

FAKTA *Skog*

Sammanfattar aktuell forskning • Nr 11 2001

Bo Långström • Halvor Solheim

Vem dödar tallen

– mörghorren eller dess blånadssvampar?

- För att yngla behöver barkborrar ett nyligen dött träd, under vars bark de kan borra sig in och lägga ägg. Det är dock få arter som klarar att döda friska träd eftersom dessa har ett kraftfullt försvarssystem. Barkborrearten större mörghorre kan övervinna försvarsmekanismerna om trädet från början är försvagat.
- Mycket tyder på att det egentligen inte är själva mörghorren som dödar trädet, utan snarare de blånadssvampar som den för med sig vid angreppet. Svamparna kan nämligen strypa trädets vattentillförsel, något som leder till att det dör på några veckor.
- Motståndskraften mot mörghorreangrepp hos försvagade träd kan testas genom att man ympar blånadssvamp i borrhål gjorda i barken. Försök som gjorts på detta sätt visar att först när träden drabbats av nittio procents barrförlust får de svårt att försvara sig mot mörghorren och kan därför dödas.



Foto: Bo Långström

FIGUR 1. Tvärsnitt av tall som dödas av större mörghorre med tydlig blånad i snittytan i anslutning till mörghorregångarna. Gångarna syns som vita streck längs vedytan.



Foto: Bo Långström

FIGUR 2. Några veckor gammalt gångssystem med hane och hona av större mörghorre.

Barkborrar är fruktade skadeinsekter, vars angrepp ibland kan leda till omfattande träd-död. Den senaste härjningen skedde under 1970-talet, då granbarkborren dödade miljontals träd i västra Sverige och sydöstra Norge. Det är emellertid bara ett fåtal barkborrearter som är aggressiva, det vill säga dödar träd. Flertalet lever ett undanskymt liv under barken på träd som redan är döende eller nyss har dött. Här lägger de sina ägg, och larverna äter av innerbarken.

Många barkborrar överför vid angreppet en blånadssvamp till träden. Blånadssvampen växer in i veden och ger missfärgat virke, därav dess namn (figur 1, framsidan). Vissa barkborrearter är beroende av blånadssvampen för sin överlevnad. I vissa fall, som hos mindre mörghorren, utgör blånadssvampen som växer i larvgångarna den huvudsakliga födan för larverna. Beroendet är i detta fall ömsesidigt (symbiotiskt), vilket betyder att ingendera parten överlever utan den andra. Hos andra arter är beroendet svagare. Ofta gynnas dock bägge parterna av samspelet, som då kallas mutualism. En sådan form av samspel mellan barkborre och blånadssvamp finns till exempel hos granbarkborren och större mörghorren, som båda är associerade med blånadssvampar. Dessa spelar troligtvis ingen avgörande roll när angreppen sker i till exempel stormfällda träd, men tycks vara ytterst betydelsefulla vid angrepp på levande träd. I detta Fakta Skog diskuteras samverkan mellan svamp och barkborre med mörghorren som exempel (figur 2, framsidan).

Tuff motståndare

Tall och gran har kraftfulla försvarssystem mot stamskadegörare av olika slag. Starkt förenklat utgör kådan i trädets hartskanaler (det kanalsystem i veden där kåda lagras och transporteras) ett första uppehållande försvar som skall fördröja de angripande barkborrarna (ofta kallat primärt eller konstitutivt försvar). Det huvudsakliga försvaret består av en inducerad (sekundär) försvarsreaktion. Vid denna töms angreppsstället i innerbarken på näring och fylls med giftiga substanser, främst

terpener och fenoler. Slutligen spärns angreppsområdet av med en ogenomtränglig vävnad, så kallad periderm, som isolerar den döda zonen från omgivande frisk vävnad och stänger inne blånadssvampen (figur 4, sista sidan). Trädet har lyckats försvara sig och barkborrarna tvingas retirera. Pågående forskning visar att försvarsförmågan (resistensen) påverkas av genetiska (ärftliga) faktorer och trädets allmänna tillstånd, såsom barrmängd.

