



UPPSALA
UNIVERSITET

Ett stabilt system i förändring

Hur klimatförändringen påverkar
Sphagnum-dominerade ombrotrofa myrars
växtsamhällen



Per Lundberg

Independent Project in Biology

Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2012

Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammanfattning

Ombrotrofa myrar är viktiga ekosystem, inte enbart för deras egenvärde som biotoper utan även som en del av skogsbiotoper. I många områden av de ombrotrofa myrarnas naturliga utbredningsområden har antropogena aktiviteter reducerat deras yta och det är först under de senaste 50 åren som man har börjat inse vikten av att bevara dem.

Under naturliga förhållanden är ombrotrofa myrar synnerligen stabila ekosystem men de är också känsliga för yttre påverkan och i och med de klimatförändringar som pågår så står de inför ett ovisst öde. Predikterade klimatförändringar förväntas påverka myrekosystem genom tre huvudsakliga faktorer: (i) temperaturökning; (ii) förändrade nederbördscyklar; (iii) ökat kvävenedfall. Hur dessa förändringar påverkar ombrotrofa myrar är en komplex fråga och mycket forskning har gjorts på hur förändringar i enskilda faktorer påverkar specifika växtgrupper. För att få en helhetsbild krävs det att en allmängiltig modell utvecklas ifrån dessa pusselbitar.

Denna uppsats visar att med en ökad temperatur följer en ökad evapotranspiration som tillsammans med förändringar i nederbördscyklar kan komma att leda till en sänkning av vattenlinsens höjd över grundvattennivån som i sin tur leder till torrare myryta med större risker för långvariga uttorkningar. Detta gynnar kärlväxttillväxten på myrytan som i sin tur missgynnar *Sphagnumens* tillväxt. Samma mönster gäller vid ökat kvävendefall och i kombination med de hydrologiska förändringarna så kan detta leda till en irreversibel övergång från ett myrekosystem till mer torra, träd- samt örtdominerade ekosystem. En sådan förändring har visats ha en lagg-fas där initiala stora förändringar i myrekosystemet inte speglas av likartade stora förändringar hos växtsamhällena. Även myrandning kan påverka hur snabbt förändringarna sker då de kan initiera kortvariga perioder av höga vattenstånd som påverkar kärlväxter negativt.

En sådan förändring leder till stora negativa effekter då ombrotrofa myrar står för en viktig del av artrikedomen i Sverige eftersom många djur och växter är direkt eller indirekt beroende av dessa habitat. Då Sverige än så länge hyser en stor mängd ombrotrofa myrar så har vi också ett ansvar att bevara dessa ekosystem för framtiden. Därför för även denna uppsats fram ett förslag på en övergripande handlingsplan för att begränsa effekterna. Det centrala i handlingsplanen är att införa ett nationellt övervakningsprogram i syfte att snabbt sätta in åtgärder där de behövs som mest.

Inledning

Under flera tusen år har myrmarker spelat en viktig roll i människans vardag och fortsätter att göra så än idag fast betydligt mer obemärkt för den moderna människan. En glimt in i vikten av myrmarker för våra förfäder går att se i folktron där flera olika väsen såsom älvor, lyktgubbar och till och med drakar sägs ha haft sin hemvist på den ödsliga och ödesmättade myren. Denna folktro är en form av kulturminne ifrån brons- och järnåldersmänniskornas mosskulter där myren, och särskilt då den öppna mossen, inte bara varit en viktig del i självhushållningen utan även varit en plats där det övernaturliga möter jordelivet. En plats där man ägnade sig åt offer av människor, djur och värdefulla föremål och där man kunde få direktkontakt med gudarnas värld (Görres & Frenzel 1997, Needham 1988). Men myren var inte enbart en plats för andliga möten utan också en viktig ekonomisk tillgång för människorna. Myren gav bland annat järn, utmärkta jaktmarker och delade givmilt med sig av torv som sedan kunde användas som bränsle, byggmateriel för hus och strö till stallen för att nämna några få exempel. Vitmossornas antiseptiska förmåga har även använts för att förbinda öppna sår ända fram till andra världskriget (Porter 1917, Painter 2003). I det moderna samhället har användningen av torv ökat ytterligare. Förutom att behålla sina gamla användningsområden såsom bränsle och stallströ så används det idag även till terrariesubstrat, jordförbättringsmedel och för en stor mängd applikationer vid trädgårdsodling. Utav de svenska myrekosystemen estimeras cirka 23% vara förstörda, främst genom dikning för jord- och skogsbruk, och cirka 50% av de kvarvarande beräknas vara påverkade av antropogena faktorer (Nivet & Frazier 2005).

Trots att torvmarker enbart utgör 3-4% av jordens landyta beräknas de innehålla 455 Pg kol (Gorham 1991) vilket utgör minst 20% av det lagrade kolet i de terrestra ekosystemen (Heijmans *et al.* 2008). Förändringen av myrvegetation kan alltså förskjuta kolflödet och därmed påverka det globala klimatet genom förändring av emissionen/absorptionen av växthusgaser.

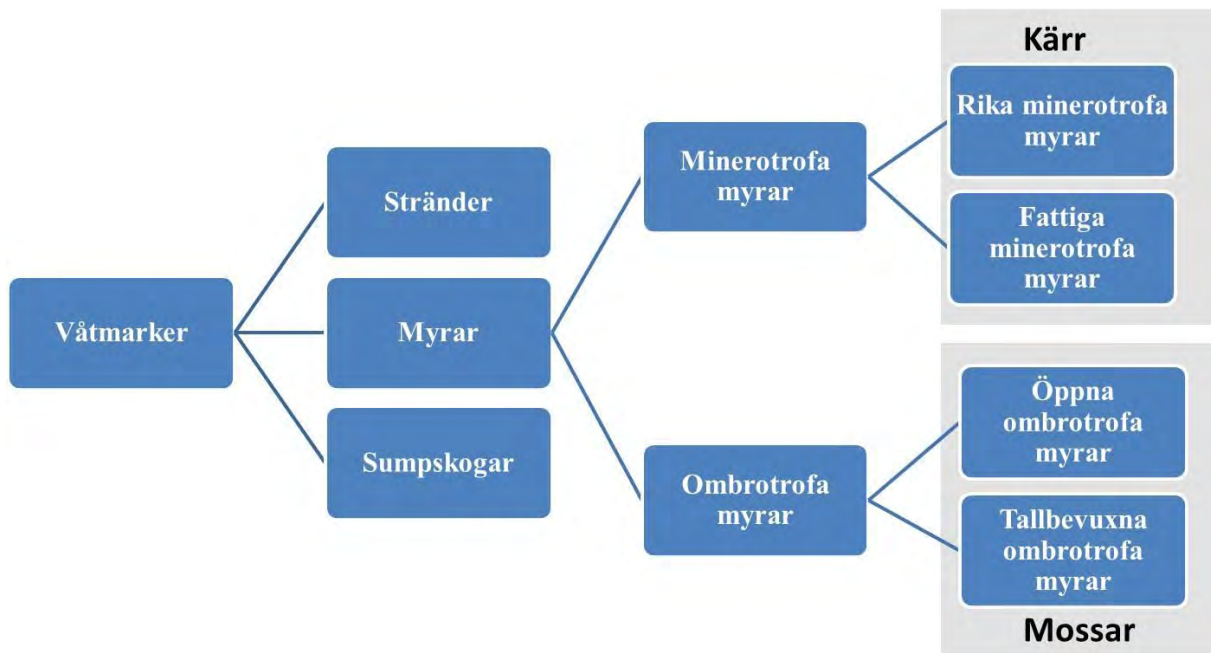
Syftet med den här uppsatsen är att sammanställa forskningsläget kring hur klimatförändringarna påverkar ombrotrofa myrar i Sverige och utifrån det prediktera möjliga förändringar i växtsamhällets sammansättning under de kommande 100 åren. Vidare syftar uppsatsen även till att framlägga ett översiktligt förslag på hur naturvården bör hantera eventuella förändringar.

Myrekosystemet

Myrekosystem är ett samlingsnamn för våtmarker av olika slag. Gemensamt för våtmarker är att de är områden med en vattennivå som ligger nära markytan vilket leder till dålig syresättning i substratet. Vidare skall området översvämmas så pass ofta att den dominerande växtligheten är av sådan art att de är anpassade att leva i en sådan miljö. Den här definitionen är förstås extremt bred och det skall också påpekas att det är långt ifrån den enda. För att nå högre upplösning kan man särskilja torvmarker men för att förstå torvmarker måste man veta vad torv är. Kortfattat är torv växtrester som befinner sig i olika grader av nedbrytning men som aldrig är helt nedbrutna. Torv är sedentär, vilket innebär att jordarten bildas på plats, och

faktorer som minskar nedbrytningstakten är bland annat höga vattenstånd, låg syrehalt och lågt pH. Enligt internationella gruppen för bevarandet av myrar (på engelska: International Mire Conservation Group) definieras torvmarker av områden med ett minst 40cm tjockt torvlager.

