

Research Article

Open Access

경상남도 가좌산의 소나무, 참나무, 밤나무 우점 산림토양 별 메탄 산화능 평가

박용권,¹ 김상윤,¹ 권효숙,¹ 김필주^{1,2*}

¹경상대학교 응용생명과학부, ²경상대학교 농업생명과학연구원

Evaluation of Methane Oxidation Potentials of Alpine Soils Having Different Forestation Structure in Gajwa mountain

Yong Kwon Park,¹ Sang Yoon Kim,¹ Hyo Suk Gwon¹ and Pil Joo Kim^{1,2*} (¹Division of Applied Life Science, Gyeongsang National University, Jinju, 660-701, Korea, ²Institute of Agriculture and Life Science, Gyeongsang National University, Jinju, 660-701, Korea)

Received: 11 October 2014 / Revised: 17 December 2014 / Accepted: 25 December 2014
Copyright © 2014 The Korean Society of Environmental Agriculture

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Abstract

BACKGROUND: Forest soils contain microbes capable of consuming atmospheric methane (CH₄), an amount matching the annual increase in CH₄ concentration in the atmosphere. However, the effect of plant residue production by different forest structure on CH₄ oxidation is not studied in Korea. The objective of this study was to evaluate the effect of Korean alpine soils having different forestation structure on CH₄ uptake rates.

METHODS AND RESULTS: the CH₄ flux was measured at three sites dominated with pine, chestnut and oak trees in southern Korea. The CH₄ uptake potentials were evaluated by a closed chamber method for a year. The CH₄ uptake rate was the highest in the pine tree soil (1.05 mg/m²/day) and then followed by oak (0.930 mg/m²/day) and chestnut trees (0.497 mg/m²/day). The CH₄ uptake rates were highly correlated to soil organic matter and moisture contents, and total microbial and methanotrophs activities. Different with

the general concent, there was no any correlation between CH₄ oxidation rates, and soil temperature and labile carbon concentrations, irrespective with tree species.

CONCLUSION: Conclusively, the methane oxidation rate was correlated in positive manner with organic matter, abundance of methanotrophs. Methane oxidation was different among tree species. This results could be used to estimate methane oxidation rate in forest of Korea after complementing information about statistical data and methane oxidation of other site.

Key words: Forest structure, Methane oxidation, Plant residue production

서론

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)에 따르면 지구의 대기평균온도의 선형 경향은 0.65~1.06°C로 꾸준한 상승세를 보이고 있다 (IPCC, 2014). 이러한 지구 온난화의 원인으로 CO₂, CH₄, N₂O, O₃, CFCs 등의 온실가스 대기농도증가가 지목되고 있다. 특히 메탄 (CH₄)은 대기 중 잔존시간이 10년 정도로 짧음에도 불구하고 장파장의 흡

*교신저자(corresponding author): Pil Joo Kim
Phone: +82-55-772-1966; Fax: +82-55-772-1969;
E-mail: pjkim@gnu.ac.kr

수능이 이산화탄소 대비 20~30배 높아, 지구온난화 기여도가 약 20%인 대표적인 온실가스로 회자되고 있다 (Blake D.R. and Rowland F.S., 1988). 메탄의 발생량은 연간 550Mt으로 이 중 470Mt이 대기 중 라디칼 반응에 의해 산화되며, 약 50Mt은 토양 내 메탄산화균인 Methanotrophs에 의해 제거되는 것으로 알려져 있다 (IPCC, 2007). 대기 메탄농도 조절에 있어서, 대기권에서의 메탄 제거는 인위적 조절의 어려움이 있는 반면에, 상대적으로 토양에서는 메탄산화균의 활성을 증대시키는 조건형성을 통해 대기 메탄농도 조절이 가능하다 (Anne Saari *et al.* 1998).

메탄산화균은 대기 중 메탄의 농도와 토양 내 수분함량, 온도, pH, 유기물함량 등의 영향을 받으며(Hanson and Hanson, 1996), 크게 두 부류로 나뉜다 (Conrad R. 2007). Type I 메탄산화균은 낮은 메탄농도 (< 12ppm 대기 중 메탄농도와 유사한 조건) 조건과 높은 산소농도 조건에서 메탄을 산화하는 것으로 알려져 있으며, Type II 메탄산화균은 높은 메탄농도 조건과 낮은 산소농도 조건에서 메탄을 산화하는 것으로 알려져 있다. 메탄 산화균은 공통적으로 pMMO (particulate methane mono oxygenase)를 가지고 있는 것으로 알려져 있으며 (Conrad, 2007), pMMO의 Alpha subunit인 *pmoA* gene을 16s RNA와 같이 Maker로 활용하여 Aerobic methanotrophs를 정량할 수 있다 (Holmes *et al.*, 1995).