Dofter till hjälp

Trädet är alltså en tuff motståndare och för att övervinna denna krävs mycket av angriparen. Endast ett fåtal barkborrearter har utvecklat förmågan att övervinna försvaret hos levande träd och de klarar detta bara under vissa förhållanden, nämligen när de är tillräckligt många och/eller när trädets försvar är nedsatt. Karaktäristiskt för dessa aggressiva arter är att de har ett kemiskt kommunikationssystem baserat på artspecifika så kallade feromoner, det vill säga doftämnen som barkborrarna avger. Genom feromonerna kan angreppen samordnas så att många barkborrar angriper samma träd. Då har de större chans att övervinna trädets försvar. Vidare verkar dessa barkborrearter vara associerade med patogena blånadssvampar som överförs till trädet i angreppsögonblicket och som ytterligare utmanar trädets försvar. Dessutom är barkborrar ofta relativt okänsliga för trädets försvarssubstanser. De dödas sällan i träden under pågående angrepp utan lämnar trädet om motståndet är för starkt.

I Norden har vi bara en enda barkborreart som är en riktig "tree-killer", nämligen granbarkborren. Den har alla ovan nämnda egenskaper och då och då sker storskaliga angrepp i äldre granskog med omfattande träd-död som följd. I jämförelse med granbarkborren är tallens värsta fiende, större mörghorren, tämligen harmlös. Även denna art kan dock orsaka betydande träd-död i tallbestånd som försvagats av andra orsaker. Eftersom större mörghorren saknar feromoner ligger det dock nära till hands att tro att detta är förklaringen till den lägre aggressi-

viteten. Mörghorren hittar i stället de försvagade träden med hjälp av de dofter som värdräden utsöndrar (kairomoner), men denna så kallade primära attraktion styr tydligen inte angreppen lika starkt som feromonerna.

Varför dör trädet?

Vad är det då som gör att trädet dör av angreppet? Tidigare har man ansett att det är barkborrelarvernas gnagande i innerbarken som dödar trädet. Detta skulle fungera som en slags ringbarkning och stoppa transporten av fotosyntesprodukterna (kolhydrater) i innerbarken från kronan till rötterna. Efter en ringbarkning dör träd långsamt. En tall som ringbarkas på våren växer nästan normalt den sommaren och dör först följande år, troligen på grund av att rötternas svultit ihjäl. Träd som dödas av barkborrar dör emellertid alltid samma sommar som angreppet sker, trots att barkborrarna i princip "bara" ringbarkar trädet genom sina gångar i innerbarken. Det behövs alltså en annan förklaringsmodell för att förstå hur barkborren dödar trädet och här kommer blånadssvampen in i bilden.

När blånadssvampen överförs till trädet växer den först vertikalt (längs med veden) i innerbarken vid infektionsstället. Den förefaller att "leta efter" ett lämpligt ställe att tränga in i splintveden (den yttre levande veden). När trädets försvar genombrutits, växer svampen in i splintveden, ofta vid de så kallade mörghorrenstrålarna, och orsakar där en lokal uttorkning (embolism), som sprider sig inåt i veden ju längre in svampen växer. Eftersom det mesta av trädets vattentransport sker i de yttersta årsringarna, som drabbas först av uttorkningen, stryps en stor del av vattenflödet snabbt. Trädet dör när splintvedens vattenförande förmåga slagits ut. Vid ett kraftigt angrepp som sträcker sig runt hela stammen sker detta troligen inom några veckor efter det att svampen etablerat sig i veden.

Efter ett angrepp av större mörghorre dör träden under sommaren, bara några veckor efter angreppet. Detta innebär att det är blånadssvampen och inte barkborren som egentligen dödar trädet. Slutsatsen är omtvistad



Foto: Bo Långström

FIGUR 4. Reaktionszon efter misslyckat mörghorreatgrepp. I gången syns vit kristalliserad kåda från trädets primära försvarsreaktion. Det mörka området runt angreppsstället är den zon som tömts på näring och fyllts med giftiga substanser under den sekundära försvarsreaktionen.

blånadssvamp, vilket vi tar som intäkt för att det är svampen och inte mörghorren som dödar trädet. Våra kritiker hävdar (med viss rätt) att svampmycelet i inokuleringspunkten inte är jämförbart med den lilla dos sporer som mörghorren själv för med sig. Detta är förvisso ett problem, som emellertid borde kunna tacklas med fortsatt forskning. Styrkan i vårt synsätt är att vi har en rimlig förklaring till hur trädet dör.