Ett annat viktigt begrepp är myr där Sjörs (1948) gav definitionen att myr är ett område som täcks av levande, torvproducerande växtlighet. Ergo är inte alla myrar torvmarker och inte alla torvmarker myrar trots att de oftast sammanfaller. När man talar om myrar används främst två olika indelningar (figur 1): (i) minerotrofa myrar och (ii) ombrotrofa myrar.



Figur 1. Schematisk uppställning och släktskap mellan olika typer av våtmarker (Rydin & Jeglum 2006)

Minerotrof myr

En minerotrof myr kännetecknas av att den är minerotrof, alltså att lösta mineralämnen tillförs med inströmmande vatten från omgivande mineraljordar. Minerotrofa myrar har oftast ett högre pH än ombrotrofa myrar och varierar från rika minerotrofa myrar där pH kan stiga upp till 8,5 och till fattiga där pH kan sjunka så lågt som till 5,5. Kärr är synonymt med minerotrofa myrar.

Ombrotrof myr

En ombrotrof myr skiljer sig från den minerotrofa genom att all tillförsel av vatten och näringsämnen sker genom nederbörd. En ombrotrof myr kan vara öppen eller bevuxen med *Pinus sylvestris* (tall). Bland de arter som är viktiga för bildandet av ombrotrofa myrarna så håller släktet *Sphagnum* (*Sphagnum* spp.) en särställning då det är dessa mossors förmåga att förändra sin omgivning som är det centrala. *Sphagnum* är så kallade ekosystemingenjörer vilket innebär att de har förmågan att ändra sin närmiljö på ett sådant sätt att det förändrar hela ekosystemet och det är framförallt deras torvbildande förmåga och deras speciella sätt att

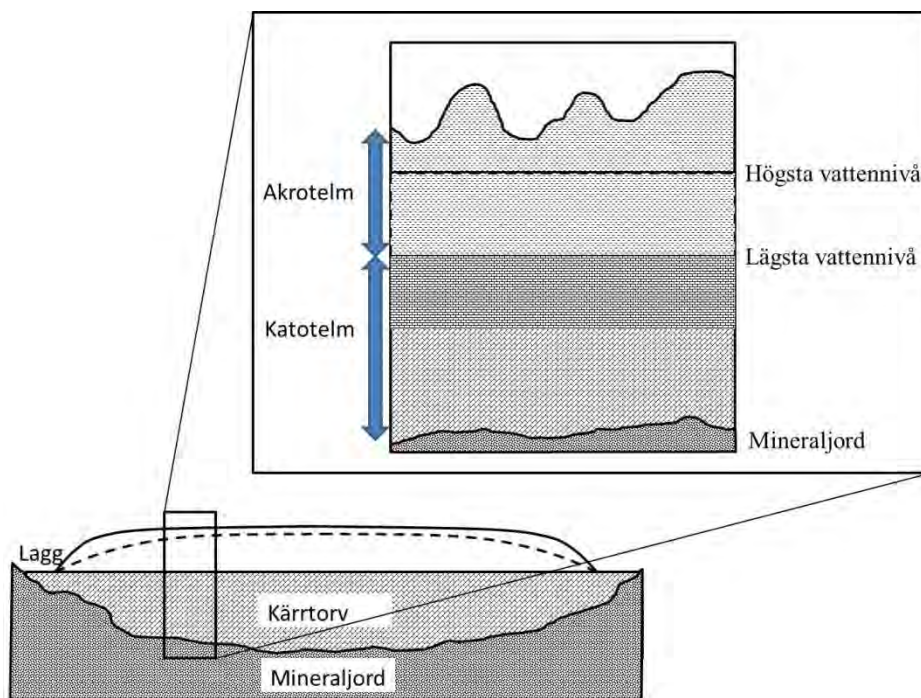
ta upp lösta näringspartiklar från sin omgivning som är av vikt för den ombrotrofa myren. Bildandet av en ombrotrof myr är starkt beroende av låga temperaturer (Clymo 1984) och ombrotrofa myrar anses allmänt vara synnerligens stabila ekosystem (Gunnarsson 2002) men samtidigt så uppvisar de en stor dynamik på lägre nivå. De långtidsuppföljningar som finns visar på att det finns en stor dynamik i bildandet och regressioner av tuv- och höljeformationer. Dock tenderar helhetsfördelningen av sådana mikrostrukturer vara konstant (Tellis 1964, Belyea 2004). Hädanefter syftar begreppet ”ombrotrofa myrar” på torvmossedominerade ombrotrofa myrar, även kallade öppna mossar.

Den ombrotrofa myren kännetecknas i huvudsak av tre faktorer: (i) hydrologi; (ii) tillgång till näringsämnen; (iii) kemiska faktorer.

Hydrologiska faktorer

En myr som är ombrotrof försörjs på vatten och näringsämnen enbart genom nederbörd förutom i enstaka fall där även viss tillförsel av grundvatten sker från omgivningen. Detta leder till en miljö där vattennivån främst varierar i förhållande till nederbördens mängd, en torr sommar leder till en låg vattennivå och en blöt dito leder till högre vattenstånd.

Vattenflödet genom en ombrotrof myr är mycket lågt och ju längre ned i torvlagren man rör sig desto lägre blir också flödet (Rydin & Jeglum 2006). Då tillförseln av vatten sker från nederbörd så går flödet ifrån mitten av myren utåt mot kanterna och där vattenlinsen når

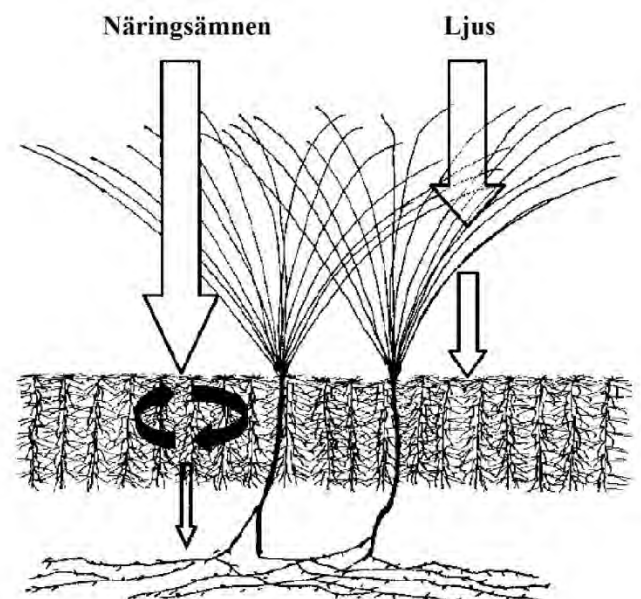


Figur 2. Exempel på vattenlinsens position i förhållande till myrytan och dess relation till laggen. Exemplet föreställer en högmossa som skapats genom igenväxning av en sjö.

grundvattnet bildas ofta ett stråk av fattigkärr, en så kallad lagg. Vattenlinsens relation till myrytan skapar också områden av varierande torrhet som utmärks av förändrad växtlighet med en ökning av mängden träd och buskvegetation (figur 2).

Ett fenomen som också påverkar myrytans höjd i förhållande till vattenlinsens position är myrandning. Fenomenet innebär att myrytan rör sig i förhållande till vattenlinsen. Till exempel så kan det bero på kompressionen av torv som sker när vattennivån sjunker, att ett torvlager är lösgjort och flyter ovanpå vattenlinsen eller att metanproduktionen i de syrefria områdena bildar en metangasbubbla (Timmermann 2003, Glaser *et al.* 2004). Ett av de mest extrema fallen av myrandning som uppmätts var en förändring av myrytans höjd med 18 cm under loppet av 2 timmar (Glaser *et al.* 2004)

En annan viktig del av ombrotrofa myrars hydrologi utgörs av de lägsta och högsta vattenstånden. Området nedanför det lägsta vattenståndet kallas för katotelm och kännetecknas av en nästan syrefri miljö där nedbrytningen går extremt långsamt. Området som inte alltid är mättat av vatten utan enbart tidvis är under vattennivån kallas för akrotelm och i den sker nedbrytning av lättnedbrutna växtdelar utav aeroba mikroorganismer. En förutsättning för att kärlväxter skall kunna tränga längre ned i akrotelmen är förekomsten av aerenkymer som finns hos flera arter som är anpassade för ett liv i våtmarker till exempel *Calla palustris* (missne), *Carex lasiocarpa* (trådstarr), *Eriophorum angustifolium* (ängsull) och *Phragmites australis* (vass) (Metsavainio 1931). Många kärlväxter är beroende av mykorrhiza men då mykorrhiza kräver syre missgynnas det av höga vattennivåer vilket leder till att förhållandevist få kärlväxter på myrar bildar mykorrhiza. Peat & Fitter (1993) anger att enbart 65% av Storbritanniens våtmarkskärlväxter är infekterade av mykorrhiza. Detta innebär dock inte att de kräver mykorrhiza för sin överlevnad utan det kan tänkas att de enbart bildar det under gynnsamma förhållanden. Arbuskulär mykorrhiza (AM) tycks vara den vanligast förekommande hos våtmarksarter (Peat & Fitter 1993) och en studie utförd av Cantelmo Jr och Ehrenfeld (1999) visade att infektionsgraden av AM minskade med djupet hos *Chamaecyparis thyoides* (vitcypress) växandes på myrmarker. Den höga vattennivån är en av de primära begränsande faktorerna för tillväxt av kärlväxter (Brändle & Crawford 1987). Vissa kärlväxter är så pass känsliga för dränkning av rötterna att de utgör goda indikatorarter för högsta vattenståndet. En sådan art är *C. vulgaris* (ljung) (Malmer 1962 efter Svensson 1988).