산림토양에서의 메탄산화에 대한 연구는 대부분 유럽 (Dobbie *et al.*, 1996; Dobbie and Smith, 1996; MacDonald *et al.*, 1997; Smith *et al.*, 2000; Bradford *et al.*, 2001; Borken *et al.*, 2006)과 미국 (Crill, 1991; Yavitt *et al.*, 1993; Goldman *et al.*, 1995)에 편중되어 있는 실정이다. 국내에서는 다양한 호기적인 토양에서의 메탄산화에 대한 연구는 활발하게 진행되었으나 이는 대부분 초지나 농경지에서 이루어 졌으며 산림에 대한 연구는 미비한 실정이다. 이는 우리나라 총 국토면적 중 산림토양이 차지하는 비율은 64%이며, 26%가 침엽수림으로 구성되어 있으며 활엽수가 17%, 혼합림이 21%를 차지하고 있음을 미루어 볼 때 (산림기본통계, 2010) 국내 메탄 산화량의 큰 부분을 차지할 수 있는 산림에서의 메탄 산화량에 대한 조사가 필요할 것으로 판단된다. 또한 본 연구에서는 토양에 식재 되어 있는 수종의 차이에 따라 낙엽을 통해 토양으로 유입되는 유기물의 함량과 조성의 차이로 인한 메탄산화균의 활성변화에 의한 메탄 산화능의 차이가 있을 수 있을 것으로 판단되었다 (Priha and Smolander, 1997; Grayston and Prescott, 2005; Lejon *et al.*, 2005; Menyailo, 2007). 국내 산림에서 수종별 메탄 산화능 차이를 평가하기 위하여 본 연구에서는 국내 산림 내 수종 별 메탄 산화능에 대한 조사를 실시하였다. 이를 통해 산림 수종에 따른 토양 특성과 메탄 산화능 간의 관계 및 차후 국내 산림에서 메탄 산화량 연구에 대한 기본적인 정보를 제공 할 수 있을 것으로 사료되었다.

재료 및 방법

조사지역

조사지역인 가좌산 (35° 9'26.27"N, 128° 5'9.59"E)은 경상남도 진주시 가좌동에 위치하고 있으며, 진주시 중심부에서 남북으로 환경사의 구릉지형을 이루고 있다. 본 연구를 위하여 침엽수 대표 수종인 소나무와 활엽수 대표 수종인 참나무와 밤나무가 우점하고 있는 지역을 각각 선정하여 실험을 수행하였다.

메탄가스 채취 및 분석

조사시설설치

연간 산림토양에서의 메탄산화를 측정하기 위해 Closed chamber method를 이용하였다. 선정된 지역별로 각각 반복구로 3개의 원통형 PVC static chamber를 설치하고 간섭을 피하기 위해 설치 후 일주일의 경과한 이후에 가스채취를 실시하였다. 챔버 내부 용적은 약 9 L 이고, 원통형 PVC 챔버 내부에 공기를 혼합하기 위해 64 cm²(8 cm×8 cm)사이의 소형 팬을 설치하여 시료의 균질성을 확보하였다. 가스 채취 시 토양의 온도를 온도계를 이용하여 측정하였으며, 가스 채취는 2011년 3월 23일부터 1주일에 1회, 1년간에 걸쳐 평균적인 메탄발생량을 가지는 오전 10~11시 사이에 실시하였다. 메탄의 포집시간은 30분 동안 실시하였으며, 50 ml 주사기를 이용하여 채취하였다. 채취한 가스 중 메탄 농도는 Gas chromatograph를 이용하여 정량하였다. 이때 Porapak NQ column (Q 80-100 mesh)과 Flame ionization detector (FID)가 이용되었으며, column-injector-detector 온도는 80-100-110°C로 각각 조절하였다. Carrier gas로 He 가스를 사용하였으며, burning gas로 H₂가스를 이용하였다.

메탄배출량 산정

메탄 배출량(CH₄ emission rate)은 Closed chamber의 뚜껑을 닫기 전과 닫은 지 30분 경과 후 농도차를 이용 아래 식 1과 같이 계산하였다(Rolston 1986).

$$F = \rho \times (V/A) \times (\Delta c/\Delta t) \times (273/T) \quad (\text{식 1})$$

여기서, F는 메탄 배출율 (CH₄ flux, mg CH₄/m/h), ρ는 메탄의 밀도(0.714 g/L, 1atm, 0°C), V는 챔버부피 (chamber volume, m³), A는 챔버넓이 (chamber area, m²), Δc/Δt는 챔버 내 메탄가스 축적량 (CH₄ gas accumulation rate in the chamber, mg CH₄/m/h), T는 챔버 내 절대온도 (273+mean temperature in the chamber, °C).

1년간 산화된 총 메탄 산화량을 Singh등 (1999)이 도입한 식 2를 이용하여 도출 하였다.

$$\text{Seasonal CH}_4 \text{ flux} = \sum_i^n (R_i \times D_i) \quad (\text{식 2})$$

Table 1. Properties of alpine soils having different forestation structure

Parameter	Pine	Oak	Chestnut
Texture	Silt loam	Clay loam	Silt loam
pH (1:5 with H ₂ O)	4.7	5.1	5.0
Total carbon (%)	3.2	2.7	2.3
Total Nitrogen (g/kg)	1.47	1.56	1.47
C/N ratio	17.9	14.0	15.5
Labile pool I (g/kg)	3.4	3.0	3.3
Labile pool II (g/kg)	6.3	5.7	6.5
Resistent pool (g/kg)	17.7	11.7	11.3
Microbial biomass carbon (mg/kg)	122	108	35
<i>pmoA</i> gene copy number	2.46×10^7	0.72×10^7	0.69×10^7

여기서, Seasonal flux는 조사기간 중 발생된 총 메탄 발생량 (CH₄ g/m²), R_i는 i 번째 시료채취 시기에 메탄 배출율 (CH₄ flux, mg CH₄/m²/day), D_i는 i 번째 시료채취 시기에 시료채취 간격 (day).

