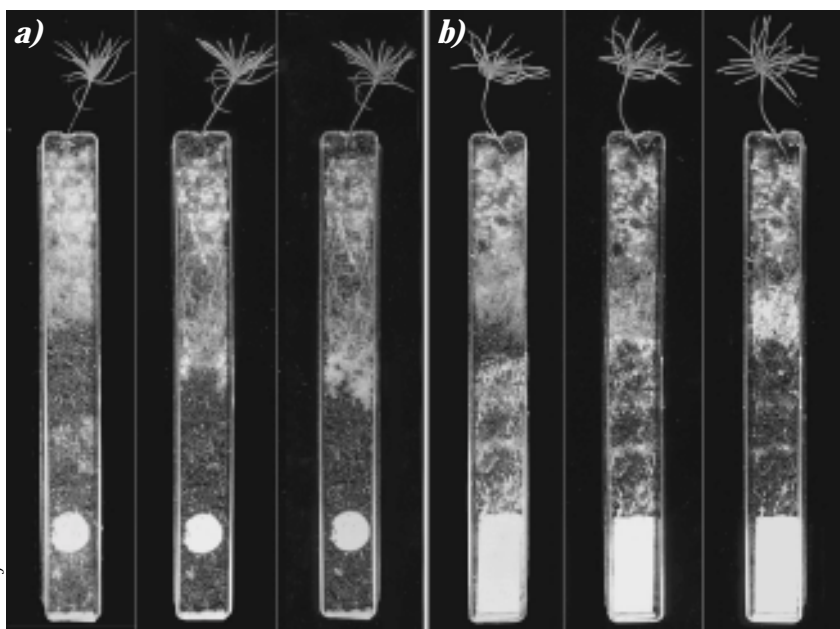


Björn Lindahl • Roger Finlay

# Svamparnas krig

## – hård konkurrens om näringen i marken

- Mycket tyder på att nedbrytarsvampar (som livnär sig på dött växtmaterial) och mykorrhizasvampar (som får kolhydrater från träd i utbyte mot näringsämnen) konkurrerar med varandra om markens näring. Svamparna kanske till och med "stjäl" näringsämnen från varandras mycel.
- Traditionella modeller över näringscirkulation i marken bygger på att nedbrytarorganismer frigör näringsämnen i oorganisk form som sedan kan tas upp av växter. I barrskogar är svampar de huvudsakliga nedbrytarna och här verkar det som om de gamla modellerna, som huvudsakligen utvecklats för bakterier, fungerar dåligt.
- Kampen om näring mellan svamparna innebär att mykorrhizasvampar måste vara konkurrenskraftiga för att träden skall kunna växa. Den kompetitiva balansen mellan svamparna kan rubbas i samband med avverkning.



**FIGUR 1.** Interaktioner mellan mykorrhizasvampar och nedbrytarsvampar studerades i miniekosystem (mikrokosmer). Mykorrhizamyces odlas i symbios med tallplantor medan nedbrytarsvamparnas mycel växer ut i jorden från träbitar av två olika storlekar. Fotografierna visar tidsserier (över ca 20 dagar) av två mikrokosmer. När nedbrytarsvampen endast hade tillgång till en liten träbit blev den utkonkurrerad av mykorrhizasvampen (a). När nedbrytarsvampen gavs tillgång till större resurser var det istället den som lyckades kolonisera jorden (b).

I svenska skogsekosystem utgör svamparna en övervägande del av markens mikroorganismer. Nedbrytarsvampar bryter ned döda växtdelar för att få energi och näring. Champinjoner och tickor är exempel på sådana svampar. De kan bryta ned cellulosa till energirikt socker. Svampar är ensamma om att kunna bryta ned större vedstycken som grenar och lågor, och i våra sura barrskogar spelar de en större roll än bakterier och djur även i nedbrytningen av förna. I jordbruksekosystem, gräsmarker eller lövskogar på neutrala jordar har istället bakterier och djur (till exempel dagmaskar) en mer framträdande roll i förnandedbrytningen.