Figur 3. Den asymmetriska konkurrensen mellan bryofyter och kärlväxter. Kärlväxterna har på grund av sin höjd konkurrensövertag när det gäller ljus. Näringsämnen lösta i nederbörden når först torvmossorna, som är duktiga hushållare av näringsämnen, innan kärlväxterna kan tillgodogöra sig dem. Från Rydin och Jeglum (2006), med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

Tillgång till näringsämnen

Då en ombrotrof myrs växtlighet är separerad från eventuellt mineralrikt grundvatten och

enbart förses med lösta näringsämnen via nederbörd skapas ett mycket näringsfattigt ekosystem. Detta leder till att de flesta växter på ombrotrofa myrar har en extremt långsam tillväxt. Konkurrensen kring näringsämnen på en ombrotrof myr är dessutom annorlunda mot vad man är van vid att se då kärlväxter har en konkurrensmässig fördel av ljusstillgång och därmed har en större potential att kunna tillgodogöra sig de näringsämnen som mossorna kvarhåller i bottenskiktet. *Sphagnum* är dock mycket duktiga på att fånga upp näringsämnen lösta i nederbörden och då de saknar rötter är de också specialister på att omplacera näringsämnen (figur 3). Enbart den lilla mängd näringsämnen som lyckas ta sig igenom det täta torvmosselagret eller som frigörs vid nedbrytandet av döda partier av mossan kan tas upp av kärlväxternas rötter som i allmänhet ligger under *Sphagnumen* (Svensson 1995). Detta skapar en asymmetrisk konkurrens där de olika växtarterna kan gynnas eller missgynnas av helt olika faktorer.

Likt många andra terrestra ekosystem begränsas primärproduktionen i ombrotrofa myrar främst av tillgången på kväve men även fosfor kan vara begränsande (Beltman *et al.* 1996). Tillförseln av kväve till myrekosystemet sker dels genom abiotiska faktorer såsom nedfall men även biotiska processer är involverade i kvävetillförseln. I akrotelmen finns kvävefixerande bakterier som binder kväve men vissa växter såsom *Myrica gale* (pors) har kvävefixering som adaptation (Torrey 1978).

pH

Ett annat karaktärsdrag för ombrotrofa myrar är det låga pH-värdet som ofta kan sjunka ända ned till 3,5, en nivå som är dödlig för många andra växter. Den här försurningen beror på *Sphagnumens* adaptationer till de låga halterna av lösta näringsämnen. För att kunna tillgodogöra sig näringsämnena så nyttjar *Sphagnum* katjonbytare där det primära aktiva ämnet utgörs av galakturonsyra som byter protoner mot katjoner (Painter 1998). Utöver denna syra innehåller *Sphagnum* även ett antal olika fenolsyror där p-hydroxy- β -karboxymetylkannelsyra utgör den viktigaste. Enligt en studie utförd av Richter och Dainty (1989) så används 5-keto-D-mannuronsyra och galakturonsyra för jonbytet vid låga pH medan fenolsyrorna är aktiva vid högre pH. Tidigare ansågs att 5-keto-D-mannuronsyra utgjorde en utav de viktigaste syrorna för *Sphagnum's* förmåga att sänka sin omgivnings pH men senare forskning har gett vid handen att mängden 5-keto-D-mannuronsyra var kraftigt överskattad i tidiga studier (Painter 1998, Balance *et al.* 2007). Utöver *Sphagnum's* direkta påverkan av pH-halten så visar Soudzilovskaia *et al.* (2010) i en studie att minskningen av tillförsel av mineralrikt grundvatten som uppstår i takt med torvlagrets tillväxt spelar en viktig roll i försurningsprocessen då neutraliseringen minskar.

Myrklimaxhypotesen

En myr bildas oftast genom igenväxning av en sjö och går sedan igenom en succession där det klassiska förloppet går från minerotroft kärr till torvmossedominerad ombrotrof myr. När ett myrekosystem väl har bildats utökas det vanligen genom paludifiering, en process där *Sphagnumen* kan växa över torrare områden och på så sätt agera ekosystemingenjörer.

Myrklimaxhypotesen (the bog climax hypothesis) innebär att i ett naturligt myrekosystem så är den ombrotrofa myren det slutliga successionstadiet (Rydin *et al.* 1999, Van Breemen 1995, Klinger 1996). En sådan ombrotrof myr kommer genom naturliga processer att fortsätta vara dominerad av *Sphagnum* tills dess att en yttre faktor påverkar den så pass kraftigt att den antingen avstannar i successionen eller övergår till ett annat ekosystem.

Ombrotrofa myrars roll i biodiversiteten

Många arter är beroende av ombrotrofa myrar, direkt eller indirekt, under hela eller en del av sin livscykel. Bland de arter som är helt beroende av de ombrotrofa myrarna finner vi framförallt växtarter som är anpassade till denna unika miljö. Förutom olika arter av *Sphagnum* såsom *Sphagnum cuspidatum* (flytvitmossa), *Sphagnum fuscum* (rostvitmossa), *Sphagnum majus* (rufsvitmossa), *Sphagnum tenellum* (ullvitmossa) med flera så är det även många kärlväxter som har funnit sin hemvist på torvmosselagren. Bland de mest kända kan nämnas *Andromeda polifolia* (rosling), *Eriophorum angustifolium* (ängsull), *Eriophorum vaginatum* (tuvull), *Menyanthes trifoliata* (vattenklöver), *Rhododendron tomentosum* (skvattram), *Scheuchzeria palustris* (kallgräs) och *Vaccinium oxycoccus* (tranbär). Till skillnad från många andra ekosystem med stor andel perenna växter gynnas inte annueller på ombrotrofa myrar av störning på grund av den låga näringshalten i torv och på utsattheten av uttorkning och dränkning. Dock finns det annueller som är anpassade för ett liv på ombrotrofa myrar. Exempel på sådana arter är *Splachnum* spp. (parasollmossor) och *Tetraplodon* spp. (lämmelmossor) som är mossor som är specialiserade att leva på avföring och kadaver av större djur och som sprids med flugor (Marino 1991).

Bland de ryggradslösa djuren finns det ett stort antal generalister som trivs på ombrotrofa myrar men det finns även ett icke oansenligt antal som är beroende av dem. Bland generalisterna märks Odonata (trollsländor), *Formica* spp., *Myrmica* spp. och Araneae (spindlar). Hos ryggradsdjuren är det få arter som är helt bundna till ombrotrofa myrar men desto fler är mer eller mindre beroende av dem under perioder av sina livscykler. *Eurycea guttolineata* (trestrimmig bäcksalamander) är närapå helt bunden till mossgölar. Men när det kommer till ryggradsdjur är det fåglar som är mest beroende av ombrotrofa myrar. Vissa är, likt *Tetrao tetrix* (orre) och *Grus grus* (trana) är bundna till ombrotrofa myrar under parningssäsongen men för de flesta så utgör den ombrotrofa myren en viktig plats för födosök. Anledningen till detta är antagligen den stora produktionen av insekter under sommarperioden (Järvinen & Väisänen 1978). Framförallt många arter av vadare såsom till exempel *Calidris temminckii* (mosnäppa), *Lymnocyrtus minimus* (dvärgbeckasin), *Phalaropus lobatus* (smalnäbbad simsnäppa), *Pluvialis apricaria* (ljustpipare), *Tringa erythropus* (svartsnäppa) och *Tringa glareola* (grönben) är knutna till ombrotrofa myrar. Utöver vadarna trivs *Anthus pratensis* (ängsplinga), *Emberiza rustica* (videsparv) och *Motacilla flava* (gulärta). Den stora mängden vadare och tättingar lockar även rovfåglar såsom *Asio flammeus* (jorduggla) och *Falco columbarius* (stenfalk). Att många av dessa fåglar är flyttfåglar innebär att vi riskerar att förlora många av dem ifrån Sverige ifall vi låter våra ombrotrofa myrar växa igen.

Utöver detta så innehar våtmarken i allmänhet och ombrotrofa myrar i synnerhet en väldigt viktig roll för skogsekosystemet (Löfroth 1991).