토양채취 및 토양 특성 분석

각 산림토양의 특성과 메탄산화력간의 관계를 조사하기 위하여 토양의 특성을 분석하였으며, 3반복의 토양 채취와 반복시험을 통해 오차를 최소화 하고자 하였다. 토양의 물리화학적 특성을 알아보기 위하여 토양온도, 수분함량, 토성, 총 탄소함량(total carbon, TC), pH, 총 질소함량(Total nitrogen, TN), 미생물이 쉽게 이용할 수 있는 형태의 Labile carbon 함량을 분석하였으며, 미생물적 특성을 확인하기 위해 microbial biomass carbon (MBC), *pmoA* gene copy number를 조사하였다. 토양 온도는 가스 채취 시 각각의 산림토양에서 온도계를 이용하여 측정하였다. 각각의 산림토양에서 표면의 낙엽층을 제거한 뒤, 1년간 2주 간격으로 5 cm의 표층토를 채취하여 분석이 이용하였다. 채취한 토양 시료는 풍건 후 사분(2 mm 이하)하여 농촌진흥청 국립 농업과학기술원의 토양 및 식물체 분석법 (RDA 1988)에 준하여 토양수분은 중량법, 토성은 침강법, pH는 물 1:5 침출법을 분석하였다. 추가적으로 TC, TN, Labile carbon fraction, *pmoA* gene copy number를 분석하기 위해 각 계절별로 2011년 4월 14일, 2011년 7월 2일, 2011년 11월 15일, 2012년 2월 17일에 각각 토양을 채취하여 실험에 이용하였다. TN은 kjeldahl법을 이용해 분석하였으며, TC는 Tyurin법 (RDA 1988)을 이용하여 측정하였다. Labile carbon fraction은 acid hydrolysis법을 이용하여 Labile pool fraction I 과 Labile pool fraction II, Resistant pool fraction을 각각 분리했다. Labile pool I 은 5 N H₂SO₄를 이용하여 105°C에서 30분간 가열 후 침출하여 분리하였으며, Labile pool II 은 26 N H₂SO₄를 이용하여 교반하며 24시간 동안 침출한 후 105°C에서 1시간 가열하여 침출해 분리했다. 잔여물질을 건조하여 이를 원소분석기를 통해 분석하였다 (Rovira and Vallejo, 2000). 토양의 생물학적인 특성을 조

사하기 위해 표층토를 채취하여 Fumigation method (Vance *et al.* 1987)를 통해 Microbial biomass carbon을 측정하였으며 메탄산화균의 활성을 알아보기 위해 동결건조한 토양 시료에서 DNA를 Fast DNA SPIN Kit for soil (MPBio)를 이용하여 추출하고 Quantitative real time PCR (Step One Plus™ Real Time PCR, ABI)을 이용하여 각 산림토양의 메탄산화균의 활성을 측정하였다. 이때 사용된 Primer는 A189F (5'-GGNGACTGGGACTTCTGG-3')과 Mb661R (5'-CCGGMG CAACGTCYTTAC-3')을 사용하였고 (Horz *et al.* 2005), Dye는 SYBR Green (Toyobo, Japan)을 사용하였다. Real Time PCR의 온도조건은 94°C 5분, 94°C-58.2°C-72°C (각각 45초) 40cycle, 72°C 10분이었다. 분석한 토양의 특성은 Table 1과 같았다.

통계분석

통계 분석은 SAS package version 9.2 (SAS Institute Inc., 2001)를 이용하여 실시하였으며 최소유의차 (LSD, Least significant difference) 방식으로 각 처리구간의 각 산림토양 별 전체 메탄산화량 차이를 비교하였다. 또한 산림 토양의 특성과 메탄산화량 간의 관계를 확인하기 위하여, 상관관계 분석은 PASW statistics 18.0 (SPSS Inc., 2009)을 이용하여 실시하였으며 단순 상관분석 (Simple correlation analysis)으로 Pearson 상관계수 (Pearson correlation coefficient)를 이용하여 각 변수간의 상관관계를 비교하였다.

결과 및 고찰

1년에 걸쳐 다른 산림조성을 지닌 산림토양에서 메탄산화력을 모니터링한 결과, 산림 수중에 따른 메탄 산화량은 11월과 3월 경 소나무 우점 토양에서 크게 높았던 것이 확인되었다. 참나무 우점토양의 경우 8, 9, 10월에 비교적 높은 산화량이 관찰되었으며, 밤나무 우점토양의 경우 계절별로 큰 변화 없는 메탄 산화량을 보였다. 그러나 각각의 산림토양에서 계절에 따른 메탄산화의 공통적인 경향성은 뚜렷하게 나타나지 않았다 (Fig. 1). 측정기간 전체에서 수종이 다른 산림토양의

