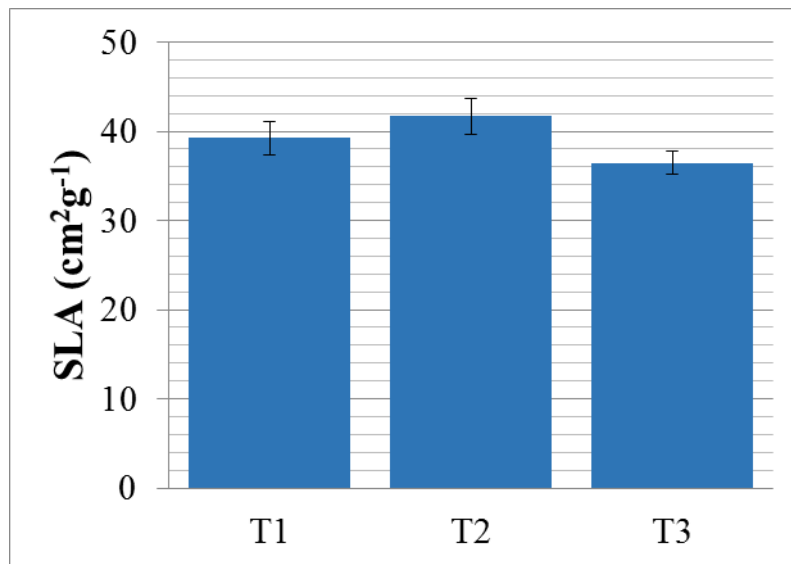


Figur 11. Sambandet mellan medel-marktemperaturen på 10cm djup (Ts10) och barrns förmåga att ta upp koldioxid (α) samt medel-marktemperaturen för alla djup (Tsall) och barrns förmåga att ta upp koldioxid (α) uppmätt mellan 8 juni och 9 juni i försöksområdet Reykir, Södra Island.

Vid analys av medelvärdet för alla uppmätta marktemperaturer i alla djup omkring varje träd påvisades en starkare signifikant skillnad jämfört med medelvärdet för endast temperaturen vid 10 cm (figur 11, tabell 6; R²-värdet = 0.56).

3.2.3 Barrmorfologi och fotosyntes

Specifik bladyta (SLA) var inte signifikant skilt mellan de olika tornen och hade ett genomsnittligt värde på 40.0 ± 1.2 cm² g⁻¹ (figur 12).



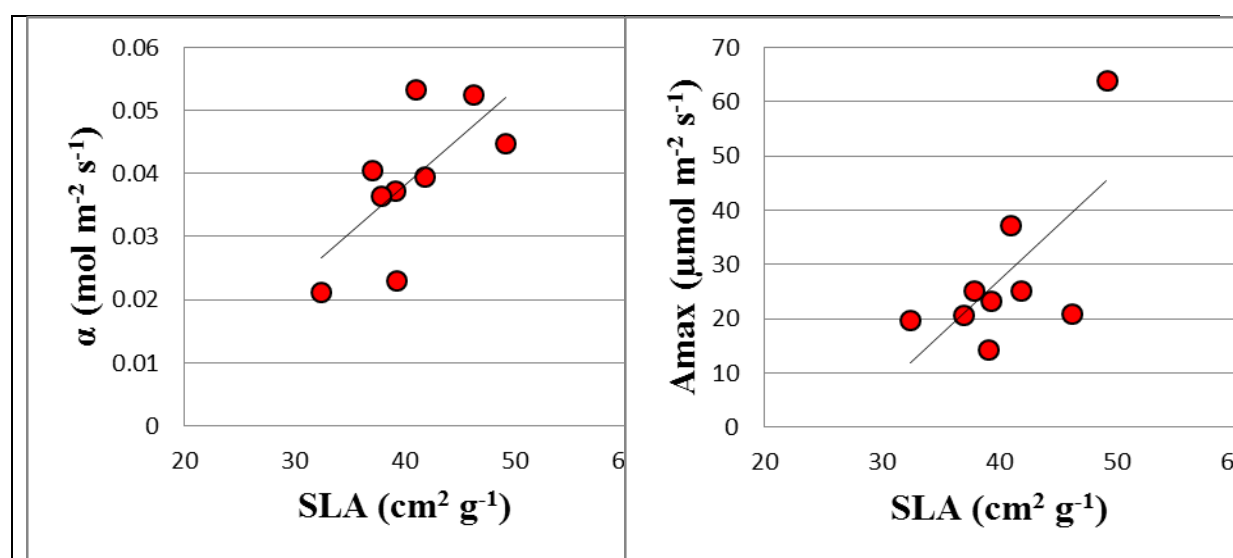
Figur 12. Specifik bladyta i jämförelse med träden vid de tre tornen i försöksområdet vid Reykir, Södra Island från 9 maj till 30 maj.

För att se om de förändringar som hittades i konstanterna för A/Ci kurvorna kunde förklaras av morfologiska skillnader i barren, gjordes regressionsanalys med SLA som oberoende variabel (tabell 7). Signifikanta skillnader påvisades mellan SLA och barrns förmåga att ta upp koldioxid (α) samt mellan SLA och A_{max} (tabell 7). R²-värdena, strax under 0.5, indikerar

på en koppling mellan modellen och verkligheten. Detta påvisar att de träd som har högre fotosynteskapacitet också tenderar att ha större barryta per torrvikt.

Tabell 7. Regressionsanalys för specifik bladyta. Mätningarna gjordes i försöksområdet vid Reykir, Södra Island mellan 9 till 30 maj. Kurvorna visas nedan i figur 13. Regressionskonstanter beräknades; a motsvarar värdet där regressionslinjen korsar y-axeln och b är lutningen på regressionslinjen. Utöver dessa beräknades även R^2 -värdet, regressionskoefficienten, och p som är signifikansnivån.

Var	a	b	R^2	p
Rday	ns	ns	ns	ns
A	-0.023	0.0015	0.46	0.045
Conv	ns	ns	ns	ns
Amax	-53.272	2.008	0.45	0.048

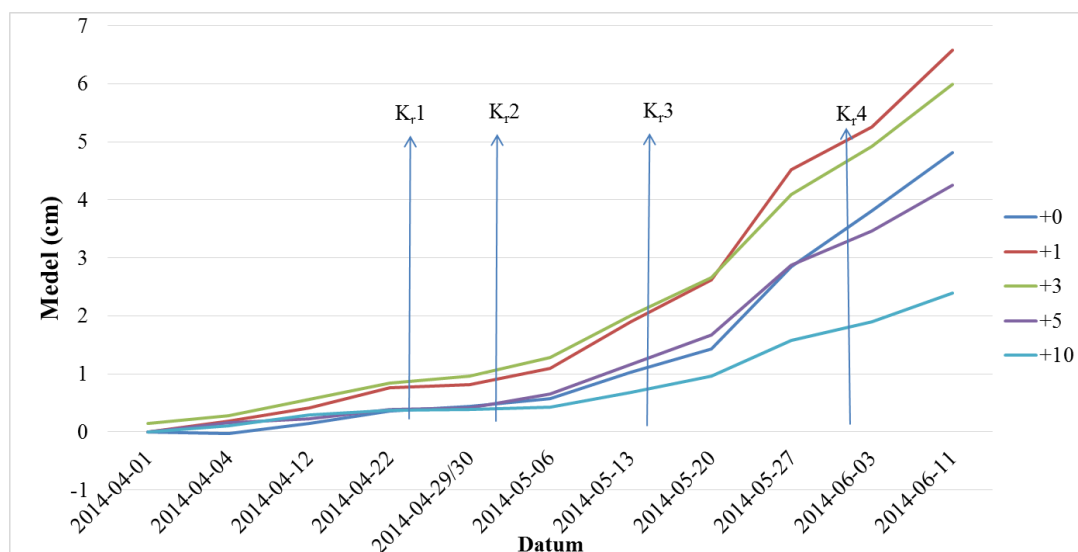


Figur 13. Sambandet mellan specifik bladyta (SLA) och barrns förmåga att ta upp koldioxid (α) samt specifik bladyta (SLA) och den beräknade maximala fotosyntesen (A_{max}). De statistiska resultaten visas i tabell 7. Mätningarna gjordes mellan 9 maj och 30 maj i försöksområdet vid Reykir, Södra Island.

3.3 Träd tillväxt och knoppsprickning vid olika marktemperaturer

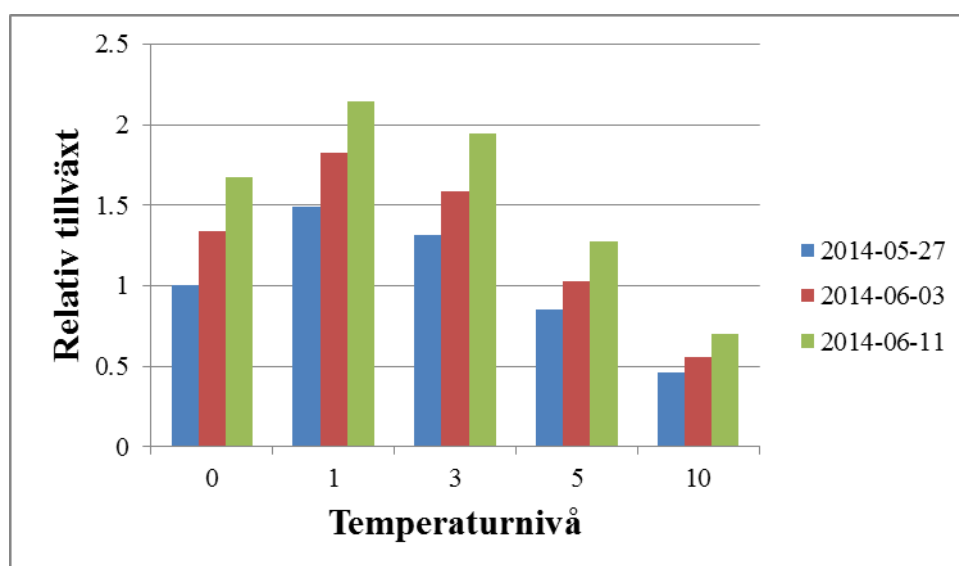
3.3.1 Dendrometer

Dendrometrarna mäter den årliga stamtillväxten hos träden. I figur 14 syns en tydlig tendens för att stamtillväxten vid temperaturnivåerna $+1^{\circ}\text{C}$ och $+3^{\circ}\text{C}$ gynnades av varmare marktemperaturer jämfört med träd som växte vid normal marktemperatur ($+0^{\circ}\text{C}$). Däremot fanns tydliga indikationer på en lägre tillväxt vid framförallt $+10^{\circ}\text{C}$.



Figur 14. Den uppmätta årliga stamtillväxten från 1 april till 11 juni 2014 vid de olika temperaturnivåerna +0, +1, +3, +5 och +10 °C i försöksområdet Reykir, Södra Island. Pilarna visar vid vilka tidpunkter de olika kampanjerna för markrespiration genomfördes.

För att kunna titta närmare på skillnaderna visas den relativa ökningen i diametertillväxt vid de tre sista tidpunkterna i figur 15. Jämfört med tillväxten vid normal marktemperatur (+0°C) ökade tillväxten vid +1°C och +3°C med 36 % respektive 21 %, medan minskningen var 21 % och 57 % för +5 respektive +10°C. Statistisk analys visade dock att skillnaderna inte var helt signifikanta i april-maj, vilket var i början av tillväxtperioden (tabell 8). Signifikanta skillnader påvisades vid fem olika jämförelser av temperaturnivåerna (tabell 8). Resultaten visade även på tendenser till signifikant skillnad mellan +0 och +1°C samt +5 och +10°C. Det är dock inte statistiskt säkerställt på de beräknade resultaten.