Alla svampar får dock inte sin energi från döda växter. En del svampar, så kallade mykorrhizasvampar, lever i symbios med träden och får energirikt socker direkt från de levande trädrötterna (se faktaruta i Fakta Skog3/2001). Mykorrhizasvamparna är helt nödvändiga för trädens tillväxt och överlevnad eftersom de i utbyte mot detta socker förser träden med näringsämnen. Kantarell, kremlor, riskor, flugsvampar och de flesta soppar bildar mykorrhiza med

barrträd och en del lövträd (till exempel björk, ek, bok, asp och sälg).

### Underjordiskt mycel

De "svampar" som vi kan se ovan jord är endast fruktkroppar, som under en kort period av året (oftast på hösten) producerar sporer för att sprida svamparna till nya växtplatser. Fruktkropparna utgör dock endast en mycket liten del av hela svampen, ungefär som äpplena på ett äppelträd. Den allra största delen av svampen utgörs av mycelet, det nätverk av fina svamptrådar som genomväver marken. Mycelet producerar enzymer som skickas ut i svampens omgivning. Enzymer är proteiner som kan bryta ned stora och komplicerade molekyler till mindre och enkla näringsämnen som mycelet kan ta upp.

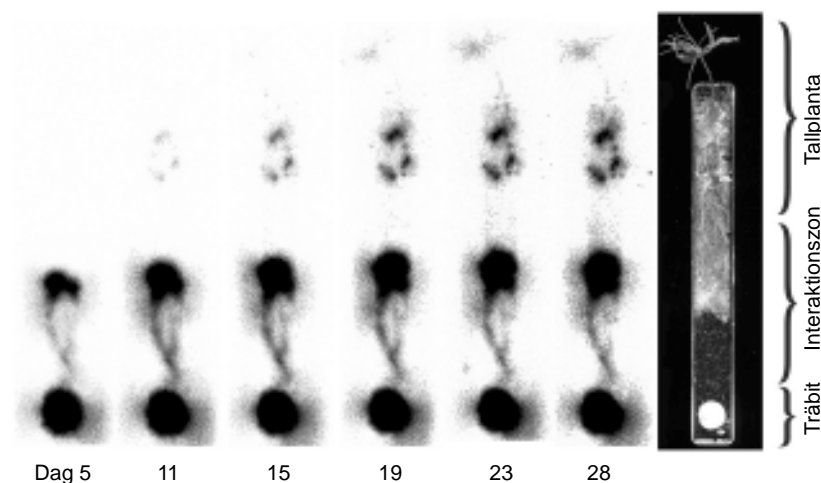
### Konkurrens mellan svampar

I laboratorieexperiment undersöker vi hur olika svampars mycel konkurrerar med varandra om utrymme och näring. Framför allt studerar vi hur mycel från mykorrhizasvampar i symbios med små tallplantor interagerar med mycel från nedbrytarsvampar. I små, avlånga plastaskar (20 x 2 cm) bygger vi upp förenklade

ekosystem, så kallade mikrokosmer. Dessa innehåller jord, mykorrhizasvampar, tallplantor, jordlevande nedbrytarsvampar och träbitar. Tallplantorna förser mykorrhizasvamparna med energi medan nedbrytarsvamparna får sin energi från träbitarna. I mikrokosmerna har vi funnit att svamparnas resurstillgång spelar en avgörande roll för om de lyckas kolonisera marken med sitt mycel. Om nedbrytarsvamparna endast har tillgång till små träbitar kan mykorrhizasvamparnas mycel konkurrera framgångsrikt med nedbrytarmycelet. Om nedbrytarna istället ges tillgång till större träbitar, så konkurrerar de ut mykorrhizasvamparna (figur 1, framsidan).