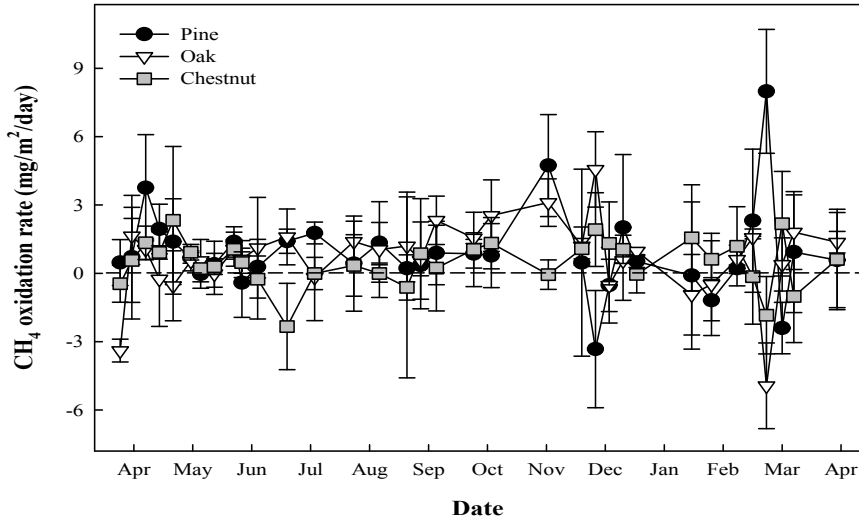


Fig. 1. Changes of CH₄ oxidation rates of having different wood composition for one year.

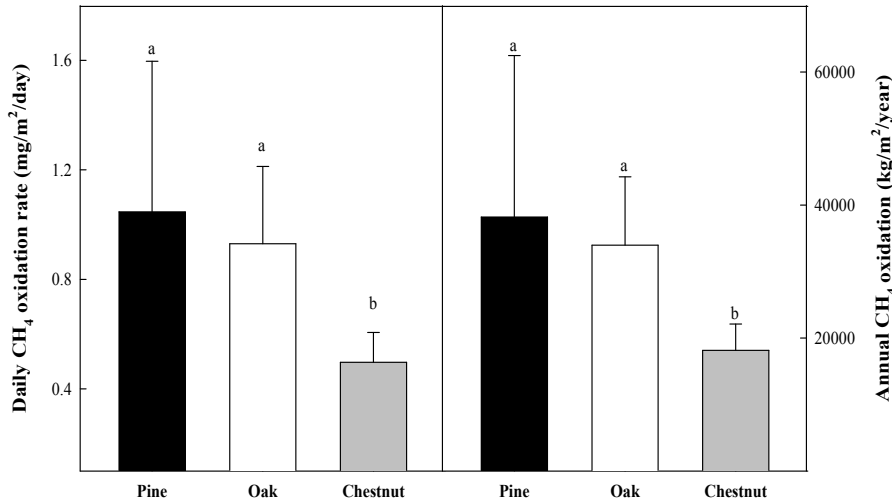


Fig. 2. Daily methane oxidation rates and annual methane oxidation.

일일 평균 메탄 산화력을 조사한 결과 소나무가 우점한 토양의 메탄 산화력은 하루 평균 1.046 mg/m²/day 이었으며, 참나무 우점 토양은 0.930 mg/m²/day, 밤나무 우점 토양은 0.497 mg/m²/day 의 메탄 산화력을 나타내었다 (Fig. 2). 따라서 연간 산림토양에서 산화될 수 있는 메탄의 양은 1 ha 면적 당 소나무 우점 토양에서 3.820 kg, 참나무 3.396 kg, 밤나무 1.814 kg으로 조사되었다. 현재 보고되어진 산림 토양의 평균 메탄 산화력은 1.54 mg/m²/day 으로 본 연구에서의 메탄산화력이 보통 산림토양의 메탄산화력 보다는 다소 낮은 편이었다. 이러한 메탄 산화력의 차이는 식생의 잔재로부터 유래된 유기물 조성 및 토양의 특성에 의해 발생된 것으로 판단되었다.

각 수종에 따른 메탄산화력과 토양의 특성을 비교해본 결과 토성이 통기성에 영향을 주어 간접적으로 메탄산화에 영향을 줄 것으로 판단하였으나 (Dörr *et al*, 1993), 실제 통기

성이 우수할 것으로 판단되었던 소나무 우점 토양과 참나무 우점 토양에서 토성은 각각 Silt loam과 clay loam이었으며 가장 산화능이 낮았던 밤나무 우점 토양에서 소나무 우점 토양과 같은 Silt loam으로 나타났다 (Table 1). 이를 통해 토성은 메탄산화에 큰 영향을 주지 않는 것으로 확인되었다.

메탄 산화에 영향을 줄 것으로 판단되는 환경 인자로, 식생조성이 다른 각각의 산림토양에서 1년에 걸쳐 수분함량변화를 조사하였다. 조사기간 중 전반적으로 소나무 우점 산림 토양에서의 수분함량이 다른 토양에 비해 다소 낮게 관찰되었다 (Fig. 3). 토양 수분과 메탄 산화력 간의 관계를 해석하고자 상관관계 분석을 실시한 결과, 토양의 수분함량이 증가됨에 따라 메탄 산화력은 약한 음의 상관관계 (상관계수 -0.142)를 갖는 것을 확인하였다 (Fig. 4). Semrau 등 (2010)에 의하면 토양 내 수분함량은 메탄산화균의 조성 및 활성에 영향을 미칠 수 있는 인자로, 특히 높은 수분함량은