Om svampen inte är viktig, behövs en annan förklaring till hur trädet dör, det vill säga hur uttorkning kan åstadkommas i splintvedens vatten-transporterande celler (trakeiderna). Vi har försökt inducera uttorkning genom att simulera mörghorreatgrepp med olika stora och täta hål i barken på unga tallar, utan att lyckas. Det enda resultatet blir en ymnigt

kådflöde och en mycket snabb bildning av reaktionszon runt angreppspunkterna och absolut ingen effekt på splintveden. Träden tål nästan vilken misshandel som helst så länge man inte ympar in svamp i dem. Våra simulerade angrepp motsvarar naturligtvis inte riktiga barkborreatgrepp, men ett perfekt test med helt svampfria barkborrar är nästan omöjligt att genomföra.

Svampen ser alltså ut att vara nödvändig för att trädet ska dö av barkborreatgreppet. I Nordamerika diskuteras visserligen möjligheten att barkborreatgrepp skulle kunna utlösa toxiska reaktioner som skulle kunna framkalla uttorkning, men underlaget är tills vidare så svagt att vi fortsätter att hävda att svampen behövs för att framkalla den uttorkning i splintveden som dödar trädet. I nästa steg vill vi undersöka vad som sker i vedcellerna när svampen växer in i veden och analysera de kemiska reaktionerna i anslutning till detta.

Ämnesord

Mörghorror, blånadssvampar, *Leptographium wingfieldii*, *Ophiostoma minus*, embolism, reaktionszon, inokulering

Läs mer

- Krokene, P., Solheim, H., & Långström, B. 2000. Fungal infection and mechanical wounding induce disease resistance in Scots pine. *Eur. J. Plant Path.* 106, 537–541.
- Lieutier, F., Långström, B., Solheim, H., Hellqvist, C. & Yart, A. 1996. Genetic and phenotypic variation in induced reaction of Scots pine to *Leptographium wingfieldii*: Reaction zone length and fungal growth, p. 166–177. In: Mattson, W.J., Niemelä, P. & Rousi, M. (Eds) Dynamics of forest herbivory: Quest for pattern and principle. Mechanisms of woody plant defenses against herbivores. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NC-183.
- Långström, B. & Hellqvist, C. 1993. Induced and spontaneous attacks by

Tomicus piniperda and *T. minor* on young Scots pine trees: tree mortality and beetle performance. *J. appl. Ent.* 115, 25–36.

- Långström, B. & Hellqvist, C. 1993. Scots pine susceptibility to attack by *Tomicus piniperda* as related to pruning date and attack density. *Ann. Sci. For.* 50, 101–117.
- Långström, B., Solheim, H., Hellqvist, C. & Krokene, P. 2001. Host resistance in defoliated pine: effects of single and mass inoculations using bark beetle-associated blue-stain fungi. *Agric. For. Ent.* 3, 211–216.
- Solheim, H., Krokene, P. & Långström, B. 2001. Effect of growth and virulence of associated blue-stain fungi on host colonization behaviour of the pine shoot beetles *Tomicus minor* and *T. piniperda*. *Pl. Path.* 50, 111–116.
- Solheim, H. & Långström, B. 1991. Blue-stain fungi associated with *Tomicus piniperda* in Sweden and preliminary observations on their pathogenicity. *Ann. Sci. For.* 48, 149–156.
- Solheim, H., Långström, B. & Hellqvist, C. 1993. Pathogenicity of the blue-stain fungi *Leptographium wingfieldii* and *Ophiostoma minus* to Scots pine: Effect of tree pruning and inoculum density. *Can. J. For. Res.* 23, 1438–1443.



Bo Långström (t.v.) är professor i skogsskydd vid institutionen för entomologi, SLU, Box 7044, 750 07 Uppsala. Tel: 018-67 23 35, e-post: Bo.Langstrom@entom.slu.se

Halvor Solheim är professor i skogspatologi vid NLH (Norges lantbrukshøgskole) och forskare vid Skogforsk (Norsk institutt for skogforskning), Høgskoleveien 12, N-1432 Ås, Norge. Tel: +47-649 490 26, e-post: Halvor.Solheim@skogforsk.no

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 23 • Telefax: 018-67 35 20 • E-post: Redaktionen@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

TK Tryck, Uppsala, 2002

ISSN 1400-7789 © SLU

