



Hvordan påvirker temperaturen den bakterielle omsætning?

Pedersen, N. L.; Sand-Jensen, K.; Søndergaard, M.

Published in:
Vand og Jord

Publication date:
2006

Document version
Også kaldet Forlagets PDF

Citation for published version (APA):
Pedersen, N. L., Sand-Jensen, K., & Søndergaard, M. (2006). Hvordan påvirker temperaturen den bakterielle omsætning? *Vand og Jord*, 13(3), 88-92.

Hvordan påvirker temperaturen den bakterielle omsætning?

Fungerer bakteriernes stofomsætning dårligt ved lave temperaturer og ganske særligt for svært omsætteligt organisk stof? Hvis det er tilfældet, hæmmes bakteriernes omsætning uforholdsmæssigt meget i kolde områder på Kloden og herhjemme om vinteren. Litteraturen indeholder modstridende svar på spørgsmålet. Vi har vurderet aspektet i tre nordsjællandske vandløb og fremskrevet effekterne i tilfælde af global opvarmning.

NIELS LAGERGAARD PEDERSEN
KAJ SAND-JENSEN
MORTEN SØNDERGAARD

Ønsker man at vurdere temperaturens regulerende rolle for biologiske processer og fremskrive konsekvenserne af globale klimaændringer, er der fortsat mange udestående spørgsmål /1-7/. Men drejer diskussionen sig om regulering af bakteriernes stofnedbrydning og produktion, samler interessen sig om meget centrale.

Det første spørgsmål lyder: Er temperaturens stimulering af stofnedbrydningen den samme over hele det typiske toleranceområde for biologisk aktivitet (0 til 40 °C) eller stimuleres nedbrydningen mere indenfor visse snævre temperaturintervaller end andre? Man kunne forestille sig, at svaret afhang af, hvilke temperaturer bakterierne havde levet ved og tilpasset sig og dermed afhang af årstiden og levestedet. Man kunne også forestille sig, at svært omsættelige organiske substrater krævede højere temperaturer for at blive nedbrudt end let omsættelige, da nedbrydningshastigheden selvfølgelig generelt stiger med temperaturen indenfor bakteriernes toleranceområde /5, 6/.

Det andet spørgsmål lyder: Er bakteriernes respiration og vækst lige følsomme for ændringer i temperaturen, så væksteffektiviteten (dvs. vækstudbyttet per konsumeret substratmængde) forbliver konstant, eller findes der et temperaturinterval, hvor effektiviteten er maksimal? Man kunne forestille sig, at væksteffektiviteten var lav både ved meget lave og

meget høje temperaturer. Forklaringen kunne være, at bakteriers stoftransport over membranerne vha. indlejrede transportproteiner blev nedsat både ved meget lave temperaturer, hvis fedtstoffer i membranerne blev stive, og ved meget høje temperaturer, hvis fedtstofferne blev for flydende og proteinerne tillige begyndte at denaturere og skulle repareres /3, 5/.

Kan man give svarene og kender man scenarierne for temperaturen i et fremtidigt varmere klima, kan man beregne en række forventede konsekvenser. Derfor har vi målt den bakterielle nedbrydning i vandløbsbunden om vinteren, foråret og sommeren i tre små nordsjællandske vandløb, som dækker en gradient fra forventet dominans af svært

omsætteligt organisk stof året rundt (Selbæk kilde i Grib Skov) til dominans af let omsætteligt organisk stof, især om sommeren (Pøllå nedstrøms Strødam Engsø; boks 1).

Vi ville også gerne tjekke, om de ret konstante temperatureffekter på den organiske stofnedbrydning mellem 4 og 20 °C, vi tidligere har fundet for fritlevende bakterier på forskellige lokaliteter /7, 8/, kunne genfindes for sedimentbakterier. Vi ville tillige gerne kende temperaturens effekt på bakterievæksten og væksteffektiviteten, for det er afgørende for, hvor meget energi der bliver til rådighed for de mange encellede og flercellede dyr, som udnytter bakterievæksten.

Som bekendt sker mere end 90% af den samlede nedbrydning i bække og mindre åer nede i vandløbsbunden og den mikrobielle fødekæde dominerer omsætningen i de fleste vandløb. Ergo, hvis ændrede temperaturer påvirker omfanget og vækstudbyttet af bakteriernes omsætning af det organiske stof, ændres to af de mest afgørende processer i økosystemet og effekten vil forplante sig hele vejen gennem fødekæderne.