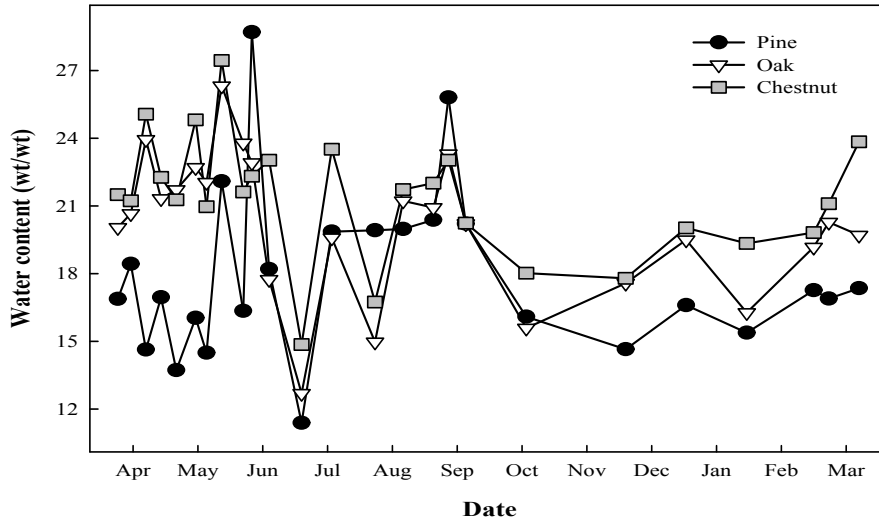


Fig. 3. Changes of soil water content in alpine soils having different forestation structure.

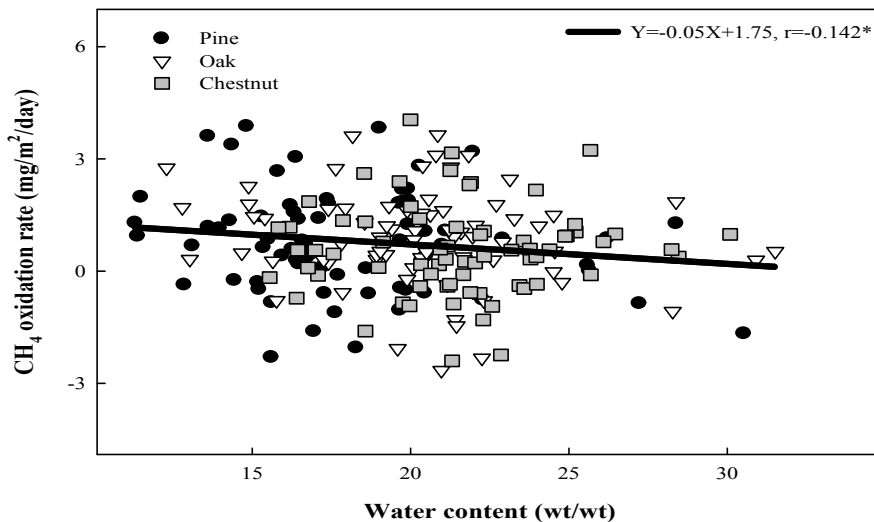


Fig. 4. Correlation between CH_4 oxidation rates and soil water contents in alpine soils having different forestation structure.

메탄 또는 공기의 확산을 제한해 메탄산화균의 활성을 저해하는 것으로 알려져 있으며 또한 산소농도를 저감시켜 메탄산화균의 성장을 저해할 수 있다고 하였다. 정확하게 어느 인자가 메탄산화균의 활성을 저해하는지 정확하게 알 수는 없으나 산소와의 접촉이 저해되고 메탄생성균과 메탄산화균 활성간의 경쟁에 의해 메탄산화가 저해될 것으로 생각되고 있다. 본 연구에서는 토양 내 수분함량의 증가는 토양 내 산소의 결핍과 메탄의 발생량 증가로 인해 메탄의 산화를 저해하는 요인으로 작용한 것으로 사료되었다.

토양 환경인자 중 미생물 활성에 영향을 끼칠 것으로 판단되는 토양온도를 조사한 결과는 Fig. 5와 같았다. 계절에 따라 토양의 온도가 증감하는 것이 관찰되었으며, 각각의 다른 산림토양 모두 비슷한 경향과 값을 나타냈다. 실제 조사된 토양 온도와 메탄 산화량 간의 관계 확인을 위해 상관관계를 분석한 결과 토양 온도와 메탄 산화력 간에 유의성이 확인되지

않았다 (Fig. 6). 이는 메탄산화균이 메탄생성균에 비해 온도의 변화에 덜 민감하기 때문인 것으로 판단되며 (Hanson and Hanson, 1996; Chu *et al.*, 2007) 실제 $-1^{\circ}\text{C} \sim 30^{\circ}\text{C}$ 온도 범위 내에서 메탄 산화력의 큰 차이를 보이지 않았다는 해외의 선행연구 결과와도 일치하였다 (Castro *et al.*, 1995).