Figur 15. Den relativa tillväxten beräknad på trädens stamdiameter där utgångsläget är vid normaltemperatur vid det första mättillfället. Mätningarna gjordes mellan den 27 maj och den 11 juni 2014 i Reykir på södra Island.

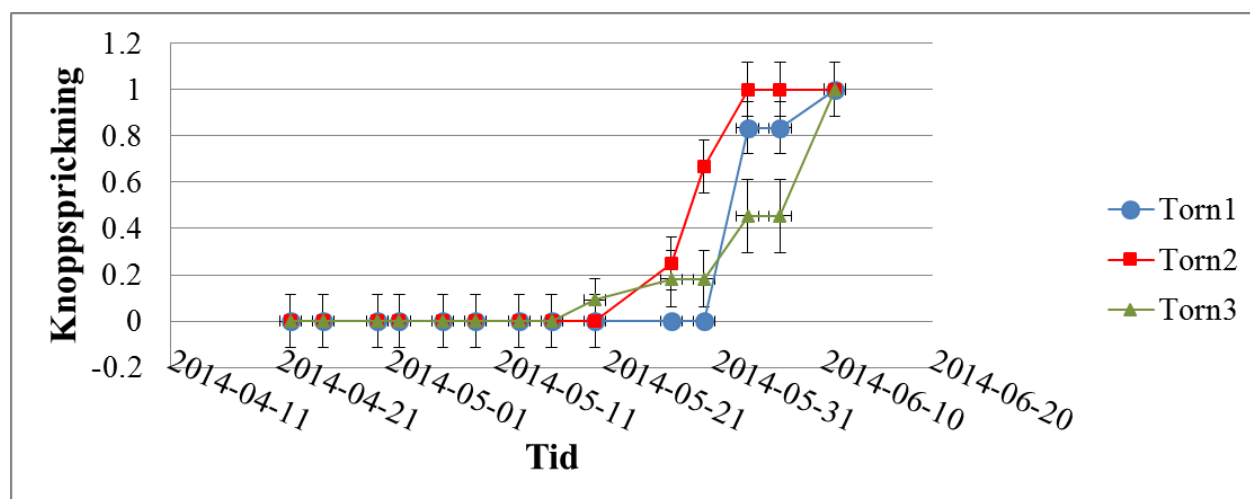
Tabell 8. Statistiska skillnader i den uppmätta stamtillväxten vid de olika temperaturnivåerna +0, +1, +3, +5 och +10°C i försöksområdet Reykir, Södra Island. Mätningarna gjordes från 1 april till 11 juni 2014. Värden som inte var signifikanta anges med ns, medan värdena som nästan är signifikanta ($p=0,05-0,1$) anges (ns).

°C	+1	+3	+5	+10
+0	(ns)	ns	ns	0.003
+1		ns	0.003	<0.001
+3	-		0.03	<0.001
+5	-	-		(ns)

3.3.2 Knoppsprickning

Knoppsprickningen mättes på utvalda grenar vid 14 tidpunkter mellan 22 april och 11 juni (figur 16). Knoppsprickningen påbörjade först vid torn 3, vid de högsta marktemperaturerna, men där tog det också totalt sett längst tid innan alla knoppar hade slagit ut. Torn 2 (+3°C) påbörjade sin knopptillväxt inom 7 dagar efter torn 3 (+7°C), men avslutade först, och torn 1 (vid normal marktemperatur; +0°C), påbörjade sin knopptillväxt drygt 10 dagar efter torn 3 och inom 4 dagar efter torn 2. Knopputslagningen gick där väldigt fort för alla grenar och avslutades under kortare tid jämfört med träden vid högre marktemperaturer (figur 16).

Istället för att beräkna statistiska resultat för knopptillväxtens medelvärde, används icke-parametrisk statistik (Kruskal-Wallis test) i form av frekvens för varje temperaturnivå. Signifikanta skillnader hittades den 30 maj samt 3 och 6 juni (tabell 9). Även om knoppsprickningen hade kommit igång den 20 maj vid +5°C och den 27 maj även vid +3°C var skillnaden i sprickning mellan temperaturnivåerna ännu inte signifikant.



Figur 16. Relativt antal knoppar som har spruckit vid olika tidpunkter där mätningarna påbörjades 22 april och avslutades 11 juni i försöksområdet Reykir, Södra Island.

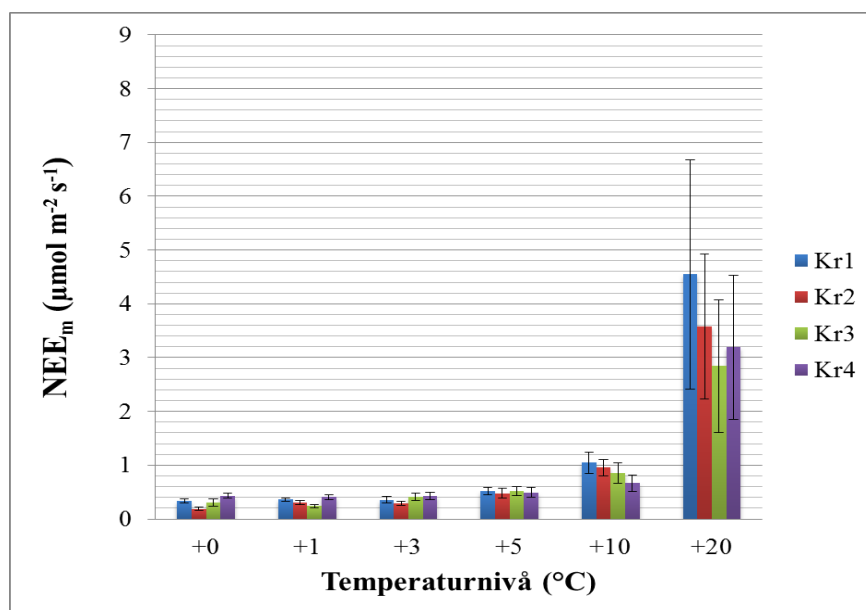
Tabell 9. Statistiska resultat (p-värde) för knoppfenologi mellan tornen (T1-T3) för perioden 20 maj - 11 juni (t9 – t14) enligt Kruskal-Wallis test. Då 0.05-0.10 anges (ns) och ns är $p > 0.1$ vid jämförelserna.

Tidpunkt	t9	t10	t11	t12	t13	t14
Kruskal-Wallis	0.33	0.210	0.001	0.008	0.008	1.000
T1 vs T2	-	-	< 0,001	ns	ns	-
T1 vs T3	-	-	ns	(ns)	(ns)	-
T2 vs T3	-	-	0.02	0.004	0.004	-

3.4 Skogsmarkens kolbalans

3.4.1 Skogsmarkens nettoflöde av CO₂ (NEE_m)

Nettoflödet av CO₂ i marken (NEE_m) mättes för att undersöka hur marktemperaturen påverkar förrådet av kol i marken. NEE_m var positivt vid alla försöksytor i Sitkagranskogen vid alla tidpunkter (figur 17), vilket betyder att marken utgjorde en källa till CO₂. Vid jämförelse av temperaturnivåerna och NEE_m (figur 17) kunde en signifikant ökning ses vid +20°C i jämförelse med de andra nivåerna (tabell 10). Från +0°C till +20°C hade NEE_m ökat ungefär tio gånger. Ökningen var snabb mellan de två högsta nivåerna (figur 16; +10 och +20°C). En positiv tendens kan urskiljas från figuren då nettoflödet av kol ökade vid höjd marktemperatur, men de fyra kampanjerna var inte signifikant skilda (tabell 10).



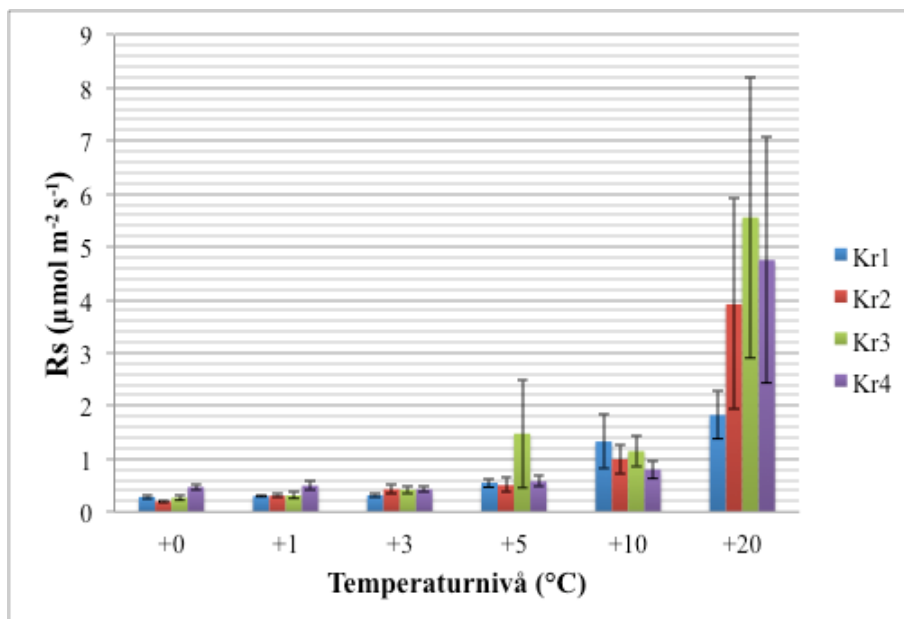
Figur 17. Nettoflödet av CO₂ i marken (NEE_m) i Sitkagranskogen i Reykir, södra Island, vid olika marktemperaturnivåer samt kampanjer (K_r). Undersökningen genomfördes mellan 22 april till 3 juni 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) och varje marktemperaturnivå.

Tabell 10. Statistiska skillnader hos uppmätta variabler, mellan de olika temperaturnivåerna samt mellan de olika kampanjerna. Modellen tvåvägs-ANOVA användes för analys av resultaten mellan temperaturnivåer och kampanjer. TUKEY-test användes för identifiering av signifikanta skillnader mellan temperaturnivåer och kampanjer. Mätningar genomfördes mellan 22 april och 3 juni 2014 i området Reykir, södra Island. P-värden över 0.05 är ej signifikanta.