Bakteriernes respiration

Alle ni måleserier af bakteriel respiration som funktion af temperaturen følger det samme

Boks 1: Bakteriel respiration, vækst og væksteffektivitet

Målinger er udført på overfladesediment indsamlet i de tre vandløb vinter, forår og sommer. Eksperimenterne er udført med finkornede sedimentpartikler, der kan holdes i suspension i filtreret vand fra lokaliteten.

Bakteriernes respiration (R) er målt som iltforbrug i mørke i lukkede glasrør over kort tid (18-44 timer). Der tilstræbes nogenlunde samme iltforbrug (40-60% af iltmætning) i alle glasrør. Iltforbruget er omregnet til kulstoffrigivelse (R) ved at antage et sædvanligt molforhold mellem CO₂ og O₂ på 0,85. Bakteriernes celleproduktion er målt i samme opstilling som indbygning af radioaktivt mærket thymidin i bakterie-DNA i forsøg over en halv time. Celleproduktionen er omsat til kulstofproduktion (P) ved at benytte typiske litteraturværdier for kulstofmasse per celle /10/. Bakteriernes konsumtion (K) af organisk kulstof er summen af produktion og respiration (P + R). Væksteffektiviteten (udbyttet) er derfor forholdet mellem bakterieproduktion og konsumtion: P/(P + R).

Eksperimenterne er udført over en gradient af temperaturer ved at anbringe glasrørene i huller fordelt i en lang og tyk aluminium-blok, der i den ene ende er kølet til 0 °C og i den anden ende er opvarmet til 40 °C. Aluminium-blokken vipper under forsøget for at sikre omrøring i glasrørene.

Figur 1. Eksempel på sammenhængen mellem vandtemperatur og bakteriel respiration (A), produktion (B) og væksteffektivitet (C) i Havelse Å i en vinterperiode. Hvert punkt er et gennemsnit af 4 målinger.

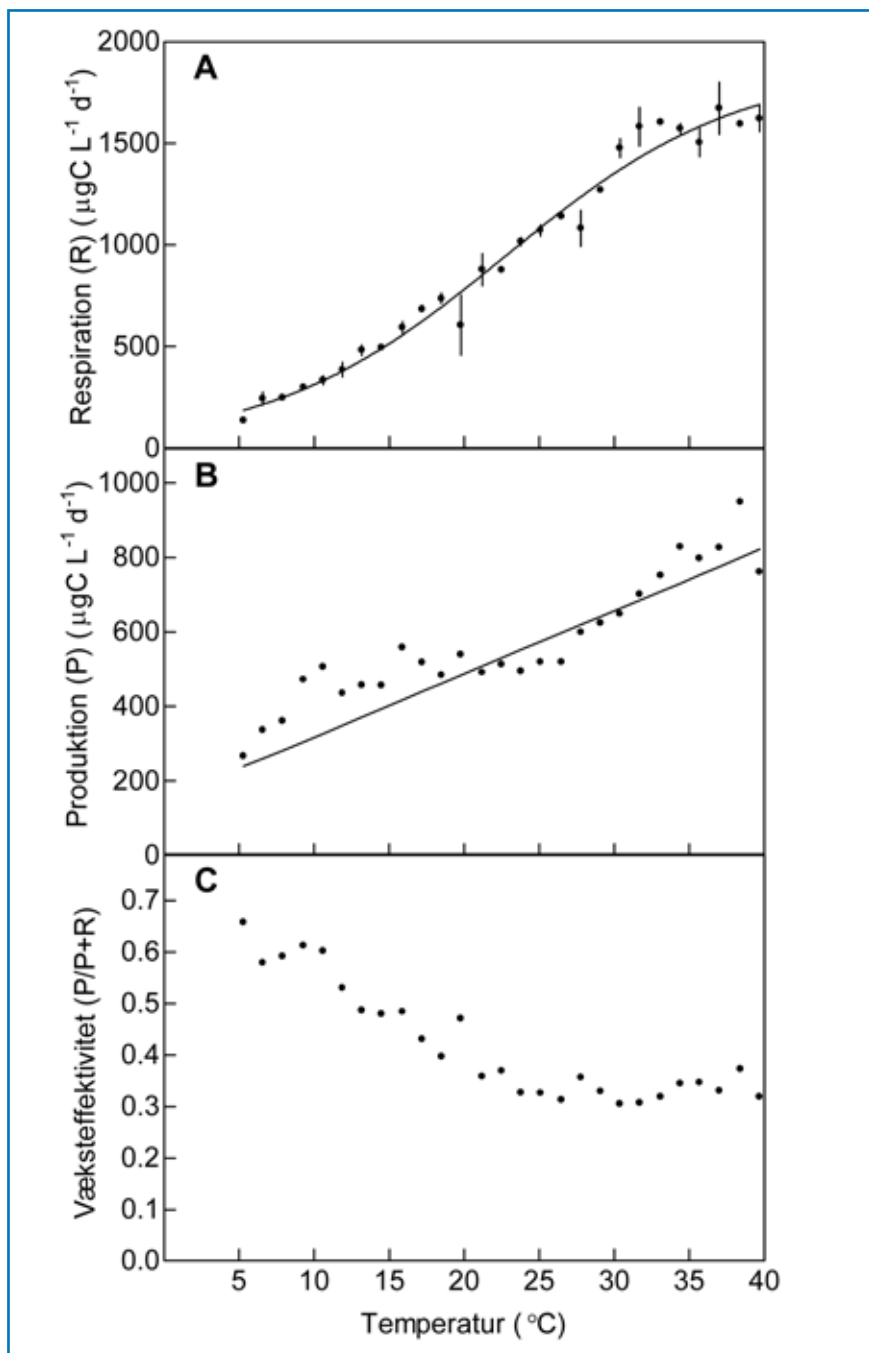
overordnede mønster i tæt overensstemmelse med den opstillede model (figur 1A, boks 1). Respirationen stiger ved øget temperatur og i absolutte tal øges stigningstakten med temperaturen op til ca. 30 °C. Herefter sker et fald i stigningstakten og en begyndende affladning af forløbet. Den maksimale respiration findes ved temperaturer, der enten ligger over eller omkring 40 °C, og der er ingen tendens til, at den optimale temperatur afhænger af hverken vandløbet eller årstiden.