전반적으로 토양의 물리적인 환경 요인은 메탄산화에 크게 영향을 미치지 못하는 것으로 판단되었으며 메탄 산화력의 차이는 토양의 화학적 생물학적 특성에 의해 결정되어질 것으로 판단되었다. 토양의 화학적 특성으로서 각각의 산림토양이 지닌 TC, TN, C/N 비와 메탄 산화량 간의 상관관계를 분석하였으며, 메탄 산화량과 TC (상관계수 0.500**), 메탄 산화량과 C/N 비 (상관계수 0.544**)가 정의 상관관계가 있음을 확인할 수 있었다 (Fig. 7). 특히 탄소성분 중에서 미생물이 이용하기 쉬운 형태의 Labile pool 보다는 Resistant pool 탄소의 함량이 높은 소나무 우점토양에서 가장 높은 메

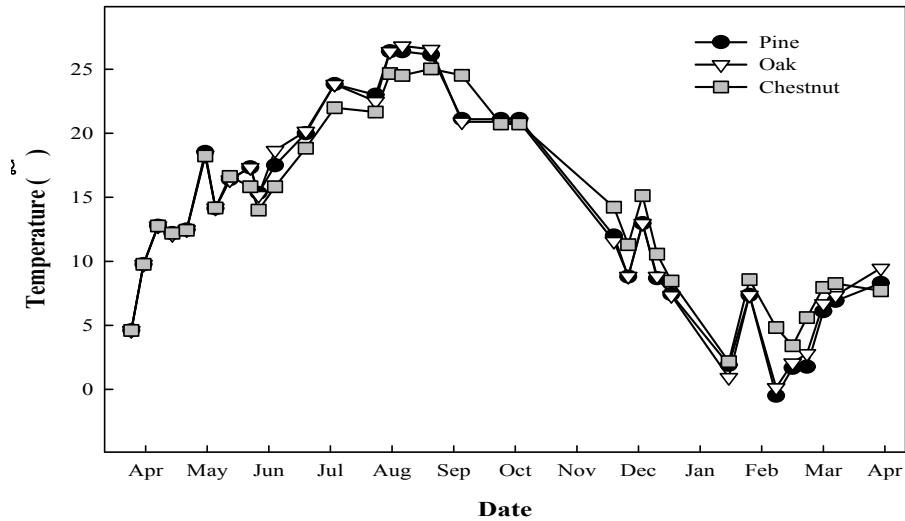


Fig. 5. Changes of soil temperature in alpine soils having different forestation structure.

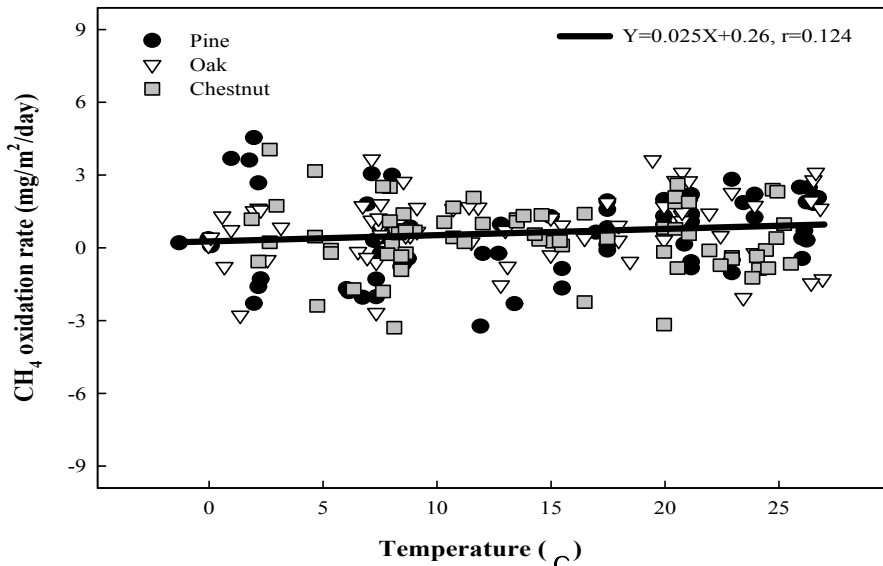


Fig. 6. Correlation between CH₄ oxidation rates and soil temperature.

탄 산화량을 확인할 수 있었다 (Table 1, Fig. 2). 이는 resistant pool의 방향족 물질 및 methoxylated sugars에 의해 유래한 비 메탄 기질 (예, methanol)에 의한 메탄산화균의 촉진효과로 판단되었다 (King, 1993).

메탄산화능이 높았던 토양에서 실제 미생물들의 활성을 평가하기 위해 Microbial biomass carbon을 측정된 결과 소나무 우점 토양에서 129 mg/kg으로 가장 높았고 참나무와 밤나무 우점 토양에서는 109 mg/kg, 35 mg/kg의 순으로 나타났다 (Table 1). 산림토양의 미생물 활성에 의해 메탄 산화가 영향을 받는 것으로 판단되었으며 실제 메탄산화량과 메탄산화균 량 간의 관계를 살펴보기 위하여 토양 내 메탄산화균의 *pmoA* gene copy number를 측정된 결과, 상관계수는 0.806***으로 메탄산화균의 *pmoA* gene copy number가 증가함에 따라 토양의 메탄산화가 유의적으로 증가하는

경향이 관찰되었다 (Fig. 8). 이로부터 산림토양에서의 메탄 산화는 메탄을 기질로 사용하는 메탄산화균의 활성에 변화를 줄 수 있는 인자에 의해 조절될 수 있을 것으로 보였다.