ANOVA	Veg.	Moist	Ts10	PAR	NEEm	Re	GPPm	Rs
Temp.	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	ns	<0.0001
Kamp.	ns	ns	<0.0001	0.0305	ns	ns	ns	ns
TUCEY								
Temp.								
0 vs 1	ns	ns	(ns)	ns	ns	ns	-	ns
0 vs 3	ns	ns	0.001	ns	ns	ns	-	ns
0 vs 5	0.0023	ns	<0.0001	ns	ns	ns	-	ns
0 vs 10	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0136	ns	ns	-	ns
0 vs 20	<0.0001	ns	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001
1 vs 3	ns	ns	(ns)	ns	ns	ns	-	ns
1 vs 5	<0.0001	ns	0.0041	ns	ns	ns	-	ns
1 vs 10	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0028	ns	ns	-	ns
1 vs 20	<0.0001	ns	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001
3 vs 5	<0.0001	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns
3 vs 10	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0061	ns	ns	-	ns
3 vs 20	<0.0001	ns	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001
5 vs 10	<0.0001	<0.0001	<0.0001	(ns)	ns	ns	-	ns
5 vs 20	<0.0001	ns	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001
10 vs 20	0.0244	<0.0001	<0.0001	0.0002	<0.0001	<0.0001	-	0.0001
TUCEY								
Kamp.								
1 vs 2	-	-	ns	ns	-	-	-	-
1 vs 3	-	-	<0.0001	(ns)	-	-	-	-
1 vs 4	-	-	<0.0001	ns	-	-	-	-
2 vs 3	-	-	<0.0001	ns	-	-	-	-
2 vs 4	-	-	<0.0001	0.0319	-	-	-	-
3 vs 4	-	-	(ns)	0.0059	-	-	-	-

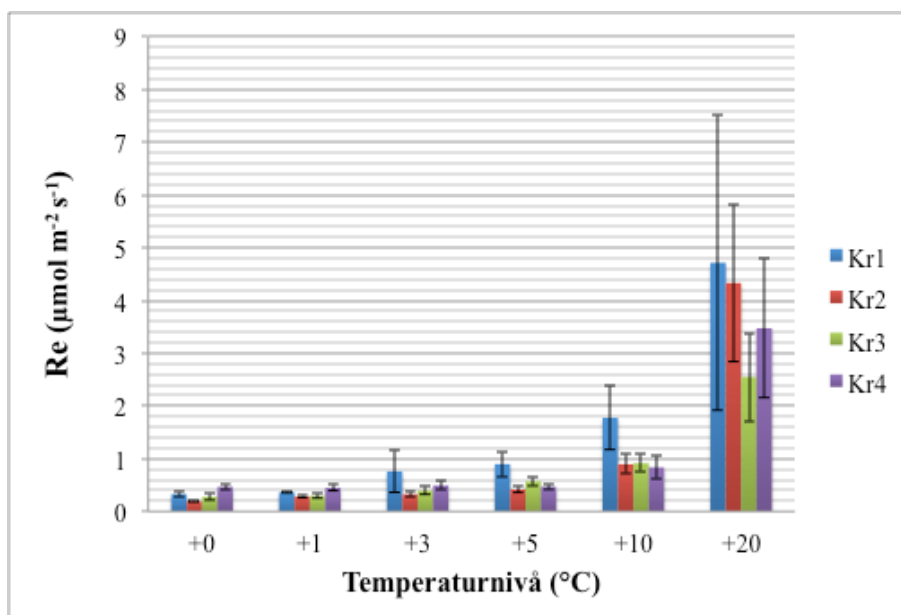
3.4.2 Markrespiration (Rs) och totala respirationen från mark och markvegetation (Re)

Både respiration från mark utan vegetation (Rs) och mark med vegetation (Re) mättes för analys av flödet av kol i markens ekosystem. Precis som NEE_m ökade Rs signifikant med höjd marktemperaturnivå (figur 18, tabell 10). Den ökade mest vid +20°C i jämförelse med de andra marktemperaturnivåerna. Medelvärdena för alla kampanjer vid varje temperaturnivå indikerade att Rs ökade från 0.30 till 4.0 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mellan +0 till +20 °C, men ingen signifikant skillnad fanns mellan kampanjerna (tabell 10).



Figur 18. Respiration från mark (R_s) vid olika temperaturnivåer och de fyra kampanjerna (K_r) som genomfördes i området Reykir, södra Island, mellan 22 april till 3 juni 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) vid varje marktemperaturnivå.

Ett likadant signifikant positivt samband fanns även mellan R_e och ökad marktemperatur (figur 19, tabell 10), där signifikanta skillnader fanns mellan temperaturnivå +20°C och övriga temperaturnivåer. Ökningen från +0°C till +20°C var 0.32 till 3.77 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Inga signifikanta skillnader fanns dock mellan kampanjerna (tabell 10).

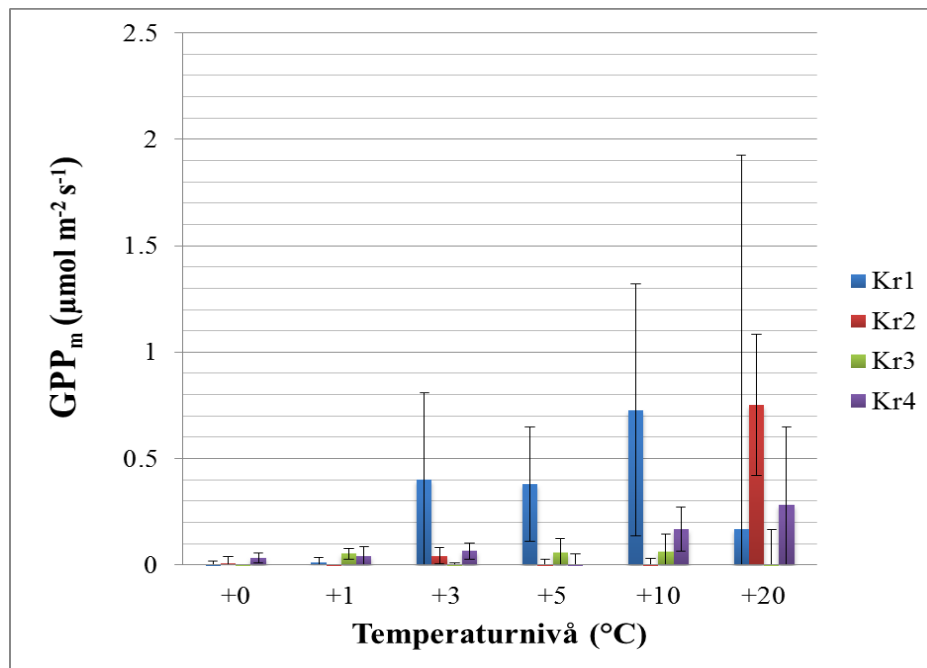


Figur 19. Den totala respirationen från mark och markvegetation (R_e) vid de olika temperaturnivåerna samt de olika kampanjerna (K_r) i området Reykir, södra Island. Mätningar genomfördes mellan 22 april till 3 juni 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) för varje marktemperaturnivå.

3.4.3 Primärproduktion av markvegetation (GPP_m)

Totalt upptag av CO_2 (GPP_m) mättes för att ta reda på hur mycket koldioxid som bundits in under fotosyntesen, något som skett hos markvegetationen. Resultaten för skillnader i GPP_m

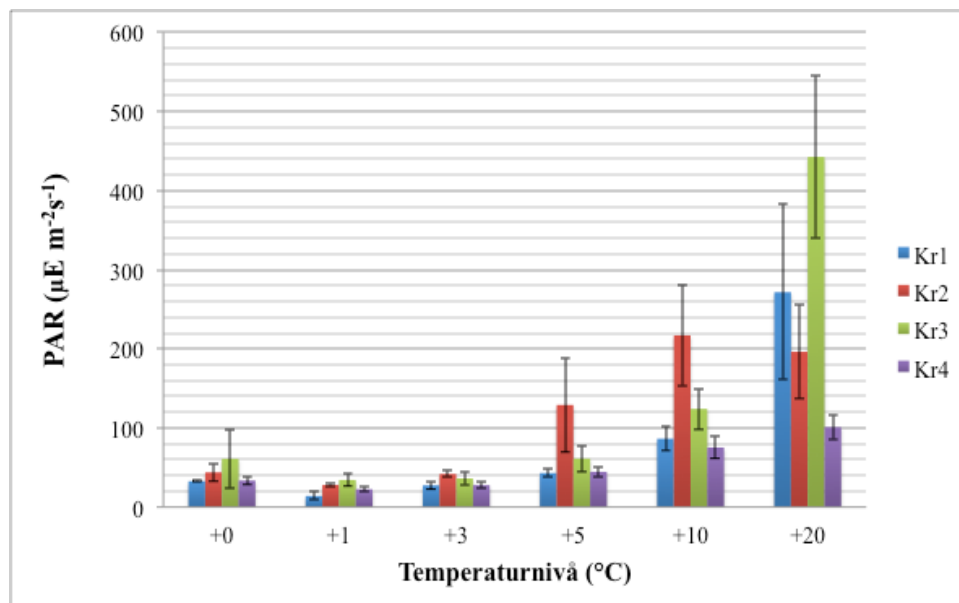
mellan de olika temperaturnivåerna samt mellan kampanjerna var inte signifikanta (figur 20, tabell 10). Dock kunde en viss ökande trend med höjd marktemperatur observeras.



Figur 20. Totalt intag av CO₂ (GPP_m) i markens ekosystem i området Reykir, södra Island, vid de olika temperaturnivåerna och de fyra kampanjerna (K_r). Mätningar genomfördes mellan 22 april till 3 juni 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) vid varje marktemperaturnivå.

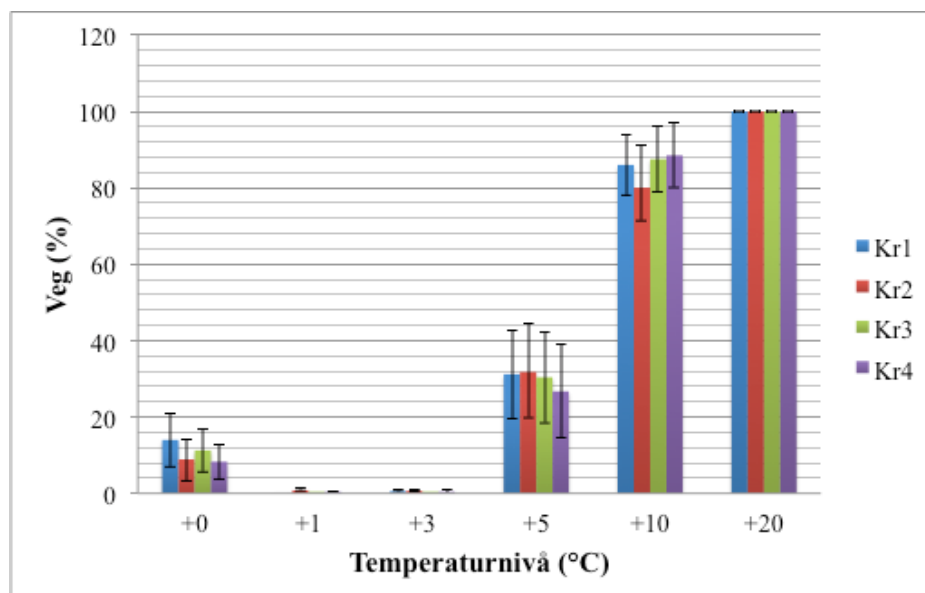
3.4.4 Miljöfaktorer och täckning av markvegetation

För att få en större förståelse för hur kolbalansen i markskiktet styrs av omgivande faktorer mättes ljusinstrålning på marknivå, fuktighet i mark samt temperaturen vid 10 cm djup och vegetationstäckning vid alla provtagningsrutor. Ett positivt samband kunde påvisas mellan provtagningsrutor med högre temperaturer och ljusinstrålning vid de fyra högsta temperaturnivåerna (figur 21, tabell 10). Den statistiska analysen indikerade en högre solinstrålning i kampanj 3 än kampanj 4, vilket kan ha påverkat övriga resultat.



Figur 21. Förändring av solljusets instrålning (PAR) vid de olika temperaturnivåerna samt kampanjerna (K_r), i området Reykir, södra Island mellan 22 april till 3 juni 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) vid varje marktemperaturnivå.