Den relative stigningstakt i respirationen ved øget temperatur kan udtrykkes på forskellig måde (boks 2). For den samlede forløb mellem 0 og 40 °C ligger Q10 i de forskellige forsøg mellem 1,8 og 2,5 og aktiveringsenergien mellem 48 og 79 kJ mol⁻¹, og der er ingen systematiske sammenhænge til hverken typen af vandløb og årstiden (tabel 1).

For temperaturer mellem 4 og 20 °C er gennemsnittet af Q10 højere nemlig $3,07 \pm 0,33$. Sidstnævnte værdier er i tæt overensstemmelse med 70 tidligere måleserier på $3,35 \pm 0,68$ for fritlevende bakterier i de samme nordsjællandske vandløb indsamlet vinter, forår og sommer og inkuberet indenfor netop dette temperaturinterval /7, 8/.

Som nævnt er der ingen ændringer i respirationens temperaturafhængighed mellem vandløbene og årstiden, men den maksimale respiration ændrer sig (tabel 1). Som ventet er respiration per kulstofmængde lavest i skovkilden, Selbæk på alle årstider. Respirationen er højere i Havelse Å, som ligger i åbent land og modtager markvand og rensset spildevand. Endelig er respirationen højest i Pølå, som ligger i åbent land, modtager rensset spildevand fra Hillerød og tillige letomsætteligt organisk stof fra en næringsrig sø (Strødam Eng sø) umiddelbart opstrøms for stedet, hvor prøverne udtages. Denne variation i respirationshastigheden er i overensstemmelse med de tidligere målinger på fritlevende bakterier /7, 8/.

Der er ingen signifikante sammenhænge mellem omsætteligheden af det organiske stof og aktiveringsenergien eller Q10 for nedbrydningen mellem vandløbene og årstiderne. Selvom det organiske stof således omsættes hurtigere i Pølå nedenfor søen, er temperaturafhængigheden af nedbrydningen uændret.