### Radioaktiv näring

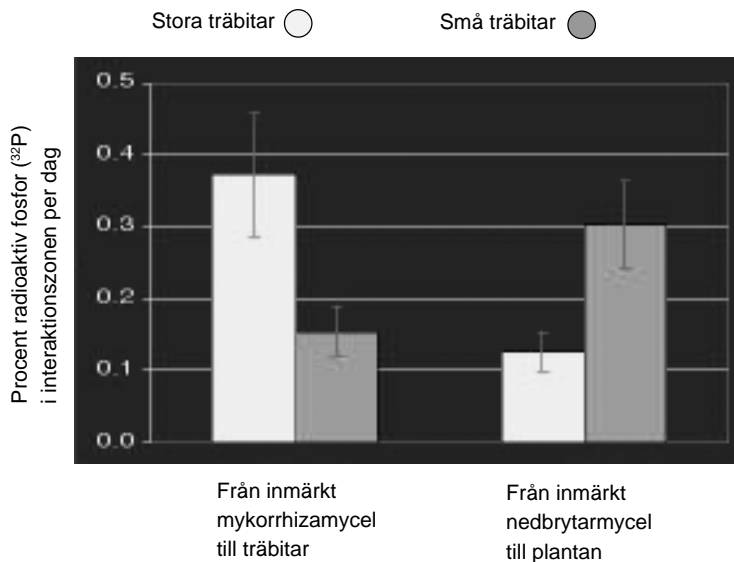
Om man tillför radioaktiva näringsämnen till svamparna så tar svamparna upp dessa och sprider dem i mycelet i jorden. De radioaktiva ämnena tillsätts i så liten mängd att de inte påverkar näringsförhållandena i mikrokosmerna. Med avancerad mätutrustning (elektronisk autoradiografi) kan man sedan, genom att mäta den radioaktiva strålningen, följa vad som händer med näringsämnena.



**FIGUR 2.** *Distribution av radioaktiv fosfor ( $^{32}\text{P}$ ) i ett mikrokosm med två interagerande svampmycel, en vednedbrytande svamp som växer ut i jorden från en liten rund träbit och en mykorrhizasvamp som lever i symbios med en ung tallplanta. Svart färg indikerar radioaktivitet. På fotografiet till höger kan man se hur mykorrhizasvampen har bildat en fläck av tätt mycel över nedbrytarsvampens mycel. Den radioaktiva isotopen tillfördes till nedbrytarmycelet på träbiten längst ned på bilden och hade, redan efter 6 dagar, transporterats ut i det interagerande jordmycelet. Efter 11 dagar kunde radioaktivitet uppmätas i plantans rötter och mot slutet av experimentet även i skottet. Figur: från Lindahl et al., 1999, med utgivarens tillstånd.*

Vi fann att radioaktiva näringsämnen överfördes mellan svampmycel när dessa interagerade med varandra i jorden (figur 2). Genom att tillföra radioaktivt fosfor ( $^{32}\text{P}$ ) till mycel av mykorrhizasvampar kunde vi se att nedbrytarsvampar, som växer från stora träbitar, "stjäl" betydligt mer fosfor från mykorrhizasvamparna än om de växer från mindre träbitar. För att studera näringsöverföringen i motsatt riktning tillsatte vi istället radioaktivt fosfor till nedbrytarsvamparna. Försöket visade att mykorrhizasvampar lyckas "stjäla" mer fosfor från nedbrytarmycel som växer från små träbitar (figur 3). Dessa resultat förstärker intrycket av att svamparna konkurrerar med varandra i marken och att balansen mellan mykorrhiza- och nedbrytarsvampar lätt förskjuts om man ändrar svamparnas tillgång på resurser.

**Näringsupptag i skogsmark**  
Överföringen av radioaktivitet till mykorrhizasvamparna från inmärkt



**FIGUR 3. Utbytet av radioaktiv fosfor (<sup>32</sup>P) mellan interagerande svampmycel påverkas av svamparnas tillgång till energi och näringsämnen. När en vednedbrytarsvamp växte från större träbitar tog den upp mer fosfor från en inmärkt mykorrhizasvamp än när den växte från mindre träbitar. När istället <sup>32</sup>P tillfördes till nedbrytarsvampens mycel, tog mykorrhizasvampen upp mer fosfor från den inmärkta nedbrytarsvampen när den senare växte från mindre träbitar än när den hade tillgång till mer resurser. Figur: Björn Lindahl.**

nedbrytarmyces skedde relativt snabbt (figur 2). Detta kan tolkas som att mykorrhizasvamparna bryter ned det inmärkta mycelet och använder det som näringskälla. Om detta är ett vanligt förekommande fenomen i marken innebär det en kortslutning av de etablerade teorierna om hur näring cirkulerar i skogsekosystem.