결론

온실가스 메탄 (CH₄)의 주요 소화원 (Sink)으로 평가받고 있는 주요 산림토양의 메탄 산화력을 평가하기 위해 소나무 참나무 밤나무 우점 토양을 선발하여 현장에서 메탄 산화력을 평가하여 다음과 같은 결과를 얻었다. 식생별 토양의 메탄 산화력은 토양의 유기물 축적이 가장 많았던 소나무 (평균 1.05 mg/m²/day)가 가장 높았으며, 참나무 (0.930 mg/m²/day), 밤나무 (0.497 mg/m²/day) 우점 토양의 순으로 감소하는 경향을 보였다. 이를 통해 연간 산림토양에서 산화될

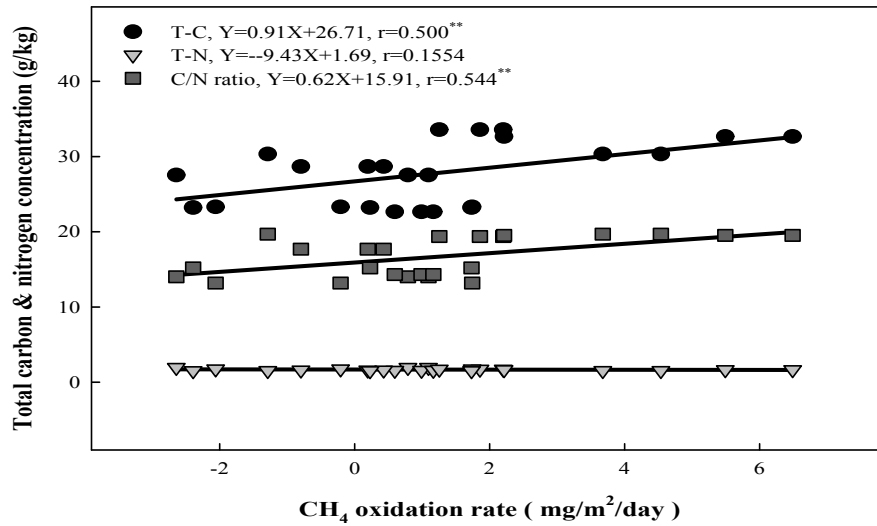


Fig. 7. Effects of total carbon and nitrogen concentration and C/N ratio on CH_4 oxidation rate.

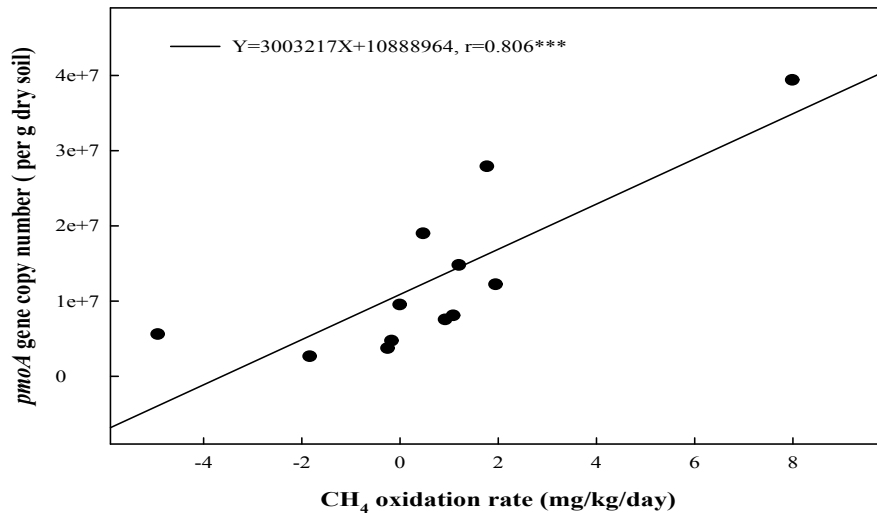


Fig. 8. Correlation between *pmoA* gene copy number and CH_4 oxidation rates.

수 있는 메탄의 양은 1 ha 면적 당 소나무 우점 토양에서 3.820 kg, 참나무 3.396 kg, 밤나무 1.814 kg으로 조사되었다. 그러나 주요 수종 별 국내 산림 면적 통계정보의 부정확성으로 전체 메탄 산화량의 평가 수행이 불가하였다. 차후 통계자료 확보 후 산정이 가능할 것으로 판단되었다. 결론적으로 토양의 메탄 산화능은 토양의 유기물 함량 및 전체 미생물과 메탄산화균(Methanotrophs)의 활성과 고도의 정의 상관관계가 있었으며, 식재 수종에 따라 메탄 산화능의 차이를 보였다. 현재 산림분야의 온실가스 배출량 산정에 있어서 이산화탄소 흡수량이 큰 부분으로 평가되고 있으나, 본 연구에서 조사한 산림 수종 별 메탄 산화량의 조사를 기반으로 보다 더 넓은 지역의 조사자료를 추가하여 온실가스 산정에 반영한다면 보다 더 정확한 국내 온실가스 배출량 산정이 가능할 것으로 판단된다.

Acknowledgment

This work was carried out with the support of "Cooperative Research Program for Agriculture Science & Technology Development (Project No. PJ906961042014)" Rural Development Administration, Republic of Korea.