Temperatureffekten er størst ved lave temperaturer

Kurveforløbene viser, at temperaturens relative stimulering af respirationen aftager fra lave til høje temperaturer (figur 1A). Det samme gælder for produktionen (figur 1B). En enkel måde at illustrere det på, er at sammenligne Q10 for temperaturintervallerne 5-15, 15-25 og 25-35 °C (tabel 2). Respirationens Q10 falder fra 3,31 i det laveste til blot 1,43 i det højeste temperaturinterval. Udtrykt med ord betyder det, at respirationen i gennemsnit øges med en faktor 3,31 fra 5 til 15 °C, mens den blot stiger med en faktor 1,43 fra 25 til 35 °C.

Q10 for produktionen er lavere end for

respirationen. Produktionens Q10 falder fra 2,10 i det laveste til 1,26 i det højeste temperaturinterval. Alle de nævnte forskelle er statistisk signifikante.

At Q10 ændrer sig med temperaturintervallet er vist mange gange tidligere og er i overensstemmelse med den anvendte modelteori, der bygger på at aktiviteten af, i princippet et enzym, hovedsagelig reguleres af (1) aktiveringsenergien af den katalytiske reaktion og (2) balancen mellem den oprindelige og denaturerede form af enzymet /9/. Ved høje temperaturer hæmmer den reversible denaturering i stigende grad processen. Ved endnu højere temperaturer (> 40 °C) får permanent denaturering betydning.

Væksteffektivitet

Vi har anvendt alment accepterede metoder til at bestemme bakteriernes væksteffektivitet /10, 11/. Disse metoder rummer forskellige kritiske antagelser, så vi vil ikke påstå, at de målte væksteffektiviteter nødvendigvis giver det endegyldige svar. De anvendte målinger af respiration og produktion har imidlertid begge den fordel, at de er hurtige og følsomme teknikker, men den beregnede produktion afhænger bl.a. af omregningsfaktorer fra thymidin-indbygning til produceret celletal og videre til produceret kulstofbiomasse. Omregningen fra celletal til kulstofbiomasse er ikke en universel konstant.

De målte væksteffektiviteter varierer gennemgående mellem 0,2 og 0,6 (= 20-60%), hvilket ligger indenfor det forventede og teoretisk mulige /11/. Der er ingen sammenhæng mellem nedbrydeligheden af det organiske stof og den målte væksteffektivitet. I de fleste måleserier falder væksteffektiviteten med stigende temperaturer fra 5 til 35 °C (figur 1C), mens den i nogle få måleserier forbliver konstant. Faldende væksteffektivitet er en logisk konsekvens af, at respirationen stiger mere med øget temperatur end produktionen gør.

Vi har undladt at beregne væksteffektiviteten for meget lave temperaturer under 5 °C, fordi usikkerheden ved beregningen er meget stor pga. lave proceshastigheder især for respirationens vedkommende. Men målingerne tyder ikke på, at væksteffektiviteten hæmmes af meget lave temperaturer. Tværtimod.

Tabel 1. Oversigt over Q10, aktiveringsenergi, temperaturoptimum og maksimal respirationshastighed for sedimentbakterier i Selbæk, Havelse Å og Pølse om vinteren, foråret og sommeren. TOC: total organisk kulstof.

Vandløb	Q10			Aktiveringsenergi (kJ mol ⁻¹)			Temperaturoptimum (°C)			Maksimal respirationshastighed (µgO ₂ mgTOC ⁻¹ d ⁻¹)		
	V	F	S	V	F	S	V	F	S	V	F	S
Havelse Å	2.1	2.4	2.2	60	67	66	39.8	38.5	35.2	90	116	47
Pølse	2.1	2.1	1.8	55	48	70	36.0	38.1	30.7	169	173	440
Selbæk	2.5	2.2	2.2	79	57	58	40.0	40.0	39.2	66	88	71

V= vinter, F= forår og S= sommer.

Står de fundne mønstre til troende, kan vi derfor forvente svagt faldende vækstudbyttet af bakteriernes stofnedbrydning i et fremtidigt varmere klima. Den stigende omsætning ved øget temperatur kan dog mere end kompensere for de øgede procentuelle udgifter til respiration. Så længe der findes tilstrækkeligt med organisk stof, vil højere temperaturer derfor fremme den bakterielle omsætning og øge tilgængeligheden af bakterier for encellede og flercellede smådyrs konsum.

Øget stofnedbrydning i varmere vandløb

Vi har nu tilstrækkelig med information til at kunne estimere, hvor meget den organiske stofnedbrydning ved mikrobiel respiration kan forventes at stige i et fremtidigt varmere klima anno 2071-2100 i forhold til en 30-årig kontrolperiode fra 1961-1990. Baggrunden er følgende.