Predikterade klimatförändringar i Sverige

Temperaturförändringen

En allmän temperaturökning predikteras för hela landet (tabell 1) (Sweclim 2002) och särskilt minimumtemperaturen förväntas öka kraftigt. I kombination med att nederbörds mängden förskjuts mot vintermånaderna kan detta skapa problem för hydrologin i myrar då mer nederbörd förväntas komma i form av snö. Med högre temperatur och en hastigare snösmältning (Sweclim 2002) kan detta leda till att den så viktiga vårfloden minskar kraftfullt. Vid hastigare snösmältning minskar nämligen myrekosystemens förmåga att ta upp vattnet då den frusna torven ökar avrinningen. Detta fenomen har observerats på myrmarker i anslutning till sjöar i Nordamerika (Mortsch 1998).

Tabell 1. Av SWECLIM (2002) predikterade klimatförändringar i medelvärde över hela Sverige. Modellen bygger på IPCC A2-utsläppsnivåer. Värdena anger den genomsnittliga förändringen i temperatur under vinter-, vår-, sommar- och höstmånaden samt årsmedel. Tabellen redovisar även procentuella förändringar i nederbörd för perioderna.

	Vinter(D/J/F)	Vår(M/A/M)	Sommar(J/J/A)	Höst(S/O/N)	Årsmedel
Temperatur (2 m) (°C)	5,5	4,8	3,3	4,6	4,5
Maxtemperatur (2 m) (°C)	2,8	4,3	3,8	4	3,7
Mintemperatur (2 m) (°C)	11,6	14	4	11,6	12,4
Nederbörd (%)	49	36	-6	25	23
Största dygnsnederbörd (%)	36	21	5	23	14
Antalet nederbördsdagar (%)	19	21	-3	8	11

Nederbördsförändringen

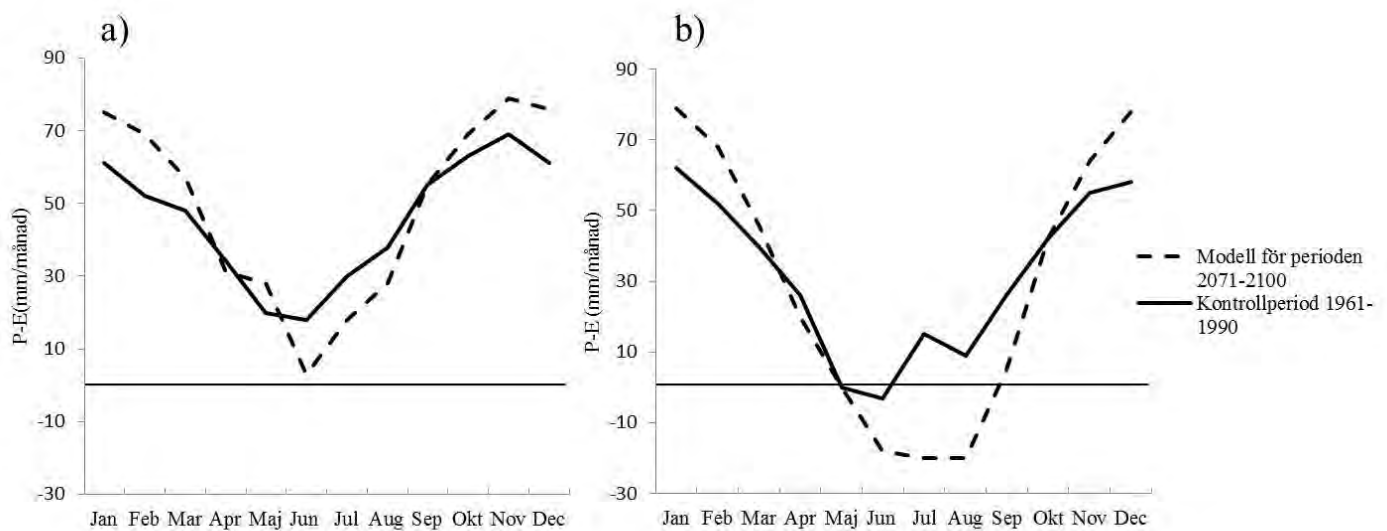
Att klimatförändringen innebär en ökad medeltemperatur är som tidigare visat väl känt och temperaturförändringen är både global och förhållandevis lätt att prediktera med modeller. När det kommer till nederbördsförändringar är påverkan betydligt mer regionalt bunden och därmed också svårare att prediktera (Theodore 1995). I tabell 1 ser vi att nederbörden förväntas öka över hela Sverige förutom under sommarmånaderna. Tar man med den ökade temperaturen för att få fram en relation till den ökade evaporationen orsakad av högre temperaturer blir förändringen än mer markant för sommarmånaderna medan vinterperioden förutspås bli blötare.

En minskad nettotillförsel av vatten under sommarmånaderna leder till utökade och mer drastiska torrperioder än de som vi är vana vid att se idag (figur 4). Detta ändrar drastiskt förutsättningarna för myrekosystemen där stora delar av tillväxten sker under sommarmånaderna och kan därmed påverkas starkt negativt av utökade och mer frekventa torrperioder. Framförallt uttorkningskänsliga arter med låg förmåga att lagra vatten kan komma att drabbas. Med förlängda torrperioder kommer även de ombrotrofa myrarnas ytskikt att torka med högre frekvens vilket kan leda till en ökad brandfrekvens.

Ökat nedfall av kväve

Som en följd av bland annat människans ökade odling av ärtväxter (såsom *Glycine max* (soja), *Medicago sativa* (alfalfa) och *Trifolium spp.* (klöver)), förbränning av fossila bränslen och nyttjandet av Haber-Bosch metoden i syfte att producera artificiella gödningsmedel har mängden biotillgängligt kväve mer än dubblats sedan den industriella revolutionens start (Vitousek *et al.* 1997). Under de senaste 40 åren har tillförseln av atmosfäriskt kväve till markytan i norra Europa ökat med 0,5-6,0 gram meter⁻² år⁻¹ (Lee 1998) och förväntas öka med ytterligare 60% till år 2020 (Matthews 1994). Då ombrotrofa myrar av definition enbart försörjs med näring via nederbörd så kan ökad tillförsel av biotillgängliga kväveföreningar helt förskjuta den kemiska balansen i förnan med stora följder för ekosystemet. En studie av Bragazza *et al.* (2006) anger att med en ökning av biotillgängligt kväve ökar emissionen av koldioxid på grund av ökad mikrobiell aktivitet som i sin tur beror på två olika faktorer. Dels är kväve inte längre är begränsande och dels kommer den kemiska miljön förändras vilket korrelerar positivt till enzymaktivitet av bland annat det extracellulära enzymet β -glukosidas som bidrar till frigörandet av kol ur torven.

Tillförsel av kväve ökar även primärproduktionen vilket ökar transpirationen (Tomassen *et al.* 2003) som då ökar förlusten av vatten. Tomassen *et al.* (2004) visade i en studie att enbart kvävetillsats inte ökade nedbrytningen av torv.



Figur 4. Nederbörd minus avdunstning (P-E) som månadsmedelvärde för norra (a) och södra (b) Sverige. Streckad linje visar predikterade värden för perioden 2071-2100. Hel linje visar kontrollperioden 1961-1990. Prediktionerna är baserade på ett medelvärde av A2 och B2 utsläppsmodeller (Sweclim 2002).

Klimatförändringens potentiella effekter på växtsamhällena

Trots att en stor mängd forskning har gjorts på hur våtmarker påverkas av klimatförändringar och deras inneboende dynamik så är det förvånansvärt lite som har varit inriktad på hur ekosystemet riskerar att påverkas under längre tid. Den stora delen har istället varit inriktad på enskilda arters fysiologiska respons på abiotiska faktorer såsom temperatur och förändringar i vattennivå. Ett annat vanligt forskningsområde har varit abiotiska faktorerers påverkan på mikrostrukturer i ekosystemet såsom tuvbildning. Avsaknaden av forskning kring klimatförändringarnas effekt på myrkosystemen beror primärt på två olika anledningar. Dels svårigheterna att rent praktiskt kontrollera abiotiska och biotiska faktorer i ett helt ekosystem och dels att klimatförändringarna nu sker i en sådan takt att det är svårt att dra slutsatser ifrån torvarkiv då vi inte har sett någon motsvarighet under de senaste 10 500 åren (Mauquoy & Yeloff 2008).