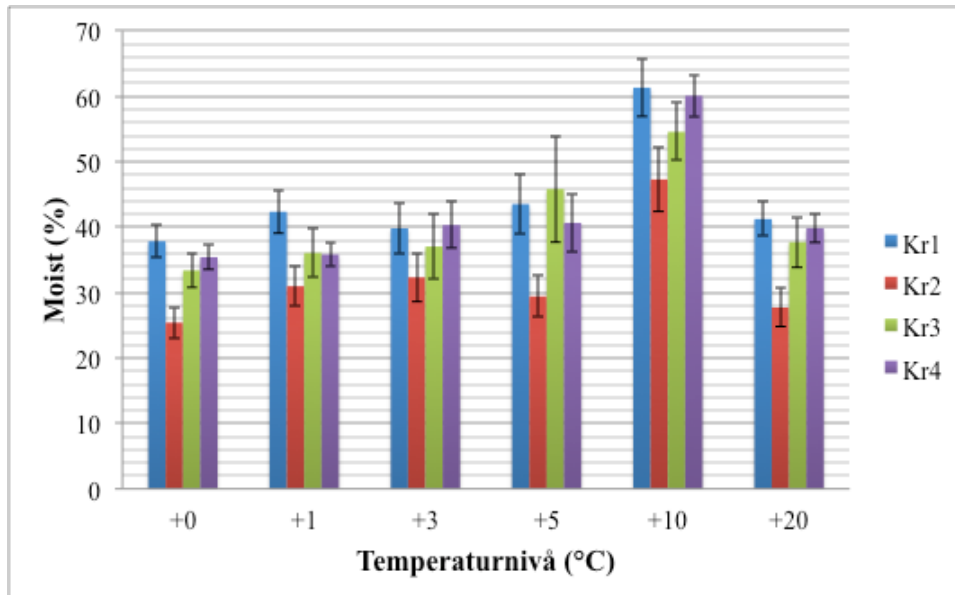
Markvegetationens täckning varierade signifikant mellan de olika temperaturnivåerna där en förhöjd marktemperatur hade en signifikant högre andel markvegetation enligt figur 22 och tabell 10. Högst andel vegetation fanns vid +10 och +20°C. Täckningen vid +20°C var signifikant större (nästan 100 procentenheter) än vid +1 och +3°C samt 14,5 procentenheter större än vid +10°C. Minst vegetation fanns vid +1 och +3°C, där skillnaderna till övriga temperaturnivåer var signifikanta. Statistiska beräkningar visade inte någon signifikant skillnad mellan de olika kampanjerna (tabell 10).



Figur 22. Vegetationens täckning vid olika temperaturnivåer samt olika kampanjer (K_r) i området Reykir, södra Island mellan 22 april till 3 juni 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) vid varje marktemperaturnivå.

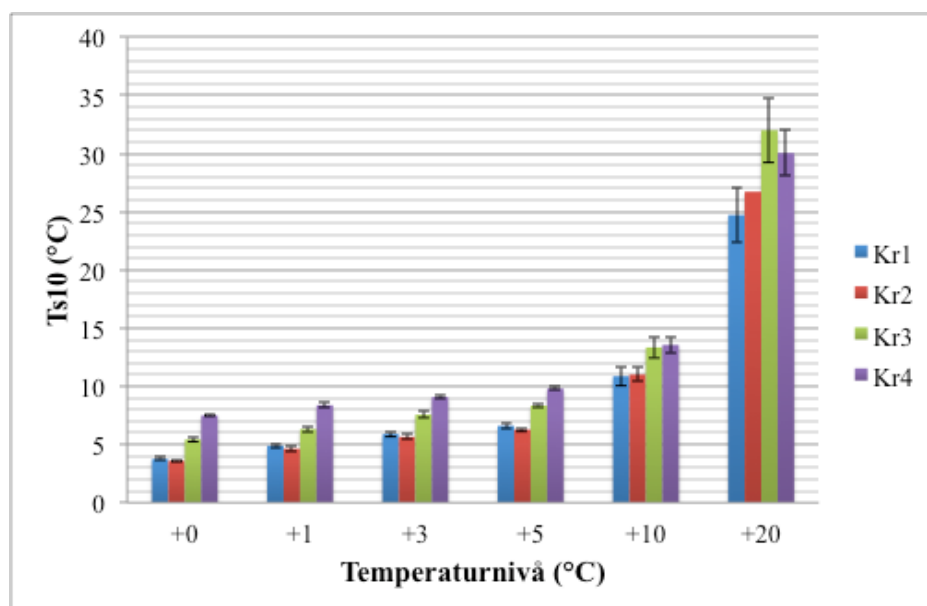
Markens fuktighet tenderade att vara relativt jämn mellan de olika temperaturnivåerna samt i de olika kampanjerna (figur 23). En signifikant skillnad (ökad fuktighet) kunde dock ses

mellan +10°C och andra marktemperaturnivåer (tabell 10). Skillnaden var störst mellan +0°C och +10°C där fuktigheten ökade med ungefär 23 procentenheter. En nedåtgående trend syntes efter +10°C då fuktigheten minskade med 20 procentenheter vid +20°C. Mellan övriga nivåer samt mellan kampanjerna var resultaten inte signifikanta (tabell 10).



Figur 23. Markens fuktighet i förhållande till temperaturnivåer och kampanjer (Kr) i området Reykir, södra Island mellan 22 april till 3 juni, 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) för varje marktemperaturnivå.

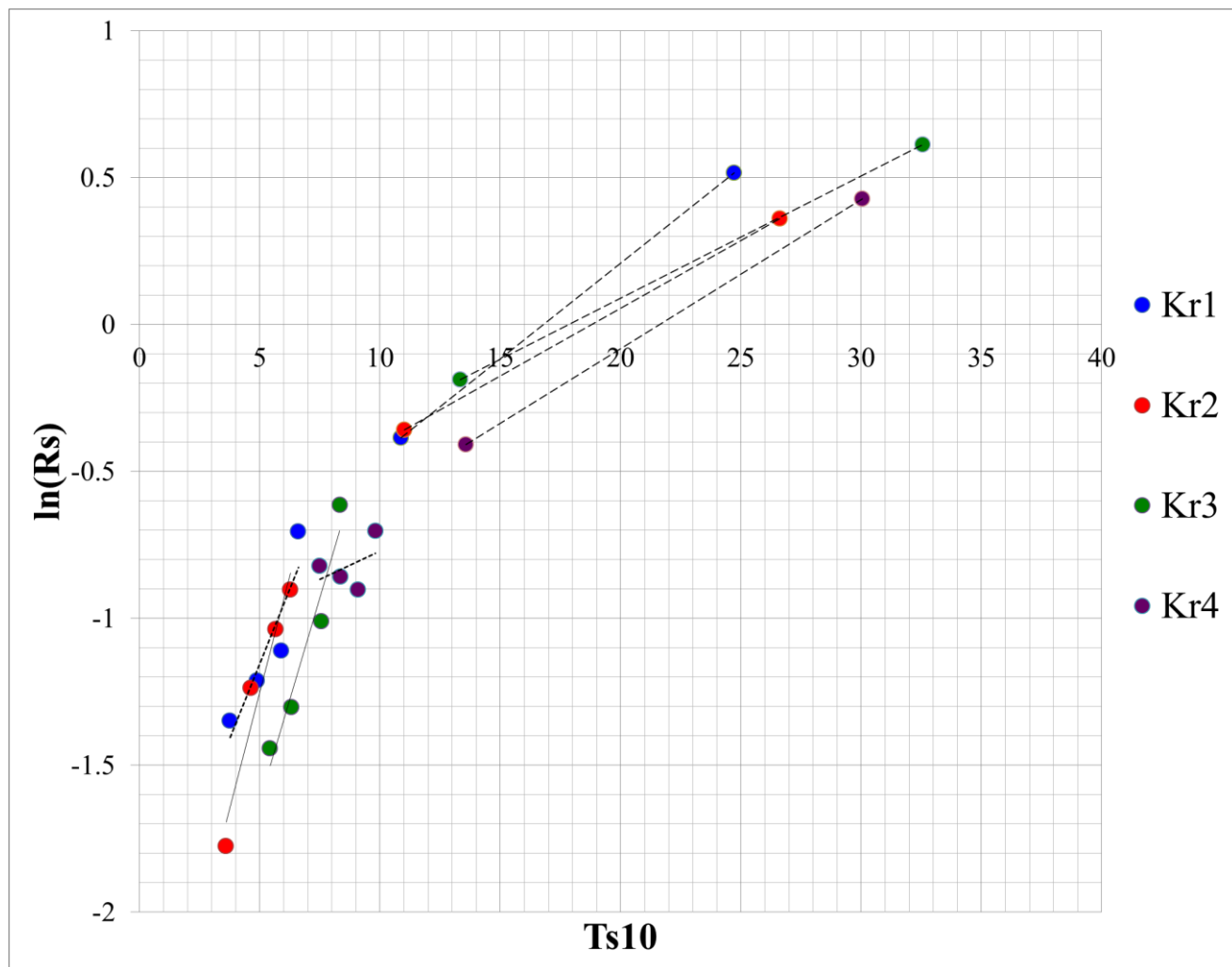
Uppmätt marktemperatur vid 10 cm djup ökade som förväntat signifikant både med marktemperaturnivå och med kampanj (figur 24, tabell 10). Medelvärdet för temperaturen vid temperaturnivåerna visade en ökning med 23°C från +0°C till +20°C. Kampanj 4 som genomfördes sist under våren indikerar en högre temperatur vid 10 cm djup i jämförelse med kampanj 1, där ökningen var 4°C. De signifikanta skillnaderna mellan kampanjerna visar att temperaturen ökade för varje kampanj som genomfördes under våren (figur 24, tabell 10).



Figur 24. Marktemperaturen vid 10 cm djup vid de olika temperaturgradienterna och de fyra kampanjerna (K_r) i området Reykir, södra Island. Mätningar genomfördes mellan 22 april till 3 juni 2014. Data visas som medelvärden och medelfel för 5 permanenta försöksytor (transekter) vid varje marktemperaturnivå.

3.4.5 Temperaturrensen i R_s

Markrespirationen ökade exponentiellt med temperatur för de första fyra temperaturnivåerna (+0 till +3°C) under kampanj 1 och 2 (figur 25, tabell 11). Även kampanj 1 indikerade ett positivt linjärt samband då resultaten var nära en signifikant nivå (tabell 11; $p = 0.09$). Ökningen och temperaturvariationen i kampanj 4 var betydligt mindre än i övriga kampanjer men visade inte på en signifikant skillnad. Efter 10°C (+5°C över normal marktemperatur), vid de två sista temperaturnivåerna i samtliga kampanjer, studerades en tendens där ökningen i respiration avtog med ökande temperatur (figur 25). Temperaturrensen försvagades därmed.

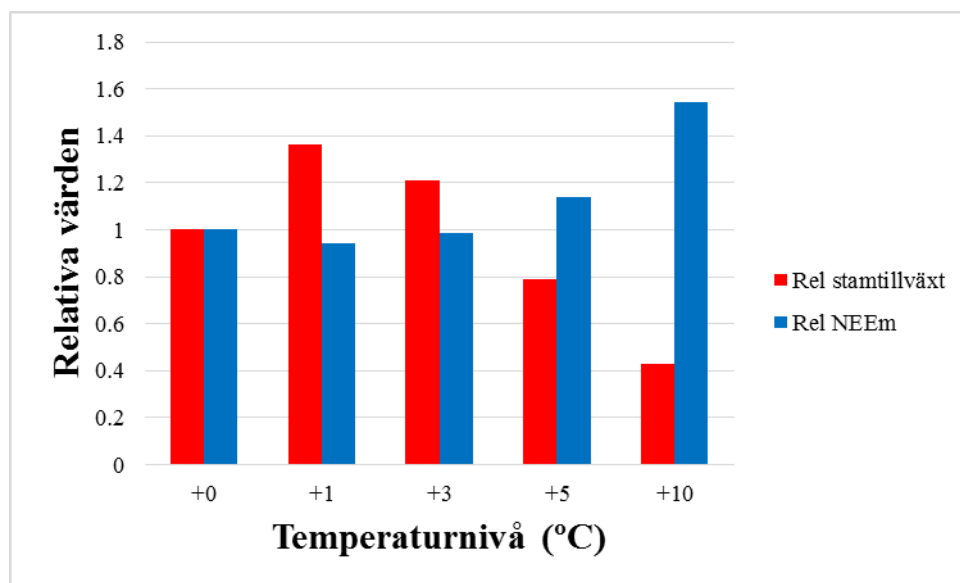


Figur 25. Den naturliga logaritmen av markrespirationen, $\ln(R_s)$, i förhållande till marktemperaturen vid 10 cm djup (T_{s10}). De fyra kampanjerna (K_r) visas i olika färg. Statistisk analys genomfördes vid 0°C till 10 °C (+0 till +5°C över normal temperatur). Hela regressionslinjer representerar signifikanta resultat medan prickiga representerar ej signifikanta sådana. Efter 10°C genomfördes ingen statistisk analys. Mätningar genomfördes mellan 22 april och 3 juni 2014 i området Reykir, södra Island.