I alle tre vandløb har vi tidligere målt

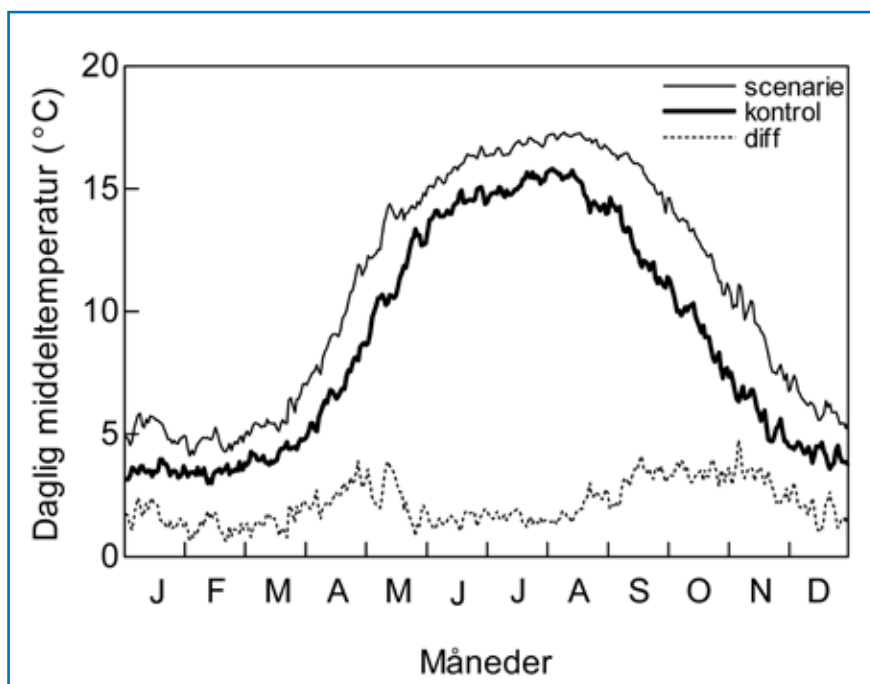
vandtemperaturen kontinuerligt og etableret en simpel model for sammenhængen til den daglige lufttemperatur /12, 13/. Vi har derfor kunnet benytte DMI's A2 scenarie for klimaet i 2071-2100 ved en fordobling af atmosfærens CO₂ indhold til at estimere vandtemperaturen i denne periode. Som baggrund har vi et fremtidsscenario for temperaturen over året i Nordsjælland, der rummer en gennemsnitlig stigning i årets middeltemperatur på 3,46 °C i forhold til kontrolperioden.

For hver dag på de tre årstider er det muligt at beregne den bakterielle respiration ud fra temperaturen i vandløbet og den målte sammenhæng mellem respiration og temperatur i eksperimenterne (figur 1A). For Pølsen nedstrøms Strødam Eng sø har vi vist temperaturerne for kontrolperioden (1961-1990) og estimerede fremtidige temperaturer over året (figur 2) samt de tilhørende beregnede respirationshastigheder ved bakteriernes nedbrydning af det organiske stof på de tre årstider (figur 3). Da vandet nedenfor søen allerede nu er varmt om sommeren, og varmetabet ved fordampning derfor stort på denne årstid, vil fremtidige højere temperaturer i luften ikke øge vandtemperaturen nær så meget om sommeren som om vinteren og foråret. Derfor vil den månedlige stofnedbrydning ifølge beregningerne kun stige med 13-16 % om sommeren mod 21-38 % om vinteren og 39-50 % i foråret fra kontrol- til scenarieperioden.