Bryofyter

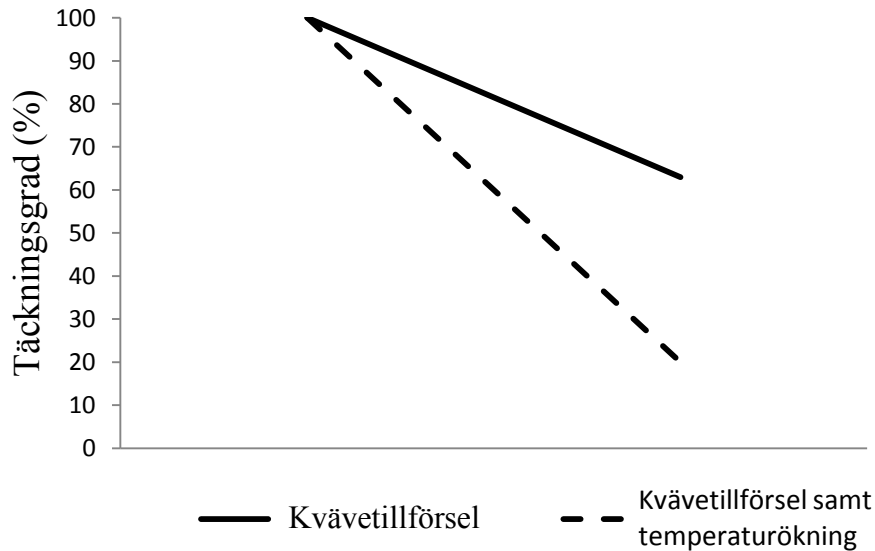
När det gäller bryofyter är det oftast *Sphagnum* som åsyftas när det gäller ombrotrofa myrar. En ökning av medeltemperaturen har visat sig stimulera tillväxten av *Sphagnum* (Harley *et al.* 1989, Sonesson *et al.* 2002) men *Sphagnum* är även väldigt känsliga för uttorkning av capitula (tät samling av toppgrenar) och en ökning av evapotranspirationen hos ekosystemet kan påverka *Sphagnum* negativt (Schipperges & Rydin 1998). Detta gäller framförallt de arter som har låg egenförmåga till vattentransport och därför föredrar de mer fuktiga höljorna (Schipperges & Rydin 1998). I allmänhet gäller att tuvbildande arter såsom *S. fuscum* har en större förmåga att transportera vatten på utsidan av sina stammar via kapillärkraften vilket möjliggör etablering på höjder över vattennivån som annars ej vore möjligt (Rydin & McDonald 1985). Weltzin *et al.* (2003) visade att torvmossors täckningsgrad på den undersökta ombrotrofa myren minskade vid höjd temperatur men att höjd temperatur i

kombination med en sänkt vattennivå ytterligare försvårade för *Sphagnum* att behålla sin position i växtsamhället. Vidare så visade de på att under de inledande fyra åren av studien var minskningen i täckningsgrad mellan testrutorna likartad och det var först efter åtta år som skillnaden mellan behandlingarna var klart synlig. På grund av *Sphagnum*'s stora krav på hög fuktighetsgrad så är den stående vattennivån i våtmarker en synnerligen viktig faktor för tillväxt och artsammansättning men en liten sänkning i vattennivån kan öka primärproduktionen hos vissa arter. Smolders *et al.* (2001) visade att *Sphagnum magellanicum* (praktvitmossa), som är en torvmossa som bildar låga tuvor och mattor på mossar och i fattigkärr, ökade sin primärproduktion och tuvbildande förmåga vid höjda halter av koldioxid i akrotelmen som bildas av ökad nedbrytning av torv. En allmän ökning av koldioxidhalten i atmosfären har förutspått öka tillväxten av *Sphagnum* men en studie av Berendse *et al.* (2001) kunde inte påvisa en signifikant förändring.

En annan faktor som har stor betydelse för *Sphagnum* är ökningen av biotillgängligt kväve då kväve ofta (framförallt för nordliga myrekosystem) är en begränsande faktor (Aerts *et al.* 2001). Men att utröna exakt hur torvmossesamhällena i myrekosystemen påverkas av ökad tillförsel av kväve har visat sig komplext och det är svårt att fastställa generella teorier för detta. I allmänhet verkar det dock som att en måttlig tillförsel av kväve gynnar tillväxten av *Sphagnum* i de fall där kväve är en begränsande faktor (Turunen *et al.* 2004) men när kvävenivån kommer över ett tröskelvärde missgynnas istället *Sphagnum* (Gunnarsson & Rydin 2000, Gerdol *et al.* 2007, Wiedermann *et al.* 2007). När *Sphagnum* utsätts för ökad mängd biotillgängligt kväve så svarar de genom att öka sitt upptag och det som inte omedelbart förbrukas vid tillväxt lagras i form av asparagin. Men när tillförseln blir för stor och asparaginsyntesen inte är tillräcklig ökar halten NH_4^+ i cytosolen vilket i för stor halt blir direkt toxisk för individen. För mycket kväve kan alltså ha en direkt negativ påverkan på *Sphagnum* (Limpens & Berendse 2003).

Tidigare har det också ansetts att en måttlig ökning av kvävetillförsel närapå enbart gynnar *Sphagnum* då torvmosselagret agerar som ett filter för näringsämnen och det är först när det är mättat som resterande näringsämnen kan nå kärlväxternas rotsystem (Lamers *et al.* 2000). Lamers *et al.* (2000) visade dock på att torvmosselagret inte utgör en absolut gräns utan att även när lagret ej är mättat utav kväve så kommer ett visst genomsläpp ändå att ske. Detta leder till att kärlväxter i större grad kan tillgodogöra sig kvävet redan vid mindre ökning och på så sätt öka sin tillväxt vilket leder till en ökad skuggning av *Sphagnum* som i sin tur leder till en minskning av deras konkurrenskraft (Limpens *et al.* 2002, Berendse *et al.* 2001).

En studie av Wiedermann *et al.* (2007) där försöksrutor utsattes för dels kvävetillförsel och dels kvävetillförsel samt en ökning av temperaturen visade att täckningsgraden av *Sphagnum* minskade vid båda behandlingarna men att en ökning av temperaturen påskyndar förloppet eller kan förstärka effekten (figur 5).



Figur 5. Förändring av täckningsgraden av *Sphagnum* vid två behandlingar: (i) tillsats av kväve; (ii) kvävetillförsel samt temperaturökning. Studien genomfördes under åtta år. Modifierad efter Wiedermann *et al.* (2007).

Kärlväxter

I allmänhet förutspås mängden kärlväxter öka i takt med de predikterade klimatförändringarna men då kärlväxter utgör en mycket stor grupp med många olika specialiseringar på artnivå varierar den predikterade responsen kraftfullt (Weltzin *et al.* 2003). För att alstra en någorlunda god bild av kärlväxternas respons på klimatförändringarna så måste man analysera de stora faktorerna, temperatur, nederbörd och ökat kvävenedfall separat. När det gäller temperatur visade Weltzin *et al.* (2003) att en ökad temperatur signifikant ökar täckningsgraden av vedartade växter på de undersökta ombrotrofa myrarna. Samma undersökning visade också att det finns en starkare korrelation mellan täckningsgrad av vedartade växter och temperatur än med vattennivå. Att täckningsgraden av vedartade växter även ökar kraftigt vid sänkt vattennivå (Backéus 1990) tyder på att dessa två faktorer kan samverka och öka hastigheten och omfånget av igenväxning av vedartade växter.

När det gäller icke vedartade växter har det visat sig att effekten är mer svårtolkad än med vedartade växter. *Etkrj qtwo "vaginatum* har visat sig starkt öka sin nettoprimärproduktion vid höjd temperatur medan *A. polifolia* uppvisar en liknande men långt ifrån lika stark effekt (Wiedermann *et al.* 2007). Hos både *A. polifolia* och *E. vaginatum* finns det en negativ korrelation mellan temperatur och graden av parasitering vilket kan vara en utav anledningarna till den ökade nettoprimärproduktionen vid höjd temperatur förutom temperaturhöjningen i sig (Wiedermann *et al.* 2007).

Vid försök med artificiell tillförsel av kväve visar Wiedermann *et al.* (2007) att både *E. vaginatum* och *A. polifolia* ökade sin nettoprimärproduktion av behandlingen men att även parasiteringen ökade. Detta kan innebära att den minskade parasiteringen som en effekt av temperaturökning i viss mån motverkas av ökat kvävenedfall. Vid en studie på en irländsk ombrotrof myr utförd av Tomassen *et al.* (2004) ökade täckningsgraden av *M. caerulea*

starkare vid tillförsel av kalium än vid sänkning av vattennivån. Samtidigt ökade nettoprimärproduktionen av *M. caerulea* vid tillförsel av kväve enligt Limpens *et al.* (2002).

Det är dock långt ifrån alla kärlväxter som ökar sin primärproduktion vid tillsats av kväve. Ett stort antal arter svarar mot tillförsel av kväve genom att öka kvävehalten i sin biomassa istället för att producera biomassa. En anledning till detta kan vara att det är andra ämnen som är begränsande för tillväxten till exempel fosfor (Limpens *et al.* 2002). Hur enskilda ombrotrofa myrars växtsamhällen påverkas av ökad kvävetillförsel beror alltså till stor del av hur myrens kemiska förutsättningar ser ut. Flera av de arter som ökar sin nettoprimärproduktion vid tillförsel av kväve ökar inte sin biomassa vilken vid första åsyn kan verka något motsägelsefullt. Det som då händer är att de ökar fällningstakten av sina blad vilket annars görs tämligen sparsamt (Berendse *et al.* 2001).