Delar av de näringsämnena som svampen tar upp överförs till svampens värdväxter. Tidigare har man trott att växterna är hänvisade till att ta upp näring som enkla joner, till exempel ammonium, nitrat eller fosfat. Under senare tid har forskningen visat att växterna, med hjälp av sina associerade mykorrhizasvampar, kan ta upp näring i organisk form direkt från komplexa föreningar, såsom proteiner. I så fall sluts näringskretsloppet utan att näringsämnena behöver brytas ned ända till enkla jonformer av bakterier i jorden. Växter och markorganismer konkurrerar då inte bara om fria joner i markvätskan utan framför allt om högkvalitativa organiska näringskällor, till exempel svampmycel. Svampar skulle alltså kunna "äta upp" varandra.

Våra laboratorieförsök målar upp en bild av en intensiv konkurrens mel-

lan de olika svamparna och svampgrupperna om näringskällor och utrymme. Flera försök, både på laboratorium och i fält, krävs dock för att testa våra hypoteser.

### Betydelse för skogsbruket

Konkurrens mellan mykorrhizasvampar och nedbrytarsvampar kan spela en central roll för hur skogen svarar på olika former av påverkan. Man måste förstås vara försiktig när man överför resultat från laboratorieförsök till teorier om hur ett helt skogsekosystem fungerar, men våra upptäckter passar väl in i bilden från andra försök som gjorts i fält.

I ett fältförsök där alla träd i ett område ringbarkades upphörde produktionen av mykorrhizasvamparnas fruktkroppar. Detta visar att mykorrhizasvamparna är beroende av trädens fotosyntesprodukter. Koldioxidproduktionen i marken halverades efter ringbarkning, vilket visar att den biologiska aktiviteten minskade. När alla träd avverkas är det troligt att mykorrhizasvamparnas möjligheter att konkurrera med nedbrytarsvampar kraftigt försämras.

Nedbrytarsvamparna däremot får vid avverkning ett rejält tillskott av resurser i form av barr, kvistar och

## Nya rön om mykorrhizasvampar

Den grupp av svampar som bildar de stora fruktkroppar som man ofta finner i skogen kallas för basidsvampar och inom denna grupp återfinns både mykorrhizasvampar och nedbrytarsvampar. Mykorrhizasvamparna är kanske inte så olika från nedbrytarsvamparna som man tidigare har trott. Om man, med hjälp av gentekniska metoder, tittar på släktskapet mellan olika basidsvampar, finner man att mykorrhizasvamparna och de cellulosedbrytande svamparna inte utgör två tydligt separerade grupper. Snarare verkar förmågan att bilda mykorrhiza med träd ha uppstått flera gånger och ibland förlorats för att senare uppstå igen.

### Enzymer för nedbrytning

Nedbrytarsvamparna utmärker sig genom sin stora kapacitet att med hjälp av enzymer bryta ned organiskt material. Mykorrhizasvamparnas förmåga att producera enzymer har inte uppmärksammats lika mycket. Kanske har man, på grund av mykorrhizasvamparnas oförmåga att bryta ned cellulosa, dragit den förhastade slutsatsen att de inte kan bryta ned andra organiska föreningar heller. Dessutom har mykorrhizasvamparna framför allt studerats i den växtfysiologiska vetenskapstraditionen som har fokuserat på växternas upptag av enkla näringsämnen från markvätskan.

### Nya näringskällor

Genom sin stora näringsupptagande yta hjälper mykorrhizasvamparna växternas med deras näringsupptag. På senare tid har dock forskningen visat att många mykorrhizasvampar dessutom kan producera nedbrytande enzymer, något som föreslogs redan på 50-talet av Uppsala-professorn Elias Melin. Enzymerna bryter ned proteiner och andra komplicerade, näringsinnehållande ämnen till enkla näringsämnen som svamparna kan ta upp. Detta innebär att mykorrhizasvamparna inte bara ökar växternas upptag av enkla näringsämnen, utan också ger dem tillgång till flera andra näringskällor som tidigare har trots vara otillgängliga.