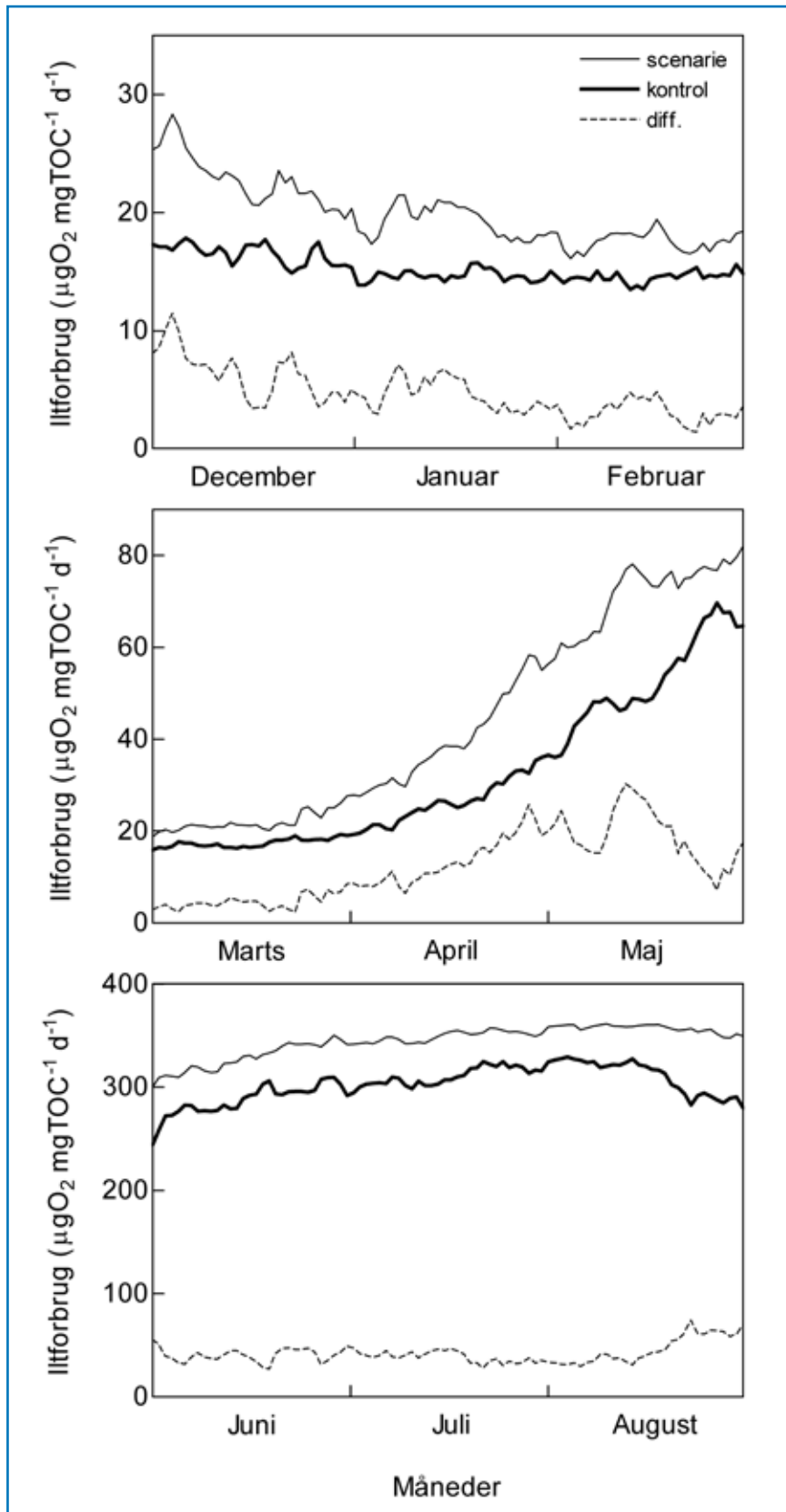
Som gennemsnit for de 9 af årets 12 måneder, har vi beregnet, at den bakterielle respiration i overfladesedimentet i gennemsnit vil stige med 27 % i Pølsen, 26 % i Havelse Å og 62 % i Selbæk.

Konklusioner og implikationer

Alle eksperimenter gengivet her er af kort varighed. Bakterierne har altså ikke haft mulighed for at nå at akklimatisere sig til de forskellige temperaturer i løbet af eksperimentet og de fleste organiske substrater bliver kun i begrænset omfang brugt op. Vi kan derfor forvente, at de målte korttidseffekter af tem-



Figur 2. Den daglige gennemsnitlige vandtemperatur i Havelse Å i kontrolperioden 1961-1990 og ifølge klimascenariet for 2071-2100 samt differensen mellem de to 30-årige perioder.