En ökad täckningsgrad av kärlväxter kommer även att förändra de geofysiska förutsättningarna för myrekosystemet genom att en ökad kärlväxtproduktivitet kraftfullt ökar evapotranspirationen (Takagi *et al.* 1999). Detta kan i sin tur leda till sänkta genomsnittliga vattennivåer (Gignac & Vitt 1994).

Träd

Den mest slående visuella effekten av ett förändrat klimat kan mycket väl komma att utgöras av en ökad mängd träd på de tidigare öppna ombrotrofa myrarna. För de svenska ombrotrofa myrarna är det *P. sylvestris* som är den dominanta trädarten men deras liv är i naturliga ombrotrofa myrar på nåder. Den faktor som torde innebära störst förändring för etablering och överlevnadschanser för träd är eventuell vattennivåförändring. Gunnarsson och Rydin (1998) visade i en studie att det inte var någon signifikant skillnad i grobarhet hos *P. sylvestris* frön oavsett om de befann sig i en sänka eller på en tuva. Men både grodd- och juvenilplantor led av signifikant högre dödlighet om de växte i en hölja i jämförelse med de som etablerat sig på en tuva. Gunnarsson och Rydin (1998) diskuterar flera möjliga anledningar till detta, bland annat: (i) för att gro kräver *P. sylvestris* en varm och fuktig, men ej för blöt, miljö. En miljö som tuvorna har god möjlighet att förse fröna med; (ii) torvmossearter som är adapterade för ett liv på tuvor har en lägre tillväxttakt vilket reducerar risken för överväxt av groddplantan.

Malmer *et al.* (1994) visade att nyetablerade individer av *P. sylvestris* på tuvor med sitt ytliga rotsystem drabbas hårt av torra medan Gunnarsson och Rydin (1998) lyfter fram att torrperioder kan gynna väletablerade individer på grund av den ökade syrenivån i torven.

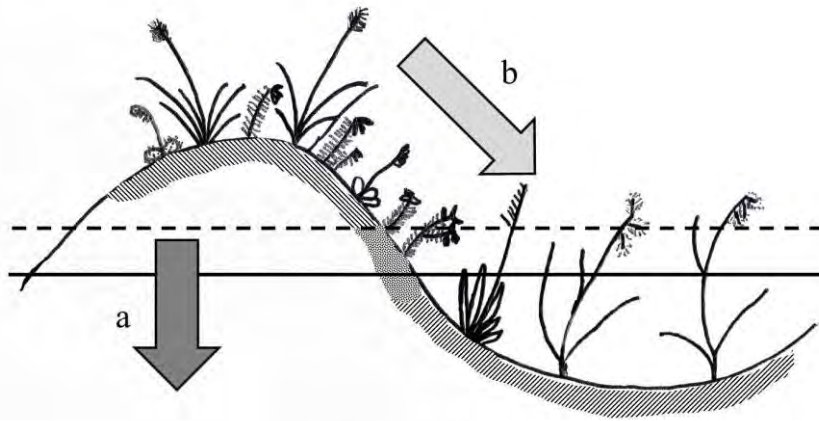
När det gäller lövfällande träd såsom *Betula* spp. visar Tomassen *et al.* (2004) och Limpens *et al.* (2002) att just etableringen av *Betula* spp. ökar mer vid tillsats av kväve än vid en sänkning av vattennivån. En tänkbar förklaring till detta kan vara att lövfällande träd har större behov av kväve då lövfällingen utgör en förlustfaktor.

En sänkt vattennivå kan också tänkas förenkla etableringen av mykorrhiza i ytlagret. En sådan förändring kan då tänkas öka överlevnadschansen för *P. sylvestris* som har ektomykorrhiza (Robertsson 1954) som är synnerligen känsligt för dränkning.

Diskussion

Trots att det utförts relativt mycket forskning på hur myrekosystemet kan tänkas påverkas av klimatförändringarna så har närapå samtliga studier varit inriktade mot hur predikterade förändringar kan komma att påverka torvackumuleringen och hur det kan förskjuta kolflödesdynamiken. Dessa studier förutsätter också en närapå oförändrad artsammansättning (Clymo et al. 1998, Hilbert et al. 2000, Wieder 2001). Kvar finns de detaljstudier som undersöker avgränsade delar av myrekosystemet och hur de påverkas av enskilda eller ett fåtal faktorer. Att dra slutsatser utifrån sådana detaljstudier kan förstås vara vanskligt men inte omöjligt.

En ökad medeltemperatur anses öka tillväxten hos alla växter men delvis på grund av den icke-symmetriska konkurrensen kring solljus mellan bryofyter och kärlväxter är det ett välgrundat antagande att kärlväxter får ett konkurrensövertag om de lyckas upprätthålla sin etableringsförmåga. I kombination med nettoförlust av vatten från myrekosystemet under sommarmånaderna (figur 5) leder detta till ytterligare expansion av kärlväxter och därmed en minskning av *Sphagnum*. En djupare analys ger vid handen att med ökade torrperioder och lägre vattennivåer bör gynna tuvbildande arter bland annat på grund av deras motståndskraft mot uttorkning. Ett sådant skifte i myrekosystemet bör därför gynna *S. fuscum*-dominerade mikrohabitat och därmed ge en allmän ökning av *S. fuscum*, *S. rubellum*, *E. vaginatum*, *C. vulgaris* och *R. chamaemorus* på bekostnad av arter bundna till hölje-mikrohabitatet såsom *S. cuspidatum*, *S. balticum*, *E. angustifolium*, *Scheuchzeria palustris* (kallgräs) och *Rhynchospora alba* (vitag). I ett längre tidsperspektiv kan myrekosystemet komma att domineras helt av *P. sylvestris*, *Sphagnum angustifolium* (klubbvitmossa), *Rhododendron tomentosum* (skvattram) och *Vaccinium uliginosum* (odon). Mauquoy (2008) för dock fram att förändringen kan gå åt motsatt riktning vid sänkt vattennivå (figur 6) då hölje-arter av *Sphagnum* kan på grund av en skyddsmekanism mot uttorkning hypotetiskt kan klara torrperioder bättre än tuv-arter men empiriska observationer av detta fenomen verkar dock saknas.



Figur 6. Vid sänkning av vattennivån (a) kan hypotetiskt hölje-arter ha en högre överlevnadsförmåga än typiska tuv-arter vilket kan leda till en process riktad mot ökade hölje-formationer (b). På grund av avsaknaden av empiriska observationer av detta fenomen är det högst oklart vilken biologisk relevans modellen har. Omritad efter Mauquoy (2008).

Även den predikterade ökningen av biotillgängligt kväve förutspås gynna kärlväxter över *Sphagnum*. Berendse *et al.* (2001) föreslår en modell där man delar upp ombrotrofa myrar i tre kategorier beroende på deras föroreningshalt av kväve där kategorierna är: (i) kväve är begränsande för tillväxten av *Sphagnum* och en ökad tillförsel av kväve ger en ökad tillväxt av *Sphagnum*; (ii) kväve inte längre är begränsande för *Sphagnumens* tillväxt men där torvmossemattan ännu ej har blivit mättad och fortfarande innehar kvävelagrande kapacitet; (iii) torvmossemattan har blivit mättad med kväve vilket tillåter kvävet att nå kärlväxternas rötter. Dock visade Woodlin och Lee (1987) att *Sphagnumens* förmåga att absorbera kväve korrelerar negativt till kvävenivån i vävnaden vilket leder till att torvmossemattan släpper igenom kväve redan innan dess teoretiska maximum av kväveabsorption har uppnåtts. Detta leder till att gränsen mellan fas två och tre i ovanstående modell inte är absolut vilket ger att fas två antagligen ej går att observera i naturen utan enbart existerar på ett teoretiskt plan (Limpens & Berendse 2003). Det är troligtvis så att ombrotrofa myrar som uppnått fas tre genom positiv återkoppling omvandlas till hed och gräsmark (Berendse *et al.* 2001).

Det har diskuterats huruvida expansionen av träd på tidigare öppna ombrotrofa myrar kan vara en slutgiltigt steg i myrens succession (Pellerin & Lavoie 2003a) men detta är att betrakta såsom osannolikt dels för att förändringen har skett så pass snabbt att det inte passar in i tidigare observationer kring stabiliteten i ombrotrofa myrar (Backéus 1972, Klinger 1996, Gunnarsson *et al.* 2002) och dels för att förändringen har skett närapå samtidigt trots att de undersökta myrekosystemens åldrar är olika och det är därför osannolikt att de är i samma successionstadie (Lavoie *et al.* 2001, Pellerin & Lavoie 2003b). Då träd är väldigt känsliga för syrebrist kan myrandningen till viss mån reducera etableringen av träd då de kan initiera kortvarigt höga vattennivåer. Dock så kommer myrandningens förändring av vattennivån i relation till myrtytan minska i takt med att ytvattnets nivå sjunker lägre.