grenar. Nyetableringen av mykorrhizamycelet kan då försvåras av kraftig konkurrens från nedbrytarsvampar, särskilt med tanke på att mykorrhizasvamparnas energiförsörjning är begränsad när de lever i symbios med unga plantor med låg fotosyntes. Fältstudier har visat att överlevnaden av nyplanterade tall- och granplantor ökar vid helträdsuttag jämfört med avverkningsmetoder där ris lämnas på hygget. Minskade sorkskador och snöskytteangrepp vid helträdsuttag har angivits som förklaringar till att fler plantor överlever. Plantornas försämrade överlevnad på hyggen där riset lämnas kvar skulle också kunna förklaras av att mykorrhizaetableringen försämras på grund av konkurrens från nedbrytarsvampar. I näringsfattig skogsmark är ett fungerande samspel med mykorrhizasvampar en förutsättning



Foto: Mats Grenitz

**FIGUR 4. Skärmträd på ett hygge kan göra att artrikedomen av mykorrhizasvampar består efter avverkning.**

för plantornas näringsupptag (se faktaruta). Det är sannolikt att en försämrade etablering av mykorrhizasvampar påverkar plantornas överlevnad. Om avverkningsresterna avlägsnas från hygget borde konkurrensen från nedbrytarsvampar minska. På längre sikt kan dock helträdsuttag leda till reducerad tillväxt på grund av att näringsförrådet i marken minskar. Helträdsuttag leder förmodligen också till ytterligare utarmning av den redan kraftigt reducerade diversiteten av nedbrytarsvampar i produktionssskogen.

Med hjälp av DNA-teknik har mykorrhizasamhället i marken jämförts mellan en gammal "naturskog" och 30-40 år efter olika intensiteter av avverkning. Kalaverkning minskade antalet mykorrhizaarter, vilket stöder bilden av att mykorrhizasvampar kan ha svårigheter att återetablera sig på kalaverkade ytor. På ytor där träd lämnats vid avverkning (skärmföryngring) var artrikedomen av mykorrhizasvampar lika hög som i den gamla skogen.

### Ämnesord

Mykorrhizasvamp, nedbrytarsvamp, konkurrens, helträdsuttag, skärmföryngring, nyetablering, nedbrytning, näringscirkulation, mycel, mikrokosmer

### Litteratur

- Egnell, G. and Leijon, B. 1999. Survival and growth of planted seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* after different levels of biomass removal in clear-felling. *Scand. J. For. Res.* 14, 303-311.
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F. S., Ekblad, A., Högberg, M. N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., Read, D. J. 2001.

Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411, 789-792.

Kären, O. 1997. Mykorrhizasvampar - hur påverkar kvävenedfall och skogsbruk? *Fakta Skog* 6.

Persson, J., Näsholm, T. och Högberg, P. 2000. Aminosyror - en ny källkälla i skogen! *Fakta Skog* 14.

Lindahl, B., Stenlid, J. and Finlay, R. 2001. Effects of resource availability on mycelial interactions and  $^{32}\text{P}$ -transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms. *FEMS, Ecology Microbiology* 38, 43-52.

Lindahl, B., Stenlid, J., Olsson, S. och Finlay, R. 1999. Translocation of  $^{32}\text{P}$  between interacting mycelia of a wood decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytol.* 144, 183-193.

Lindahl, B., Taylor, A.F.S. & Finlay, R.D. 2002. Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests - towards a less "phyto-centric" perspective. *Plant and Soil*, in press.



Björn Lindahl forskar vid institutionen för skoglig mykologi och patologi, SLU, Box 7026, 750 07 Uppsala. E-post: Bjorn.Lindahl@mykopat.slu.se Tel: 018-67 27 25

Roger Finlay är professor vid samma institution. E-post: Roger.Finlay@mykopat.slu.se Tel: 018-67 15 54

Ansvarig utgivare:

Redaktör:

Internet:

Prenumeration, distribution och lösnrumsförsäljning

Pris:

Tryck:

Göran Hallsby, SLU, institutionen för skogsskötsel, 901 83 UMEÅ

Susanna Olsson, SLU Informationsavdelningen, Box 7077, 750 07 UPPSALA

Telefon: 018-67 15 24 • Telefax: 018-67 35 20 • E-post: Susanna.Olsson@info.slu.se

www.slu.se/forskning/fakta.html

SLU Publikationstjänst, Box 7075, 750 07 UPPSALA

Telefon: 018-67 11 00 • Telefax: 018-67 35 00

E-post: Publikationstjanst@slu.se

320 kr + moms

SLU Reproenheten, Uppsala, 2001

ISSN 1400-7789 © SLU