Figur 3. Respirationen af bakterier tilknyttet finpartikulært stof fra sedimentet vinter, forår og sommer beregnet for kontrolperioden 1961-1990 og ifølge klimascenariet 2071-2100.

side, forsyningen med organisk stof øges i et fremtidigt varmere klima vil temperaturstimuleringen enten svare til den, vi har målt, eller måske være større. Hvis der i naturen til stadighed sker en nytålførsel af organiske substrater, hvilket er tilfældet i vandløb, er korttidsforsøg at foretrække, mens langtidforsøg skaber kunstige begrænsninger, fordi der ikke tilføres nyt omsætteligt stof undervejs.

Disse vurderinger er altså ikke enkle. Jordbundslitteraturen peger vekselvis på lavere, den samme eller højere temperaturpåvirkning af nedbrydningen for svært og let omsættelige organiske substrater /1,2,4/. Temperatureffekten for de svært omsættelige substrater er især vigtig i langtidforsøg, fordi de let omsættelige substrater forsvinder tidligt i forsøget.

Vi har fundet flere vigtige resultater. Det er bemærkelsesværdigt, at bakteriernes respiration som funktion af temperaturen kan beskrives så præcist på baggrund af en model, som antager øget katalytisk kapacitet og øget, men reversibel, denaturering ved højere temperatur. Det er også bemærkelsesværdigt, at temperaturafhængigheden ikke ændrer sig med årstiden, så akklimatiseringen er ikke målbar. Temperaturafhængigheden ændrer sig heller ikke mellem vandløbene og med det organiske stofs omsættelighed. Aktiveringsenergien og Q_{10} for bakteriernes respiration er således den samme, uanset om substratet overvejende består af svært omsætteligt organisk stof i grundvandet og humusforbindelser fra skoven, som i Selbæk, eller i højere grad består af let omsætteligt organisk stof, der tilføres fra en næringsrig sø med høj produktion af mikroalger, som i Pøllå.

Sammenkobles temperaturafhængighederne med estimer af fremtidige temperaturer i vandløbene kan vi, alt andet lige, forvente, gennemsnitlige stigninger i bakteriernes nedbrydning af det organiske stof på mellem 26 % i de varme åbne vandløb og 62 % i den koldere skovbæk. Det skyldes et generelt temperaturrespons og ikke, at bakterierne fungerer bemærkelsesværdigt dårligt ved lave temperaturer. At skovbækken reagerer kraftigt skyldes, at Q_{10} er højest ved lave temperaturer og temperaturen stiger mest her, nemlig svarende til stigningen i den årlige gennemsnitlige lufttemperatur.

Med kendskab til det samme generelle temperaturrepons for bakterierne i vandet og

peraturen ikke nødvendigvis er de samme, som dem, der vil optræde over lang tid, hvor bakterierne kan akklimatiseres og de hurtigst omsættelige organiske substrater bliver brugt op.

Dette aspekt må man have for øje, når eksperimenter benyttes til at vurdere effekterne

af global opvarmning. Korttidsforsøg kan overvurdere effekterne af temperaturstigningen, hvis bakterierne ved øget temperatur ikke fuldt ud kan udholde deres korttidspotentiale og de i stigende grad begrænses af mangel på egnede organiske substrater eller uorganiske næringsstoffer /4/. Hvis på den anden

på sedimentet i vandløbene og de etablerede temperaturmodeller, tegner sig flere spændende muligheder. Ned gennem vandløbene kan vi fastlægge koncentrationer, samlet transport, opholdstid og nedbrydning af det organiske stof. Tilførslen undervejs kan også regnes som summen af transport og omsætning. Herefter kan vi fremskrive omsætning, tilførsel og transport i et fremtidigt varmere klima; evt. også indrage betydningen af øget vandafstrømning.

Kvantificering af transporten af al organisk stof og af let omsætteligt organisk stof (det BI₅-agtige) kan benyttes til at vurdere i hvilket omfang, iltstress i fremtiden kan forventes at stige i vandløbene tæt på stofkilderne og af-tage i vandløbenes nedre løb og i kystvandenene fjernt fra kilderne.

NIELS LAGERGAARD PEDERSEN er forskningsassistent ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet med speciale i temperaturmodeller og stofomsætning i vandløb.

KAJ SAND-JENSEN og MORTEN SØNDERGAARD er professorer samme sted.

Vi takker COWIfonden for en bevilling til KJSJ for at færdiggøre dette projekt. Også en tak til det tværfaglige klimaprojekt CONWOY for bevillinger til at etablere klimamodellerne. Birgit Kjølter krediteres for at udføre eksperimenterne.