Tabell 11. Regressionsanalys mellan $\ln(R_s)$ och marktemperatur i 10 cm djup vid temperaturnivå +0, +1, +3°C som visas i figur 25 för de fyra olika kampanjerna. Regressionskonstant a motsvarar värdet där regressionslinjen korsar y-axeln och b är lutningen på regressionslinjen. Utöver dessa konstanter beräknades även R^2 -värdet, regressionskoefficienten och p som är signifikansnivån.

Kampanj respiration	a	b	R^2	p
1	-3.00	0.28	0.94	0.02
2	-2.83	0.32	0.94	0.03
3	ns	ns	0.83	0.09
4	ns	ns	0.2	0.55

3.5 Jämförelse mellan tillväxt och nettoflöde av CO₂ i mark



Figur 26. De relativa värdena för stamtillväxt hos Sitkagran samt NEE_m i förhållande till marktemperaturnivå +0°C (relativt värde 1). Data togs fram mellan 27 maj och 11 juni i Reykir, Södra Island.

Genom att jämföra de relativa värdena för tillväxt hos Sitkagran och NEE_m kunde en slutsats dras angående hur den boreala skogens fotosyntes och respiration förhåller sig till varandra vid olika temperaturnivåer. Resultaten visar en trend hos den relativa tillväxten där den minskar efter +3°C. Det relativa nettoflödet av CO₂ i mark (NEE_m) visade däremot på en ökande trend efter samma temperaturnivå.

4. Diskussion

4. 1 Fotosyntes

4.1.1 Påverkade ökad markvärme granens vintervila och fenologi?

Den första hypotesen utgick från att stomata fortfarande skulle vara stängda vid månadsskiftet april/maj, vilket skulle vara ca 3-4 veckor innan knoppsprickningen sedan inträffade hos träd vid normal marktemperatur (figur 7). Konduktansmätningar gjordes för att undersöka om skillnad kunde ses i uppstart mellan träden vid de olika marktemperaturerna (tornen) i enlighet med hypotes 1. Alla träd visade sig dock vara aktiva när mätningarna påbörjades 29 april, vilket gjorde att hypotesen varken kunde fastslås eller dementeras. Hur en ökad markvärme påverkar andra fysiologiska processer under trädens vintervila mättes inte under försöket. Om vintervilan störs av högre marktemperaturer skulle det kunna vara en anledning till varför träden vid högre marktemperaturnivåer visade sig ha en lägre tillväxt (figur 14). Om inte vintervilan påbörjas och slutar vid rätt tidpunkt kan trädens fortsatta tillväxt påverkas negativt på grund av frostsador (Bernes, 2007). Vinterklimatet på Island är relativt mildt jämfört med andra områden vid samma breddgrader på grund av havets inverkan (Chapin III, et al., 2011), vilket gör att träden ofta kan bli aktiva tidigt på våren. Framtida mätningar måste

påbörjas tidigare på våren/vintern. Detta kan ge tydligare indikationer på när tillväxtsäsongen vid olika temperaturnivåer börjar, något som skulle kunna svara på hypotes 1.

En vidare hypotes handlade om att ökad marktemperatur skulle ändra granens tidpunkt för knoppsprickning (figur 16), med andra ord när träden hade knoppsprickning och började visa tecken på diametertillväxt och skotttillväxt. Skotttillväxten visade endast delvis en tendens till att följa hypotesen vad gäller påbörjan för knoppsprickning, då träden vid +7°C (torn 3) startade först och träden vid +3°C (torn 2) följde därefter (figur 15). Vid marktemperaturer på ungefär +7°C (torn 3) påverkades vissa av träden negativt, vilket kan studeras då knoppsprickningen generellt var långsammare där än för de andra temperaturnivåerna. Knoppsprickningen började tidigare vid +3°C jämfört med normal temperatur. Denna skillnad var dock enbart signifikant för när träden påbörjade sin knoppsprickning och inte under hela förloppet. Detta betyder att en statistisk säkerställning inte kunde fastslås för hela mätserien även då tendenser fanns. Enligt studier på markuppvärmning gjorda av Farnsworth, et al., (1995) fanns tendenser till att en ökad marktemperatur (+5°C) påverkar skogsvegetation genom ökad tillväxt, något som stämmer överens med de resultat som Strömgren (2001) tog fram på svensk granskog.

4.1.2 Hur påverkar en ökad marktemperatur fotosyntesens kapacitet?

Den andra hypotesen som studerades handlade om ökad fotosynteskapacitet vid högre marktemperaturnivåer. Träden har vid kvävebrist en begränsad fotosyntetisk kapacitet, något som ofta råder i barrskogar där mycket av näringsämnena är bundna i humusämnen (Chapin III, et al., 2011). Vid högre temperatur ökar mineraliseringen (Eriksson, et al., 2011), vilket bidrar till att mer näringsämnen, och därigenom mer kväve blir tillgängligt. Enligt Leblans (icke publicerad data) blir tillgängligheten av både NO₃ och NH₄ större i marken vid högre marktemperaturer. Detta studerades i samma område som vår studie.

Signifikanta skillnader konstaterades för barrrens förmåga att ta upp koldioxid (α , figur 10). Ett större upptag kunde påvisas vid normal temperatur, vilket betyder att mer koldioxid kunde tas upp till följd av högre enzymaktivitet (Chapin III, et al., 2011) hos träden vid normal temperatur jämfört med de vid +7°C (torn 3). Enligt figur 18 ökar markrespirationen vid högre temperaturer, något som också stämmer överens med Strömgrens undersökning (2001). Detta borde leda till möjlighet för högre upptag av koldioxid vid +7°C (torn 3), då en högre markrespiration kan leda till mer tillgängligt kväve. Detta kan användas till byggandet av Rubisco, det enzym som ansvarar för barrrens förmåga att ta upp koldioxid (α). Troligtvis påverkar här andra faktorer som hämmar processerna för fotosyntes vid för höga marktemperaturer.

Barrrens enzymer hade vid normal temperatur större möjlighet att ta emot den koldioxid som kommer in genom stomata jämfört med +7°C (torn 3, figur 10). När skillnaderna i de fyra variablerna R_{day} , kolupptagningsförmåga (α), konvexitet och A_{max} jämfördes (figur 9) syntes en omfördelning i fotosyntessystemet mellan enzymaktivitet och klorofyllstruktur mellan träd som växte vid normal temperatur och +3°C. Detta resulterade inte i någon större förändring i nettofotosyntes för träden vid de två tornen. En tydligt lägre aktivitet syntes däremot i barrrens

förmåga att ta upp koldioxid (α) och stomatakonduktans vid de högre marktemperaturerna (torn 3, figur 7 och 10), vilket har gett en minskad nettofotosyntes för dessa träd. Vid jämförelse med Bronson, et al., (2008) kan en skillnad påvisas mellan olika temperaturnivåer i våra försök, något som inte framkom i det tidigare genomförda försöket. Mer omfattande mätningar skulle behöva göras för att bättre kunna säkerställa våra resultat.

Vår studie visade på att stomatakonduktansen var störst för granskott vid +3°C jämfört med övriga temperaturnivåer, vilket betyder att träden där hade störst utbyte av koldioxid och vattenånga från omgivande luft (figur 7, tabell 3). Stomatakonduktansen kan därmed ses som en anledning till högre tillväxt för träden vid torn 2. Om konduktansmätningarna hade fortsatt längre in på sommaren hade möjligtvis en signifikant större konduktans vid +3°C (torn 2) kunnat påvisas, något som det nu endast fanns tendenser till. Om konduktansen är högre blir också den interna CO₂ koncentrationen högre i barren, vilket leder till högre fotosyntes, även om kapaciteten för själva fotosyntessystemet (maximal fotosyntes och barrenns förmåga att ta upp koldioxid (α)) är densamma. Detta kan delvis förklara den högre tillväxt som sker vid +3°C (figur 14).

Med utgångspunkt i resultaten för knoppsprickning (figur 16) påbörjades den vid torn 3, där marktemperaturen är som högst. Där fortgick den dock i en betydligt långsammare takt än för träden vid de andra tornen. De påbörjade sin knoppsprickning något senare, men visade istället upp ett snabbare förlopp. Anledningen till att trädens knoppsprickning vid torn 3 startade först kan bero på det vatten som transporteras från marken via rötterna till barren. Med en högre marktemperatur är möjligheten stor att vattnet som transporteras är varmare än vid de andra tornen, vilket skulle kunna leda till en tidigare knoppsprickning tack vare uppvärmningen.

4.1.3 Hur påverkar en ökad marktemperatur träd tillväxten?

Den tredje hypotesen som togs fram var att tillväxten skulle öka med högre marktemperatur, både på grund av ökad fotosyntes (se 4.1.2) och för att tillväxtsäsongen skulle börja tidigare (se 4.1.1).

En ökning i stamtillväxt påvisades vid temperaturnivåerna +1 och +3°C jämfört med normaltemperatur, vilket gav en tydlig indikation på en gynnad tillväxt kring dessa nivåer. Som tidigare nämnts visade nettofotosyntesen på en likartad utveckling för träden vid normal marktemperatur och de vid en temperaturökning på +3°C. Genom att titta på resultaten från konduktansen och trädens tillväxt tenderade träden vid +3°C att gynnas, vilket tillsammans med den något tidigarelagda knoppsprickningen får en totalt sett ökad nettoeffekt vad gäller produktiviteten. Enligt Strömgren (2001) gynnar en ökad marktemperatur med +5°C tillväxten för vanlig gran (*Picea abies*). Vi kan med hjälp av resultaten som tagits fram i vår studie, se att tillväxten gynnades vid +3°C men blev lägre därefter, vilket skiljer sig från Strömgrens resultat.

Vid torn 2 fanns en marktemperaturökning på +3°C, något som enligt resultaten för knoppsprickning och stamdiameter såg ut att ha gynnat tillväxten (figur 14 och 16). Tack vare

höjningen på +3°C från normal marktemperatur har mikrofaunan troligtvis haft möjlighet att påbörja sin aktivitet tidigare på våren och ha högre aktivitet under trädens tillväxtperiod, något som ses i stamtillväxt och tiden för knoppsprickning i figur 14 och 16. Tidigare studier (Slaney, 2006) gjorda på ökad lufttemperatur visar på liknande resultat som vi fått fram. En längre tillväxtsång kan i framtiden bli verklighet då temperaturen gör det möjligt för de kemiska processerna att komma igång tidigare på våren och avslutas senare på hösten. Då markaktiviteten generellt ökade med höjd temperatur (Chapin III, et al., 2011) kan kvävetillgången antas ha ökat i marken vid torn 2, vilket skulle vara fördelaktigt för träden och dess tillväxt. I enlighet med Strömngrens undersökning (2001) visar våra resultat på en ökad tillväxt vid något högre marktemperatur än det normala.

Då våra mätningar gjordes på träd som växte vid +5 och +10°C markuppvärmning kunde en positiv effekt på granarnas tillväxt däremot inte fastställas. Vid +5°C ökning från normaltemperatur syntes snarare en lägre tillväxt jämfört med de två tidigare temperaturnivåerna (+1 och +3°C). Stressande faktorer gav här ett negativt inslag för träden, trots en skillnad med enbart +2°C. Vid ytterligare ökning i temperaturen påvisades ännu större signifikant skillnad där en högre temperatur visade på betydligt lägre tillväxt.

Den årliga medeltemperaturen på södra Island ligger kring +5°C (Iceland Met Office, 2014). En höjning i marktemperatur med 3°C vid torn 2 och 7°C vid torn 3 ger därigenom en radikal förändring, något som borde ha en inverkan på vegetationen och markfaunan.