References

- Anne, S., Heiskanen, J., Martikainen, P.J., 1998. Effect of the organic horizon on methane oxidation and uptake in soil of a boreal Scots pine forest, *FEMS Microbiol. Ecol.* 26, 245-255.
- Blake, D.R., Rowland, F.S., 1988. Continuing worldwide

- increase in tropospheric methane, *Science* 239, 1129-1131.
- Borken, W., Beese, F., 2006. Methane and nitrous oxide fluxes of soils in pure and mixed stands of European beech and Norway spruce, *Eur. J. Soil Sci.* 57, 617-625.
- Bradford, M.A., Ineson, P., Wookey, P.A., Lappin-Scott, H.M., 2001. The effects of acid nitrogen and acid sulphur deposition on CH₄ oxidation in a forest soil: a laboratory study, *Soil Biol. Biochem.* 33, 1695-1702.
- Castro, M.S., Steudler, P.A., Melillo, J.M., Bowden, R.D., 1995. Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils, *Global Biogeochemical Cycles* 9, 1-10.
- Chu, H., Hosen, Y., Yagi, K., 2007. NO, N₂O, CH₄ and CO₂ fluxes in winter barely field of Japanese Andisol as affected by N fertilizer management, *Soil Biol. Biochem.* 39, 330-339.
- Conrad, R., 2007. Microbial Ecology of Methanogens and Methanotrophs, *Advances in Agronomy* 96, 1-63.
- Crill, P.M., 1991. Seasonal patterns of methane uptake and carbon dioxide release by a temperate woodland soil, *Global Biogeochemical Cycles* 5, 319-334.
- Dobbie, K.E., Smith, K.A., Prieme, A., Christensen, S., Degorska, A., Orlanski, P., 1996. Effect of land use on the rate of methane uptake by surface soils in northern Europe, *Atmospheric Environment* 30, 1005-1011.
- Dobbie, K.E., Smith, K.A., 1996. Comparison of CH₄ oxidation rates in woodland, arable and set aside soils, *Soil Biol. Biochem.* 28, 1357-1365.
- Dörr, H., Katruff, L., Levin, I., 1993. Soil texture parameterization of the methane uptake in aerated soils, *Chemosphere* 26, 697-713.
- Goldman, M.B., Groffman, P.M., Pouyat, R.V., McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., 1995. CH₄ uptake and N availability in forest soils along an urban to rural gradient, *Soil Biol. Biochem.* 27, 281-286.
- Grayston, S.J., Prescott, C.E., 2005. Microbial communities in forest floors under four tree species in coastal British Columbia, *Soil Biol. Biochem.* 37, 1157-1167.
- Hanson, R.S., Hanson, T.E., 1996. Methanotrophic bacteria, *Microbiological reviews* 60, 439-471.
- Holmes, A.J., Costello, A., Lidstrom, M.E., Murrell, J.C., 1995. Evidence that particulate methane monooxygenase and ammonia monooxygenase may be evolutionarily related, *FEMS Microbiology Letters* 132, 203-208.
- Horz, H.P., Rich, V., Avrahami, S., Brendan J.M.B., 2005. Methane-Oxidising Bacteria in a California Upland Grassland Soil: Diversity and response to simulated global change, *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 2642-2652.
- King, G.M., 1993. Ecophysiological characteristics of obligate methanotrophic bacteria and methane oxidation in situ, in: Murrell, J.C., Kelly, D.P. (Eds), *Microbial growth on C1 compounds*, Intercept Ltd., Andover, United Kingdom, pp. 303-313.
- Lejon, D.P., Chaussod, R., Ranger, J., Ranjard, L., 2005. Microbial community structure and density under different tree species in an acid forest soil (Morvan, France), *Microbial Ecology* 50, 614-625.
- Macdonald, J.A., Skiba, U., Sheppard, L.J., Ball, B., Roberts, J.D., Smith, K.A., Fowler, D., 1997. The effect of nitrogen deposition and seasonal variability on methane oxidation and nitrous oxide emission rates in an upland Spruce plantation and moorland, *Atmospheric Environment* 31, 3693-3706.
- Menyailo, O.V., 2007. The influence of tree species on the biomass of denitrifying bacteria in gray forest soils, *Eurasian Soil Sci.* 40, 302-307.
- Priha, O., Smolander, A., 1997. Microbial biomass and activity in soil and litter under Pinus sylvestris, Picea abies and at originally similar field afforestation sites, *Biol. Fert. Soils* 24, 45-51.
- Rolston, D.E., 1986. Methods of soil analysis, in: Klute, A. (Eds), *Physical and mineralogical methods*, 2nd ed. America Society of Agronomy, Madison, WI, USA, pp. 1103-1119.
- Rovira, P., Vallejo, V.R., 2000. Examination of thermal and acid hydrolysis procedures in characterization of soil organic matter, *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 31, 81-100.
- Semrau, J.D., DiSpirito, A.A., Yoon, S., 2010. Methanotrophs and copper, *FEMS microbiology reviews* 34, 496-531.
- Smith, K.A., Dobbie, K.E., Ball, B.C., Bakken, L.R., Sitaula, B.K., Hansen, S., Brimme, R., Borken, W., Christensen, S., Prieme, A., Fowler, D., MacDonald, J.A., Skiba, U., Klemmedtsson, L., Kasimir-klemmedtsson, A., Dregorska, A., Orlanski, P., 2000. Oxidation of atmospheric methane in Northern European soils, comparison with other ecosystems, and uncertainties in the global terrestrial sink, *Global Change Biology* 6, 791-803.
- Vance, E.D., Brookes, P.C., Jenkinson, D.S., 1987. Microbial biomass measurements in forest soils: The use of the chloroform fumigation-incubation method in strongly acid soils, *Soil Biol. Biochem.* 19, 697-702.
- Yavitt, J.B., Simmons, J.A., Fahey, T.J., 1993. Methane fluxes in a northern hardwood forest ecosystem in relation to acid precipitation, *Chemosphere* 26, 721-730.