Tabel 2. Gennemsnitlige (\pm SD) Q10 for respiration og produktion for de angivne tre temperaturintervaller på baggrund af ni forsøgsrækker i tre vandløb på tre årstider.

Temperaturinterval	Q10 for respiration	Q10 for produktion
5-15°C	3.31 \pm 0.36	2.10 \pm 0.35
15-25°C	2.27 \pm 0.26	1.53 \pm 0.16
25-35°C	1.43 \pm 0.21	1.26 \pm 0.23

Litteratur

- /1/ Giardina, C. P. & Ryan, M.G. 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral do not vary with temperature. *Nature* 404, 858-861.
- /2/ Fang, C., Smith, P., Moncrieff, J.B. & Smith, J.U. 2005. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature* 43, 57-59.
- /3/ Kirchman, D.L., Malmstrom, R.R. & Cotrell, M.T. 2005. Control of bacterial growth by temperature and organic matter in the Western Arctic. *Deep-Sea II*, 3386-3395.
- /4/ Knorr, W., Prentice, I.C., House, J.I. & Holland, E.A. 2005. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature* 433, 298-301.
- /5/ Nedwell, D.B. 1999. Effect of low temperature on microbial growth: lowered affinity for substrates limits growth at low temperature. *FEMS Microbiology Ecology* 30, 101-111.
- /6/ Pomeroy, L.R., Wiebe, W.J., Deibel, D., Thompson, R.J., Rowe, G.T. & Pakulski, J.D. 1991. Bacterial responses to temperature and substrate concentration during the Newfoundland spring bloom. *Marine Ecology progress Series* 75, 143-159.
- /7/ Reichstein, M., Suble, J.A., Angeli, A.C. & Tenhunen, J.D. 2005. Does the temperature sensitivity of de-
- composition of soil organic matter depend upon water content, soil horizon, or incubation time? *Globale Change Biology* 11, 1754-1767.
- /8/ Sand-Jensen, K. & Pedersen, N.L. 2005. Differences in temperature, organic matter and oxygen consumption among lowland streams. *Freshwater Biology* 50, 1927-1937.
- /9/ Johnson, F.H., Eyring, H. & Pollisar, M.J. 1952. The kinetic basis of molecular biology. John Wiley & Sons, New York.
- /10/ Borum, J., Bosselmann, S., Christoffersen, K., Lindgaard, C., Pedersen, O. & Sand-Jensen, K. 1997. Laboratorie- og Feltprocedurer. Limnisk semesterkursus (biologi 1). Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet.
- /11/ Søndergaard, M. 1997. Bacteria and dissolved organic carbon in lakes. I: Sand-Jensen, K. & Pedersen, O. (eds.), *Freshwater Biology. Priorities and Development in Danish Research*, 138-161. Gads Forlag, København.
- /12/ Pedersen, N.L. & Sand-Jensen, K. 2005. Temperaturen i vandløb: empiri og modeller. *Vand & Jord* 2, 48-53.
- /13/ Pedersen, N.L. & Sand-Jensen, K. 2006. Temperature in lowland Danish streams: Contemporary patterns, empirical models and future scenarios. *Hydrological Processes* (in press).

Boks 2: Beskrivelse af temperaturlafhængighed

Respirationen som funktion af temperaturen blev tilpasset en model opstillet af Johnson /9/ på baggrund af Arrhenius:

$$R = A \frac{T}{1 + \kappa} e^{-\Delta H^*/(rT)}, \text{ hvor } \kappa = e^{-(\Delta H - T\Delta S)/(rT)}$$

R = respirationshastigheden ($\mu\text{gO}_2 \text{ mgTOC}^{-1} \text{ d}^{-1}$), A = en integrations konstant, ΔH og ΔS er ændringerne i enthalpy og entropy ($\text{J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), ΔH^* er ændringen i aktiveringsenthalpy ($\text{J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), r er gaskonstanten ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) og T er den absolutte temperatur (K).

Modelleringen tillader beregning af maksimal respiration (R_{max}), optimal temperatur (T_{opt}) og Q_{10} .

Aktiveringsenergien for processen (E_a , J mol^{-1}) beregnes som hældningskoefficienten af den lineære regressionslinje i et Arrhenius plot /4/.

$$\ln(R) = \ln(B) - \frac{E_a}{RT}$$