En mer långdragen knoppsprickning påvisades vid +7°C (torn 3) för alla mätningar på skotten som gjordes (figur 16) och för stamtillväxt vid +5 och +10°C (figur 14), vilket inte överensstämde med hypotesen. Förutom tillgången på kväve som är en av de främsta begränsande faktorerna för tillväxt i boreala skogar påverkar även tillgång på vatten, den aktuella temperaturen i både mark och luft, solljus och tillgången till koldioxid från atmosfären. I de mätningar som gjordes ändrades enbart faktorn marktemperatur. Indirekt förändrades då troligtvis vattentillgång och näringsinnehåll. Dock kunde inga begränsningar i tillgänglighet av kväve påvisas, snarare tvärtom. Enligt de mät försök som gjordes på fukt i marken syntes inte heller några begränsningar (figur 23). Då de resterande faktorerna inte ändrades kan det diskuteras vad som egentligen påverkade träden negativt från +5°C och uppåt. Som tidigare nämnts ger en höjning av 5°C en radikal förändring för de organismer som lever och de processer som pågår i marken. Detta ger utslag på trädens förmåga att tillväxa. En medeltemperatur i marken under året på 15°C (ökning med +10°C från normal temperatur) ses sällan i boreala skogar. Årsmedeltemperaturen ligger vanligtvis mellan -8°C och +5°C (Chapin III, et al., 2011) vilket kan göra det svårt för trädens rötter och olika processer att anpassa sig till en sådan höjning i marktemperatur.

Enligt Thoen (2011) minskade mängden finrötter hos Sitkagran i samma undersökningsområde som denna studie och då även mängden mykorrhizasvampar som sitter i anslutning till rotändarna. Eftersom koncentrationen av näring i marken ökar behöver inte lika mycket energi satsas på rotutbredning hos träden, då samma mängd näring finns tillgängligt inom en kortare räckvidd från stammen. Detta leder möjligen till ett minskat

vattenupptag, vilket kan vara en av anledningarna till att träden kring torn 3 (+5 till +10°C) inte tillväxte i samma takt som de andra. En annan orsak till minskat rotomfång kan vara den värmechock som kom i samband med jordbävningen 2008.

4.1.4 Hur påverkar en ökad marktemperatur barrrens morfologi?

Träd kan svara på ändrade miljöfaktorer som påverkar fotosyntessystemet med en direkt förändring i fotosyntesprocessen. Det innebär förändringar i barrrens uppbyggnad eller förändring av kväveinnehåll i barrren som sekundärt påverkar fotosynteskapacitet och kväveinnehåll (Chapin III, et al., 2011). För att undersöka detta mättes en specifik parameter, ”specific leaf area” (SLA), som i många försök har visat sig svara på ändrade miljöfaktorer och kväveinnehåll i växter (Niinemets, 1999). Inga signifikanta skillnader kunde ses i figur 12 för SLA mellan de olika tornen, vilket också stämde bra överens med att den maximala fotosyntesen ($A_{\max}$) inte var signifikant skild mellan dem (figur 10).

Regressionsanalys gjordes med SLA som oberoende variabel för att se om de skillnader som påvisades i nettofotosyntes (figur 9) kunde förklaras av skillnader i barrrens uppbyggnad. Tabell 7 visade signifikanta linjära positiva samband mellan SLA och barrrens förmåga att ta upp koldioxid samt mellan SLA och den maximala fotosyntesen ($A_{\max}$). Detta visade hur viktiga små förändringar i SLA kan vara för processer i barrren och att små förändringar i SLA även kan vara viktigare i uppvärmningsförsök än vad som tidigare har visats (se diskussion ovan). Den senare ($A_{\max}$) påvisade dock inte signifikanta skillnader vid jämförelse mellan SLA och temperaturnivåerna (tabell 5). Däremot visade den signifikanta skillnaden mellan barrrens uppbyggnad och $A_{\max}$ variationen mellan enstaka träd och grenar, oavsett vid vilken marktemperatur träden växte (figur 13).

De flesta uppvärmningsförsök som har gjorts på liknande ekosystem har inte höjt temperaturen mer än 1-5°C, till exempel Slaney (2006) och Strömberg (2001). Ändå kan det förekomma högre temperaturökningar än 5°C i årsmedeltemperatur i framtiden, särskilt på nordligare breddgrader (IPCC, 2013). Våra resultat visar att det kan finnas en brytpunkt i responsen när uppvärmningen når en viss punkt. Detta är en viktig upptäckt och borde forskas vidare på. Om den också håller för andra ekosystem (och uppvärmningsmetoder) kan vi inte dra slutsatsen att försök vid en svagare uppvärmning nödvändigtvis påvisar vad som kommer att hända om uppvärmningen blir kraftigare och en eventuell brytpunkt nås.

4.2 Markrespiration

4.2.1 Hur påverkade en ökad marktemperatur markrespirationen?

Enligt hypotes 4 förväntades markrespirationen (R_s) öka exponentiellt med varmare marktemperatur innan träden vaknat. Dock hann träden bli aktiva redan innan mätningarna påbörjades varpå hypotesen delvis inte kunde besvaras. En höjd marktemperatur bidrog enligt resultaten i denna undersökning till en exponentiellt ökad markrespiration (figur 18). Andra försök har också visat starka samband mellan marktemperatur och respiration från mark (Bronson, et al., 2008), (Rustad, et al., 2000), (Eliasson, et al., 2005). En av de avgörande miljöfaktorerna för respirationen från mark var marktemperaturen, vilken ökade signifikant i området (figur 24, tabell 10). Den ökande respirationen härstammade troligtvis främst från

mikroorganismerna i marken då mängden finrötter i försöket enligt Thoen (2011) minskade vid högre temperaturer. Den autotrofa respirationen från dessa skulle då antas minska vid en temperaturökning. Dock ökar troligtvis heterotrofa respirationen i denna studie då trädens rötter dör vid för höga marktemperaturer (figur 1; temperaturnivå +10°C) och bidrar till ökad nedbrytning. En utökad undersökning av övriga rötter (markvegetationens rötter) i marken bör genomföras för att ta reda på hur den övriga totala rotbiomassan påverkas av högre temperaturer i marken. På så sätt kan bakomliggande processer till den förhöjda markrespirationen utredas.

En tydlig koppling kunde ses mellan Ts10 (°C) samt ljusinstrålning (PAR) då ljusinstrålningen var störst där temperaturen var som högst (figur 21). Den ökade ljusinstrålningen till marken var en sekundär effekt av att en varmare marktemperatur till följd av förändrade geotermiska förhållanden bidrog till att träden dog (figur 1) och i sin tur bidrog till ett större ljusinsläpp.

En annan faktor som påverkar förutsättningar för markrespiration (Rs) är vattenhalten i marken (figur 23). Markvattenhalten var i de flesta fall inte signifikant skiljt mellan marktemperaturnivåerna. Det var enbart vid +10°C som marken i de översta 10 cm var signifikant fuktigare (figur 23, tabell 10). Därför kan inga tydliga tendenser till att torka skulle påverka respirationen i undersökningsområdet styrkas men enligt Lavelle & Spain, (2005) finns en korrelation mellan halten vatten i marken samt markrespiration. Den skillnad som fanns mellan temperaturnivå +10°C och övriga nivåer i figur 23 kan troligtvis förklaras med en förändring i topografin då lutningen avtog vid denna nivå.

Temperaturen i marken varierade signifikant mellan en stor andel av kampanjerna (figur 24, tabell 10). Generellt ökade temperaturen relativt lika över tid i referensytan (+0 °C) som i de uppvärmda ytorna. Däremot fanns en viss variation mellan de olika kampanjerna och temperaturnivåerna, vilket kan ha orsakats av olika stora regnmängder under försöksperioden, vilket kylde marken. Detta sågs också tydligt när sambandet mellan markrespiration och marktemperatur studerades (figur 18). Kampanj 4 visade då en mycket liten variation i temperaturer mellan +0°C och +5°C, vilket kan ha berott på kraftiga regn dagarna innan mätningen. Signifikanta skillnader kunde dock inte ses mellan olika djup i marken då tidigare nämnda mätningar indikerade detta (figur 6). Därför kan temperaturen vid djupet 10 cm sägas motsvara det översta markskiktets genomsnittliga temperatur. En annan anledning till att Ts10 förändrades mellan kampanjerna kan bero på att de genomfördes under vårvintern och försommaren då temperaturerna i både luft och mark varierade. Vid mätning av Rs studerades en snabb förändring i kampanj 3 vid temperaturnivå +5°C (Figur 18). För att kontrollera om tendensen som visades i kampanj 3 stämde genomfördes ytterligare en kampanj. Förändringen var dock inte signifikant (figur 18, tabell 10).

Enligt resultaten fanns en exponentiell temperaturrespons hos markrespirationen (Rs) som ökade med samma exponent fram till 10°C (+5°C över normal marktemperatur). Vid högre temperaturnivåer ökade temperaturresponsen men inte med samma temperaturkänslighet (figur 25). I ett annat försök med uppvärmning av boreal skogsmark i norra Sverige visade

Strömghren (2001) att temperaturresponsen hos markrespirationen ändrades drastiskt vid +5 °C, och en acklimatisering kan ha inträffat. Respirationen hade dock inte ökat signifikant med ökad temperatur i jämförelse med normal temperatur. Melillo, et al., (2002) och Eliasson, et al., (2005) kom fram till liknande resultat där markrespirationen ökade med höjd marktemperatur men acklimatiserades efter en viss tid. Vid jämförelse av vår studie med Strömghrens undersökning (2001) fanns delvis samma effekt av uppvärmningen på skogsmarkens respiration. Markrespirationen hade samma temperaturrespons i vår undersökning fram till 10 °C (+5°C över normal marktemperatur). Därefter studerades en viss försvagning av temperaturresponsen upp till 25°C (+20°C över normal marktemperatur), men inte en lika stark minskning i temperaturkänslighet som i Strömghrens undersökning vid +5°C. Även Melillo, et al., (2002) hittade en försvagning av markrespirationen som efter en ökning med 28 % efter 6 år minskade drastiskt. En viss försvagning ägde även rum i Eliasson, et al., (2005) modellering där ökningen i markrespiration försvagades från 44 % till 30 % av den ursprungliga markrespirationen mellan 7 och 10 år.

4.2.2 Vad kan orsaka ändrad temperaturrespons hos markrespiration?

Temperaturresponsen avtog vid temperaturer över 10 °C (+5°C över normal marktemperatur) och indikerar därmed en tendens till att markrespirationen påverkades av andra faktorer än enbart temperaturen vid högre temperaturnivåer. En faktor som ändrades vid högre temperaturer (över +5°C) var mängden levande grannar per m² (figur 1). Det som inte ses i figuren är att alla träd är döda vid den högsta temperaturnivån (+20°C). Det blev därför en klar ändring i både mängden och typen av förna. Markvegetation i ytor vid temperaturer över +5°C fanns i form av gräs och ormbunkar, men den mängd förna som tillkom ansågs inte vara lika stor som från tidigare vegetation med träd. Den minskande mängden substrat på grund av skiftet i vegetation kan ha varit anledningen till att temperaturresponsen blev svagare (figur 25). Det kan dock inte uteslutas att ett skifte i markorganismer eller en annan anpassning samtidigt ägde rum och att temperaturresponsen hos respirationen på så sätt minskade.

Undersökningen i Reykir, Island, visade ett annat resultat av temperaturrespons (figur 25) i jämförelse med Strömghrens studie (2001). I hennes undersökning höjdes marktemperaturen med +5°C, men organismerna anpassade sig troligtvis och respirationen påverkades av andra faktorer än den höjda marktemperaturen. I denna studie ökade däremot temperaturresponsen hos respirationen fram till 10°C (+5°C över normal marktemperatur) och avtog därefter (figur 25). Eliasson, et al., (2005) menar i sin modellering att en trolig förklaring till Strömghrens (2001) resultat var en minskad tillförsel av förna. Förklaringen skulle kunna stämma överens med resultaten från denna undersökning, då det fanns en minskning av levande träd i området där temperaturresponsen blev svagare (figur 1) samtidigt som vegetationstäckningen ökade. En förändring i förnans kvalitet och ursprung kan därför vara en anledning till den avtagande temperaturresponsen i denna undersökning.