Att dessa förändringar kommer att påverka myrekosystem i hela Sverige står klart men troligen kommer de nordliga myrekosystemen påverkas kraftigare än de sydliga då de nordliga predikteras få en nettoförlust av vatten under sommarmånaderna vilket tidigare inte

har varit fallet förutom under utökade torrperioder. Vidare har nordliga myrar i dagsläget en lägre tillförsel av biotillgängligt kväve så även i det fallet blir förändringen större än för de sydligt belägna.

Ett naturligt sätt att begränsa kärlväxternas expansion på ombrotrofa myrar har varit genom en högre brandfrekvens än den som vi ser idag. På en ombrotrof myr som utsätts för avbränning kan man observera en kraftig minskning av bryofyter och en stor uppgång i mängden kärlväxter. Denna effekt är dock kortvarig och relativt snabbt har *Sphagnum* återtagit sin dominans i området. Detta bidrar då till att minska mängden väletablerade kärlväxter och hjälper på så sätt till att hålla de ombrotrofa myrarna öppna (Kuhry 1994, Mauquoy *et al.* 2002). Idag är dock brandfrekvensen för naturliga myrmarker betydligt lägre än tidigare på grund av människans insatser för att begränsa skogsbränder.

Slutsats

Punctum saliens är att det krävs ett aktivt övervakningsnät för att tidigt upptäcka negativa förändringar och snabbt möjliggöra kraftsamlade insatser där de gör störst nytta. Därför är det viktigt med autonoma regionala arbetsgrupper där lokala beslut kan fattas snabbt utifrån styrdokument från nationell nivå. Utöver detta så behövs mer forskning som berör myrekosystem i sin helhet men även mer grundforskning såsom hur *Sphagnum* påverkas av till exempel ökad UV-strålning (med avseende på till exempel grobarhet och tillväxt) och hur olika myrväxtsamhällen påverkas av flera faktorer samtidigt.

Tack

Jag skulle vilja ge ett stort tack till Maria Johnsson, Linn Holmstedt, Frida Jacobson, William Widegren, Petra Gustafsson, Erik Eklund, Jessica Fredriksson och Robin Gunnarsson för deras kontinuerliga och välformulerade kommentarer på denna uppsats under arbetets gång. Ni har varit ovärderliga. Vidare vill jag rikta min tacksamhet och respekt mot mina handledare, Katariina Kiviniemi Birgersson och Håkan Rydin som hjälpsamt svarat på frågor och erbjudit mig sin tid. Ett sista tack vill jag rikta till Anna-Kristina Brunberg som har haft ett stort överseende avseende mina engagemang som sträcker sig utanför studierna.

Referenser

- Aerts R, Wallén B, Malmer N, De Caluwe H. 2001. Nutritional constraints on *Sphagnum*-growth and potential decay in northern peatlands. *Journal of Ecology* **89**: 292-299.
- Backéus I. 1990. Production and depth distribution of fine roots in a boreal open bog. *Annales Botanici Fennici* **27**: 261-265.
- Backéus I. 1972. Bog vegetation re-mapped after sixty years. Studies on Skagershultamossen, central Sweden. *Oikos* **23**: 384–393.
- Balance S, Børsheim KY, Inngjerdingen K, Paulsen BS, Christensen BE. 2007. A re-examination and partial characterisation of polysaccharides released by mild acid

- hydrolysis from the chlorite-treated leaves of *Sphagnum papillosum*. *Carbohydrate Polymers* **67**: 104-115.
- Barkman JJ. 1992. Plant communities and synecology of bogs and heath pools in the Netherlands. I: Verhoeven JTA (red.). *Fens and Bogs in the Netherlands: Vegetation, History, Nutrient Dynamics and Conservation*, ss. 173–235. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Beltman B, Kooijman AM, Rouwenhorst G, Van Kerkhoven M. 1996. Nutrient availability and plant growth limitation in blanket mires in Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* **96**: 77-87.
- Belyea LR, Malmer N. 2004. Carbon sequestration in peatland: patterns and mechanisms of response to climate change. *Global Change Biology* **10**: 1043–1052.
- Berendse F, Van Breemen N, Rydin H, Buttler A, Heijmans M, Hoosbeek MR, Lee JA, Mitchell E, Saarinen T, Vasander H, Wallén B. 2001. Raised atmospheric CO₂ levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. *Global Change Biology* **7**: 591-598.
- Børsheim KY, Christensen BE, Painter TJ. 2001. Preservation of fish embedment in *Sphagnum* moss, peat or holocellulose: experimental proof of the oxopolysaccharidic nature of the preservative substance and of its antimicrobial and tanning action. *Innovative Food Science and Emerging Technologies* **2**: 63–74.
- Bragazza L, Freeman C, Jones T, Rydin H, Limpens J, Fenner N, Ellis T, Gerdol R, Hájek M, Hájek T, Iacumin P, Kutnar L, Tahvanainen T, Toberman H. 2006. Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**: 19386-19389.
- Brändle R, Crawford RMM. 1987. Rhizome anoxia tolerance and habitat specialization in wetland plants. I: Crawford RMM (red.). *Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats*, ss. 397-410. Blackwell, Oxford.
- Burdon JJ, Chilvers GA. 1982. Host density as a factor in plant disease ecology. *Annual Review of Phytopathology* **20**: 143–166.
- Cantelmo Jr, AJ, Ehrenfeld JG. 1999. Effects of microtopography on mycorrhizal infection in Atlantic white cedar (*Chamaecyparis thyoides* (L.) Mills.). *Mycorrhiza* **8**: 175–180.
- Chapman S, Buttler A, Francez A-J, Laggoun-Défarge F, Vasander H, Schloter M, Combe J, Grosvernier P, Harms H, Epron D, Gilbert D, Mitchell E. 2003. Exploitation of northern peatlands and biodiversity maintenance: a conflict between economy and ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**: 525–532.
- Clymo RS. 1984. The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. **303**: 605–654.
- Clymo RS, Turunen J, Tolonen K. 1998. Carbon accumulation in peatland. *Oikos* **81**: 368-388.
- Frankl R, Schmeidl H. 2000. Vegetation change in a south German raised bog: ecosystem engineering by plant species, vegetation switch or ecosystem level feedback mechanisms? *Flora* **195**: 267–276.
- Klinger LF. 1996. The myth of the classic hydrosere model of bog succession. *Arctic and Alpine Research* **28**: 1–9.
- Gerdol R, Petraglia A, Bragaza L, Iacumin P, Brancaleoni L. 2007. Nitrogen deposition interacts with climate in affecting production and decomposition rates in *Sphagnum* mosses. *Global Change Biology* **13**: 1810-1821.
- Gignac LD, Vitt DH. 1994. Responses of northern peatlands to climate change: effects on bryophytes. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **75**: 119-132.

- Glaser PH, Chanton JP, Morin P, Rosenberry DO, Siegel DI, Ruud O, Chasar LI, Reeve AS. 2004. Surface deformations as indicators of deep ebullition fluxes in a large northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles* **18**: GB1003.
- Gorham E. 1991. Northern Peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* **1**: 182-195.
- Gunnarsson U, Malmer N, Rydin H. 2002. Dynamics or constancy in *Sphagnum* dominated mire ecosystems? A 40-year study. *Ecography* **25**: 685-704.
- Gunnarsson U, Rydin H. 2000. Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New phytologist*. **147**: 527-537.
- Gunnarsson U, Rydin H. 1998. Demography and recruitment of scots pine on raised bogs in eastern Sweden and relationships to microhabitat differentiation. *Wetlands* **18**: 133-141.
- Görres M, Frenzel B. 1997. Ash and metal concentrations in peat bogs as indicators of anthropogenic activity. *Water, air and soil pollution* **100**: 355-365.
- Harley PC, Tenhunen JD, Murray KJ, Beyers J. 1989. Irradiance and temperature effects on photosynthesis of tussock tundra *Sphagnum* mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia* **79**: 251-259.
- Heijmans MMPD, Mauquoy D, van Geel Bas, Berendse F. 2008. Long-term effects of climate change on vegetation and carbon dynamics in peat bogs. *Journal of Vegetation Science* **19**: 307-320.
- Hilbert DW, Roulet N, Moore T. 2000. Modelling and analysis of peatlands as dynamical systems. *Journal of Ecology* **88**: 230-242.
- Järvinen O, Väisänen RA. 1978. Ecological zoo geography of north European waders, or why do so many waders breed in the north? *Oikos* **30**: 496-507.
- Klinger LF. 1996. The Myth of the classic hydrosere model of bog succession. *Arctic and Alpine Research* **28**: 1-9.
- Kuhry P. 1994. The role of fire in the development of *Sphagnum* dominated peatlands in western boreal Canada. *Journal of Ecology* **82**: 899-910.
- Lamers LPM, Bobbink R, Roelofs JGM. 2000. Natural nitrogen filter fails in polluted raised bogs. *Global Change Biology* **6**: 583-586.
- Lavoie C, Zimmermann C, Pellerin S. 2001. Peatland restoration in southern Québec (Canada): a paleoecological perspective. *Écoscience* **8**: 247-258.
- Lee JA. 1998. Unintentional experiments with terrestrial ecosystems ecological effects of sulphur and nitrogen pollutants. *Journal of Ecology* **86**: 1-12.
- Limpens J, Berendse F. 2003. Growth reduction of *Sphagnum magellanicum* subjected to high nitrogen deposition: the role of amino acid nitrogen concentration. *Oecologia* **135**: 339-345.
- Limpens J, Berendse F, Klees H. 2002. N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. *New Phytologist* **157**: 339-347.
- Löfroth M. 1991. Våtmarkerna och deras betydelse. Naturvårdsverket, Rapport 3824.
- Mack MC, Schuur EAG, Bret-Harte MS, Shaver GR, Chapin FS. 2004. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* **431**: 440-443.
- Matthews E. 1994. Nitrogenous fertilizers global distribution of consumption and associated emissions of nitrous oxide and ammonia. *Global Biogeochemical Cycles* **7**: 300-328.
- Malmer N, Svensson BM, and Wallén B. 1994. Interactions between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* **29**: 483-496.
- Malmer N. 1962. Studies on mire vegetation on the Archaean area of southwestern Gotland (South Sweden). I. Vegetation and habitat conditions on the Akhult mire. *Opera Botanica*, **7**: 1-322.