Dock kan andra påverkande faktorer som Strömghren (2001) tar upp i sin diskussion, såsom acklimatisering av rötter och/eller mikroorganismer inte uteslutas. I undersökningen på Island studerades respirationen inom ett större temperaturspann, vilket även kan ha påverkat temperaturresponsens storlek. Med utgångspunkt från tidigare genomförda studier kan en

acklimatisering av markrespirationen komma att ske inom en snar framtid i försöksområdet i Reykir, eftersom uppvärmningen påbörjades för 6 år sedan. Därför skulle det vara intressant att följa vad som händer med temperaturresponsen de närmsta åren. Fortsatt forskning kan vara en möjlighet att studera om en anpassning hos mikroorganismerna kommer att ske eller om tillgången av substrat är den bakomliggande faktorn till den försvagade temperaturresponsen.

4.2.3 Hur påverkas nettoflödet av CO₂ i marken (NEE_m) vid höjd marktemperatur?

Resultaten från vår studie visade en positiv trend i nettoflöde av koldioxid från marken (NEE_m) med höjd marktemperatur (figur 17). En jämförelse mellan markrespiration och markvegetation samt hur dessa varierar ger en bild av nettoflödet av CO₂ i mark. Diskussionen ovan (4.2.1) om skillnaderna i respiration och vegetation vid olika temperaturnivåer bidrar därför till en slutsats om hypotes 5 stämmer.

På samma sätt som respirationen ökade vid ytor med höjd marktemperatur fanns en tendens till att en större mängd CO₂ kunde bindas in av markvegetationen (figur 22). Detta var förväntade resultat, eftersom det fanns mer vegetation där skogen hade blivit mycket glesare vid marktemperaturer över +5°C (figur 1). Alla träd hade dött vid +20°C och det fanns därför en större ljusinstrålning (figur 21). Dock antas inte markvegetationens fotosyntes (GPP_m) ha kompenserat för den ökade markrespirationen (Rs) (figur 18), då nettoflödet av koldioxid blev mer positivt vid högre temperaturnivåer (figur 17). Mer koldioxid släpptes då ut än vad som kunde bindas in av markvegetationen.

Om en ökad GPP_m ändrar markskiktets kolbalans skulle NEE_m bli mer negativt (GPP_m större än Re) och mer koldioxid skulle kunna bindas in än vad som släpptes ut via markrespiration. Resultaten visade dock en positivt ökande trend i NEE_m vid höjd temperatur i denna undersökning (figur 17), vilket innebär att mer koldioxid släpps ut än vad som binds in i marken och markvegetationen. Temperaturnivå +20°C visade det högsta, signifikanta nettoutsläppet av koldioxid, där värdet för NEE_m var som högst (figur 17, tabell 10). Detta innebär att mer koldioxid släpptes ut än vad som kunde bindas in i markens ekosystem vid högre temperaturnivåer, trots att markvegetationens fotosyntes (GPP_m) medräknades. Markens ekosystem kan därför sägas utgöra en källa av kol vid högre marktemperaturer och hypotes 5 kan styrkas.

4.2.4 Vilken påverkan har markvegetationen på markens kolbalans?

I hypotes 6 antogs att den totala respirationen från mark och markvegetation (Re) skulle vara större än markrespirationen (Rs) då respirationen från vegetation borde bidra till en högre total respiration från mark. Både Re och Rs hade i vår studie relativt låga värden, vilket gjorde det svårare att upptäcka eventuella skillnader mellan dessa. Trots detta kunde tendenser ses i diagrammen (figur 18 och 19). Utifrån resultaten kunde det konstateras att Re troligtvis inte var påtagligt större än Rs, som antagits (tabell 10, figur 18 och 19). Vissa resultat visade till och med att Rs hade en tendens till högre värden än Re. Vid de högre temperaturnivåerna var Rs troligtvis högre än Re, vilket kan ha berott på ett mindre motstånd för koldioxidavgången i

markskiktet där vegetationen tagits bort. Koldioxiden kunde därmed lättare avgå från marken. Detta fenomen är tidigare studerat av Sigurdsson (opublicerad data) och kan förklara varför respirationen från mark (R_s) tenderar att bli högre där vegetationen avlägsnats.

Eftersom vegetationen avlägsnades för hand med en kniv fanns rötter kvar i marken, vilket kan vara en bidragande faktor till den högre markrespirationen (R_s) vid ytorna utan markvegetation (figur 18). De rötter som fanns kvar i marken kunde då bli tillgängliga för nedbrytning. Detta påverkade också R_s positivt. Trots de låga värdena och den lilla skillnaden som fanns mellan R_e och R_s ökade båda med högre temperatur i marken (figur 18 och 19, tabell 10). Därför kan resultaten sägas antyda att temperaturen hade en större inverkan på markrespirationen än vad markvegetationen hade. R_e och R_s skiljde sig inte markant i den mängd koldioxid som avgick från mark. Därför antas markvegetationen inte ha påverkat den totala markrespirationen (R_e) i någon större utsträckning i denna undersökning.

I studien var den största delen av resultaten inte signifikanta, utan endast tendenser kunde urskiljas. Därför skulle det vara intressant att genomföra ytterligare studier för att få fram mer tillförlitliga resultat. Då mätningarna i vår studie påbörjades tidigt på våren, när snön smält bort, och avslutades tidigt i juni kan markvegetationen tänkas återhämta sig från vintern i början av undersökningen. Detta kan ha påverkat resultaten och respirationen från markvegetationen kan antas vara högre senare under sommaren då temperaturen är högre och fotosyntesen fortgår i större utsträckning. Vid en eventuell utveckling av studien kan mätningarna påbörjas längre in på sommaren för att säkerställa att markvegetationen har påbörjat all sin tillväxt. Det skulle vara fördelaktigt för att få bättre resultat. Dessa resultat skulle sedan kunna jämföras med denna studie.

4.2.5 Möjliga problem i markrespirationsmätningarna

Ett eventuellt mätfel vid respirationsmätningarna skulle kunna vara att kyvetten som användes i denna undersökning orsakade en större respiration då den sattes ned ungefär 1.5 cm i jorden och kan därigenom ha skadat rötter i marken. Detta skulle kunna ha bidragit till högre markrespiration i senare kampanjer. För att minska risken för ökad respiration på grund av skadade rötter kan ringar som stöd för kyvetten användas, liksom Bronson, et al., (2007) gjorde i sin undersökning. Ringarna sattes på plats ett år innan mätningarna påbörjades för att rötterna skulle hinna återhämta sig. Eftersom markvegetationen avlägsnats med kniv på vissa ytor kan även detta ha påverkat rötternas respiration.

Ytterligare ett problem var att kyvetten inte kunde användas vid ytor där markvegetationen var för hög, exempelvis där det växte ormbunkar. Därför kan det ha skett en underskattning i utbytet av koldioxid hos markvegetationen vid de höga marktemperaturnivåerna.

4.3 Skogens kolbalans

4.3.1 Vad var den förväntade nettoeffekten på skogens kolbalans?

Enligt hypotes 7 skulle en större ökning av fotosyntesen ske jämfört med markrespirationen vid högre marktemperaturer. På så sätt skulle skogens kolsänka bli starkare. Resultaten som togs fram vägdes samman och visade på skillnader i koldioxidutbyte beroende på

marktemperaturnivå. Mitt på dagen hade träden vid marktemperaturnivå +0°C (torn 1) ett stort potentiellt upptag kring 11 mol luft m⁻² blad s⁻¹ (figur 9). Antal m² barr som fanns över varje m² mark (LAI) i försöksområdet undersöktes inte, men andra lika gamla bestånd av Sitkagran på Island har omkring 4 m² m⁻² (Elmarsdóttir, et al., 2011). Detta tyder på att barrrens totala förmåga att ta upp koldioxid (α) troligen är högre än vad som blev uppmätt per m⁻² mark under dygnets ljusa timmar (tabell 4, variabel A). Däremot respirerar vegetationen över natten och vintern, något som inte heller undersöktes vidare. Nettoflödet av CO₂ från mark (NEE_m) var däremot ungefär 0.31 μ mol CO₂ m⁻²s⁻¹ (figur 17). Vi kan inte modellera kolbalansen vid normala marktemperaturförhållanden i skogen utifrån våra resultat, men resultaten ovan visar att det fanns potential för nettoupptag i försöksområdet innan uppvärmningen började. Tidigare ekosystemstudier genomförda på Island har visat att skogar vid normala marktemperaturer utgör sänkor för CO₂ (Bjarnadóttir, et al., 2009).

Vid torn 2 där temperaturökningen var ungefär +3°C kunde ingen större skillnad ses i medelvärdet för A/Ci-kurvan mot torn 1 där ingen uppvärmning skett (figur 9). Det betyder att fotosynteskapaciteten inte förändrades, men den totala nettofotosyntesen kan dock ha varit större om: a) konduktansen var högre (som det fanns indikationer för) eller b) träden har växt mer sedan uppvärmningen började och har därför högre LAI. Dendrometermätningarna (figur 14) visade att stamtillväxten vid +3°C ökade och att denna ökning i genomsnitt var ungefär 54 % jämfört med normal temperatur. Ökningen i Rs och NEE_m vid +3 °C var däremot 31 % och 17 %. Slutsatsen är att fotosyntesen troligtvis ökade relativt mer än markrespirationen och därför har skogen blivit en större sänka för CO₂ vid +3 °C.

Torn 3 står mellan temperaturnivåerna +5 och +10°C. Där minskade fotosynteskapaciteten med 26 % jämfört med torn 1 samtidigt som diametertillväxten minskade med 21 % (figur 10 och 14). Däremot ökade Rs och markens NEE_m med +204 % och +119 % för ett genomsnittsvärde mellan +5 och +10°C. Sammanlagt tyder detta på att skogen blev en betydligt svagare sänka för CO₂ under mätperioden för träden som växte vid denna marktemperaturnivå jämfört med de vid naturlig temperaturnivå. Därför förkastas hypotesen vid kraftigare temperaturhöjningar. Frågan som vi inte kan svara på utifrån dessa resultat var om förändringen blev så stor att skogen har blivit en källa eller ej.

Vid en temperaturökning över +10°C ökade respirationen signifikant, medan andelen levande träd minskade (figur 1). Inga studier för trädens fotosyntes genomfördes kring dessa temperaturer. Vid temperaturnivå +20°C fanns inga levande träd kvar. Där var hela markens ekosystem en källa till koldioxid (figur 17). Detta betyder att ekosystemet vid denna temperaturnivå var en kolkälla mitt i tillväxtsäsongen och den årliga balansen troligen är ännu större när hela vinterhalvåret räknas med.

Hur uppvärmningen påverkade kolbalansen i skogen kan indirekt visas genom relativa effekter på trädens fotosyntes och trädttillväxt (upptag) jämfört med relativa effekter på markens kolbalans (utsläpp). Vid jämförelse mellan relativ stamtillväxt hos Sitkagran och NEE_m i markens ekosystem kunde en större kolsänka studeras upp till +3°C varpå den minskade från +5°C och uppåt (figur 26). Detta stärker tidigare resonemang angående

markrespiration och tillväxt i undersökningsområdet. Resultatet var framtaget under en kort tid under tillväxtsäsongen och kan därför inte ses som generella företeelser för hela året. Fortsatta studier bör förläggas under en längre mätperiod för att få mer pålitliga resultat.