- Maksimova TA, Yudina VF. 1999. The effect of small doses of mineral fertilisers on the vegetation of a sedge-*Sphagnum* bog. *Russian Journal of Ecology* **30**: 382–386.
- Marino PC. 1991. Dispersal and coexistence of mosses (*Splachnaceae*) in patchy habitats. *Journal of Ecology* **79**: 1047-1060.
- Mauquoy D, Yeloff D. 2008. Raised peat bog development and possible responses to environmental changes during the mid- to late-Holocene. Can the palaeoecological record be used to predict the nature and response of raised peat bogs to future climate change? *Biodiversity and Conservation* **17**: 2139–2151.
- Mauquoy D, Engelkes T, Groot MHM, Markesteijn F, Oudejans MG, van der Plicht J, van Geel B. 2002. High-resolution records of late-Holocene climate change and carbon accumulation in two north-west European ombrotrophic peat bogs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* **186**: 275-310.
- Metsavainio K. 1931. Untersuchungen uber das Wurzelsystem der Moorpflanzen. *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae "Vanamo"* **1**: 1-422
- Mortsch LD. 1998. Assessing the impact of climate change on the great lakes shoreline wetlands. *Climatic Change* **40**: 391-416.
- Nivet C, Frazier S. 2004. A review of European wetland inventory information. WWW-dokument: <http://www.wetlands.org/RSIS/WKBASE/pewi/Part2b.pdf> Hämtad 2012-02-21.
- Painter TJ. 2003. Concerning the wound-healing properties of *Sphagnum* holocellulose: the Maillard reaction in pharmacology. *Journal of Ethnopharmacology* **88**: 145-148.
- Painter TJ. 1998. Carbohydrate polymers in food preservation: an integrated view of the Maillard reaction with special reference to discoveries of preserved foods in *Sphagnum*-dominated peat bogs. *Carbohydrate Polymers* **36**: 335–347.
- Peat HJ, Fitter AH. 1993. The distribution of arbuscular mycorrhizas in the British flora. *New Phytologist* **125**: 845-854.
- Pellerin S, Lavoie C. 2003a. Reconstructing the recent dynamics of mires using a multitechnique approach. *Journal of Ecology* **91**: 1008–1021.
- Pellerin S, Lavoie C. 2003b. Recent expansion of jack pine in peatlands of southeastern Québec: a paleoecological study. *Écoscience* **10**: 247–257.
- Porter JB. 1917. *Sphagnum* moss for use as a surgical dressing; Its collection, preparation and other details. *Association* **7**: 201-207.
- Richter C, Dainty J. 1989. Ion behavior in plant cell walls. I. Characterization of the *Sphagnum russowii* cell wall ion exchanger. *Canadian Journal of Botany* **67**: 451–459.
- Robertson NF. 1954. Studies on the mycorrhiza of *Pinus sylvestris*. I. The pattern of development of mycorrhizal roots and its significance for experimental studies. *New Phytologist* **53**: 253-283.
- Rydin H, Jeglum JK. 2006. *The biology of peatlands. Första upplagan.* Oxford University Press. New York.
- Rydin H, Sjörs H, Löfroth M. 1999. Mires. *Acta phytogeographica Suecica* **84**: 84-112
- Rydin H, McDonald AJS. 1985. Photosynthesis in *Sphagnum* at different water contents. *Journal of Bryology* **13**: 579–584.
- Schipperges B, Rydin H. 1998. Response of photosynthesis of *Sphagnum* species from contrasting microhabitats to tissue water content and repeated desiccation. *New Phytologist* **140**: 677–684.
- Sjörs H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. *Acta phytogeographica Suecica* **21**: 1-299.

- Sonesson M, Carlsson BÅ, Callaghan TV, Halling S, Björn LO, Bertgren M, Johanson U. 2002. Growth of two peat-forming mosses in subarctic mires: species interactions and effects of simulated climate change. *Oikos* **99**: 151-160
- Soudzilovskaia NA, Cornelissen JHC, During HJ, van Logtestijn RSP, Lang LI, AertsR. 2010. Similar cation exchange capacities among bryophyte species refute a presumed mechanism of peatland acidification. *Ecology* **91**: 2716–2726.
- Smolders AJP, Tomassen HBM, Pijnappel HW, Lamers LPM, Roelofs JGM. 2001. Substrate-derived CO₂ is important in the development of *Sphagnum* spp. *New Phytologist* **152**: 325–332.
- Svensson, B. M. 1995. Competition between *Sphagnum fuscum* and *Drosera rotundifolia*: a case of ecosystem engineering. *Oikos* **74**: 205-212.
- Svensson G. 1988. Fossil plant communities and regeneration patterns on a raised bog in south Sweden. *Journal of Ecology* **76**: 41-59.
- Sweclim. 2002. Årsrapport 2002.
- Takagi K, Tsuboya T, Takahashi H, Inoue T. 1999. Effect of the invasion of vascular plants on heat and water balance in the Sarobetsu mire, northern Japan. *Wetlands* **19**: 246–254.
- Tellis JH. 1964. Studies on Southern Pennine Peats: III. The Behaviour of *Sphagnum*. *Journal of Ecology* **52**: 345-353.
- Theodore J. 1995. *Climate Change 1995: The Science of Climate Change*. Första upplagan. Cambridge university press. Cambridge.
- Timmermann T. 2000. Oscillation or inundation: hydrodynamical classification of kettle-hole mires as a tool for restoration. *Proceedings of the 11th international peat congress* **1**: 243 - 252.
- Torrey JG. 1978. Nitrogen Fixation by Actinomycete-Nodulated Angiosperms. *Bioscience* **28**: 586-592.
- Tomassen HBM, Smolders AJP, Limpens J, Lamers LPM, Roelofs JGM. 2004. Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: desiccation or high N deposition? *Journal of Applied Ecology* **41**: 139–150.
- Tomassen HBM, Smolders AJP, Lamers LPM, Roelofs JGM. 2003. Stimulated growth of *Betula pubescens* and *Molinia caerulea* on ombrotrophic bogs: role of high levels of atmospheric nitrogen deposition. *Journal of Ecology* **91**: 357–370
- Turunen J, Roulet NT, Moore TR, Richard PJH. 2004. Nitrogen deposition and increased carbon accumulation in ombrotrophic peatlands in eastern Canada. *Global Biogeochemical Cycles* **18**.
- van Breemen N. 1995. How Sphagnum bogs down other plants. *Tree* **10**: 270-275.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG. 1997. Human Alteration of the Global Nitrogen Cycle: Causes and Consequences. *Ecological Applications* **7**: 737-750.
- Weltzin JF, Bridgham SD, Pastor J, Chen J, Harth C. 2003. Potential effects of warming and drying on peatland plant community composition. *Global Change Biology* **9**: 141-151.
- Wieder RK. 2001. Past, present, and future peatland carbon balance: An empirical model based on 210Pb-dated cores. *Ecological Applications* **11**: 327-342.
- Wiedermann MM, Nordin A, Gunnarsson U, Nilsson MB, Ericson L. 2007. Global change shifts vegetation and plant-parasites interactions in a boreal mire. *Ecology* **88**: 454-464.
- Woodin S, Lee JA. 1987. The fate of some components of acidic deposition in ombrotrophic mires. *Environmental Pollution* **45**: 61–72.

Omslagsbild publicerad med upphovsmannens, Nils Forshed, tillstånd.