Resultaten från denna studie kan ge indikationer angående skogens roll som kolsänka vid ett varmare klimat. Vid en något högre temperatur i marken kan Sitkagranens fotosyntes och tillväxt komma att gynnas, varpå kolsänkan blir större. Dock visar resultaten också på att kraftigare uppvärmning istället gav negativa effekter på dess tillväxt. Markens respiration ökar exponentiellt vid förhöjda marktemperaturer, upp till 10°C (+5°C normal marktemperatur), och ökade därefter med lägre temperaturrespons. Vid högre temperaturnivåer än +10°C dog träden (figur 1) och ekosystemet utgjorde därmed en kolkälla, då nettoflöde av CO₂ i marken (NEE_m) (figur 17) blev alltmer positivt med högre marktemperaturer. Hypotes 7 stämmer därmed till viss del. Enligt Chapin, et al., (2011) kommer kolsänkan bli större vid högre medeltemperatur, något som delvis tillbakavisas i vår undersökning. Deras resultat är till viss del överensstämmande med våra men enligt vår studie finns en brytpunkt mellan +3°C och +5°C där kolsänkan bli mindre med ökad marktemperatur.

Om kolsänkan blir större i framtiden kan mer koldioxid bindas in i de boreala skogarna och det kan då ske en mindre påfrestning på andra system. Om det sker en acklimatisering av markorganismerna kan det vara en bidragande faktor till den ökande kolsänkan. Då våra studier inte påvisat detta behövs längre mätperioder under ett flertal år. Eftersom koldioxid har en lång varaktighet i atmosfären kommer dagens utsläpp av gasen ha en påverkan lång tid framöver. Därför är det oroande att kolsänkan minskar vid en högre temperatur än +3°C, då de utsläpp som nu sker av koldioxid fortsätter att öka.

Om kolsänkan blir mindre i framtiden på grund av förhöjd medeltemperatur i luft och mark kan de antropogena utsläppen inte längre bindas in i samma utsträckning. Den förhöjda koncentrationen av koldioxid i atmosfären kan i sin tur leda till ännu högre medeltemperatur (Bernes, 2007). Detta kan leda till att många av jordklotets andra globala system rubbas (se avsnitt 1.1.2). Eftersom en stor andel av kolet som finns i världens skogar finns i boreala sådana tyder våra resultat på att fortsatt forskning inom området är väldigt viktig.

4.3.2 Kan markuppvärmning jämföras med vad som händer i ekosystem vid klimatförändring?

I undersökningen som gjordes i Reykir mättes enbart markuppvärmning vid en normal lufttemperatur, vilket kan vara missvisande att koppla till framtida klimatförändringar. Enligt Bronson, et al., (2008) finns en skillnad i att undersöka enbart marktemperatur mot luft- och marktemperatur då den senare visar på en tidigare knoppsprickning och en skillnad i stomatakonduktans. Processerna i fotosyntesen kan påbörjas tidigare, då lufttemperaturen är en av de huvudsakliga faktorerna för när aktiviteten i barren påbörjas på våren (Chapin III, et al., 2002). Skillnaden i längd på tillväxtsäsongen mellan de olika försöken bidrar till olika tillförsel av förna, vilket i sin tur påverkar respirationen (Bronson, et al., 2008). Därför kan

man inte förutspå framtidens klimatförändringar genom markuppvärmningsförsök. Däremot kan dessa ge indikationer på hur den boreala skogen påverkas i framtiden.

4.4 Slutsatser

Skogens roll som kolkälla eller kolsänka är komplicerad med ett flertal faktorer som påverkar utsläpp och upptag av koldioxid från atmosfären (Chapin III, et al., 2011). I undersökningen som genomfördes på Island våren och försommaren 2014 framkom att temperaturen i marken var en av faktorerna som bidrog till förändringar i fotosyntes och respiration.

En ökad tillväxt och fotosyntes kan komma att ske vid en höjning av marktemperaturen enligt våra resultat. Med andra ord kan en ökning med upp till +3°C vara positiv sett till de globala klimatförändringarna, då träden kan binda in mer koldioxid och därmed minska koncentrationen i atmosfären. Dessa förhållanden kan komma att förändras vid ytterligare temperaturökning i marken, vilket motsäger hypotes 7. Den boreala skogen förlorar då en stor del av sin kapacitet att binda in koldioxid, om vi antar att undersökningen kan jämföras med vad som kommer att hända generellt. Enligt våra resultat kan den kolsänka som idag finns i boreala skogar komma att minska, vilket gör att mer koldioxid kommer stanna kvar i atmosfären och sätta press på globala ekosystem och andra kolsänkor. De antropogena utsläppen av växthusgaser som stadigt ökat sedan industrialiseringens början kommer i framtiden kunna öka ytterligare på grund av minskad buffertkapacitet. Till följd av detta kan jordens medeltemperatur komma att öka ännu mer och den boreala skogens roll som buffert att minska ännu mer. Detta kan tänkas leda till en ond spiral som blir svår att bryta.

Vid en eventuell framtida utveckling av projektet skulle undersökningsperioden behöva påbörjas tidigare för att studera skillnader i ekosystemet när träden börjar bli mer aktiva. Projektets längd skulle kunna utökas med både längre och upprepade mätperioder. Ett större projekt skulle kunna integrera fler faktorer såsom näringstillgång, pH, mängd förna samt utbredning av rötter. Detta för att få en större och mer omfattande bild av vilken påverkan barrskogens ekosystem har på den globala kolcykeln och klimatförändringarna. I denna studie undersöktes enbart en ökad marktemperatur. Vid en högre global medeltemperatur till följd av klimatförändringarna kommer troligtvis lufttemperaturen att öka, vilket bidrar till förändrade förutsättningar för den boreala skogen. Därför skulle det vara intressant att mäta både förändringar i lufttemperatur och marktemperatur i samma studie.

Litteraturförteckning

- Arnalds, O., 2004. Volcanic Soils of Iceland. *Catena*, 56(1-3), pp. 3-20.
- Bergh, J. et al., 2003. Modelling the short-term effects of climate change on the productivity of selected tree species in Nordic countries. *Forest Ecology and Management*, 183(1-3), pp. 327-340.
- Bernes, C., 2007. *En ännu varmare värld*. 1 ed. Värnamo: Naturvårdsverket.
- Bjarnadóttir, B., Sigurdsson, B. & Lindroth, A., 2009. A young afforestation area in Iceland was a moderate sink to CO₂ only a decade after scarification and establishment. *Biogeosciences*, Volume 6, pp. 2895-2906.
- Botkin, D. B. & Keller, E. A., 2003. *Environmental Science: Earth as a living planet*. 4 ed. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Bronson, D. R. et al., 2008. Response of soil surface CO₂ flux in a boreal forest to ecosystem warming. *Global Change Biology*, Volume 14, pp. 856-867.
- Cain, M. L., Bowman, W. D. & Hacker, S. D., 2011. *Ecology*. 2 ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. .
- Chapin III, F. S., Matson, P. A. & Mooney, H. A., 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 1 ed. New York: Springer.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A. & Vitousek, P. M., 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2 ed. New York: Springer.
- Dixon, R. K. et al., 1994. Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystem. *Science*, Volume 263, pp. 185-190.
- Eckersten, H., Gärdenäs, A. & Lewan, E., 2004. *Biogeofysik - en introduktion*. 1 ed. Uppsala: Swedish University of Agricultural Sciences.
- Eliasson, P. E. et al., 2005. The response of heterotrophic CO₂ flux to soil warming. *Global Change Biology*, Volume 11, pp. 167-181.
- Elmarsdóttir, Á. et al., 2011. Effects of afforestation on species richness.. *Náttúrufræðingurinn*, 81(2), pp. 69-81.
- Eriksson, J., Dahlin, S., Nilsson, I. & Simonsson, M., 2011. *Marklära*. 1 ed. Lund: Studentlitteratur AB.
- Farnsworth, E. J., Nunez-Farfan, J., Careaga, S. A. & Bazzaz, F. A., 1995. Phenology and growth of three temperate forest life. *British Ecological Society*, 83(6), pp. 967-977.
- Fitter, A. H. & Hay, R. K., 2002. *Environmental Physiology of plants*. 3 ed. London: Academic Press.
- ForHot, 2014. *Forhot*. [Online]
Available at: www.forhot.is
[Accessed 20 08 2014].
- Halldórsson, B. & Sigbjörnsson, R., 2009. The Mw6.3 Ölfus earthquake at 15:45 UTC on 29 May 2008 in South Iceland: ICEARRAY strong-motion recording. *Soil Dynamics and Earthquake Engineering*, 29(6), pp. 1073-1083.

- Hassol, S. J., 2004. *Impacts of a warming arctic*. 1 ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hyvönen, R. et al., 2007. The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist*, 173(3), pp. 463-480.
- Iceland Met Office, 2012. *Ársmeðaltöl fyrir stöð 957 - Reykir í Ölfusi*. [Online] Available at: http://www.vedur.is/Medaltalstoflur-txt/Stod_957_Reykir_i_Olfusi.ArsMedal.txt [Accessed 14 06 2014].
- Iceland Met Office, 2014. *Ársmeðaltöl fyrir stöð 923 - Eyrarbakki*. [Online] Available at: http://www.vedur.is/Medaltalstoflur-txt/Stod_923_Eyrarbakki.ArsMedal.txt [Accessed 29 08 2014].
- IPCC, 2007. *Climate change 2007: The physical Science basis*, New York: Intergovernmental panel on climate change.
- IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The physical Science Basis*, New York: Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Lavelle, P. & Spain, A. V., 2005. *Soil Ecology*. 2 ed. Dordrecht: Springer.
- Mahli, Y., Baldocchi, D. D. & Jarvis, P. G., 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment*, 22(6), pp. 715-740.
- Melillo, J. M. et al., 2002. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298(5601), pp. 2173-2176.
- Niinements, U., 1999. Research review Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New physiologist*, Volume 144, pp. 35-47.
- Reece, J. B. et al., 2011. *Biology*. 9 ed. San Fransisco: Pearson Education.
- Rockström, J. et al., 2009. A safe operating space for humanity. *Nature*, Volume 461, pp. 472-475.
- Rockström, J. et al., 2009. Planetary Boundaries: Exploring the safe operating space for humanity. *Ecology and Society*, 24 september, 14(2), pp. 1-33.
- Rustad, L. E. et al., 2000. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, Volume 126, pp. 543-562.
- Sadava, D., Hillis, D. M., Heller, C. H. & Berenbaum, M. R., 2011. *Life Science*. 9 ed. Sunderland: Sinauer Associates Inc..
- Sigurdsson, B. D., 2012. *FORHOT*. [Online] Available at: <http://landbunadur.rala.is/landbunadur/wgrala.nsf/key2/hhjn8s6hbm.html> [Accessed 11 04 2014].
- Sigurdsson, B. D. et al., 2002. Impact studies on Nordic Forests: effects of elevated CO₂ and fertilization on gas exchange. *Canadian Journal of forest research*, 32(5), pp. 779-788.
- Slaney, M., 2006. *Impact of Elevated Temperature and [CO₂] on Spring Phenology and Photosynthetic Recovery of Boreal Norway Spruce*, Alnarp: Sveriges Lantbruksuniversitet.
- Strömngren, M., 2001. *Soil-Surface CO₂ Flux and Growth in a Boreal Norway Spruce Stand*. 1 ed. Uppsala: Swedish University of Agricultural Sciences.

Strömgren, M. & Linder, S., 2002. Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway spruce stand. *Global Change Biology*, 8(12), pp. 1194-1204.

Thoen, E., 2011. *ECM fungi along a geothermal temperature elevation gradient in a Picea sitchensis forest stand in Iceland*, Reykjavik: University of Iceland.

Ågren, G. I. & Andersson, F. O., 2012. *Terrestrial Ecosystem Ecology*. 1 ed. New York: Cambridge University Press.