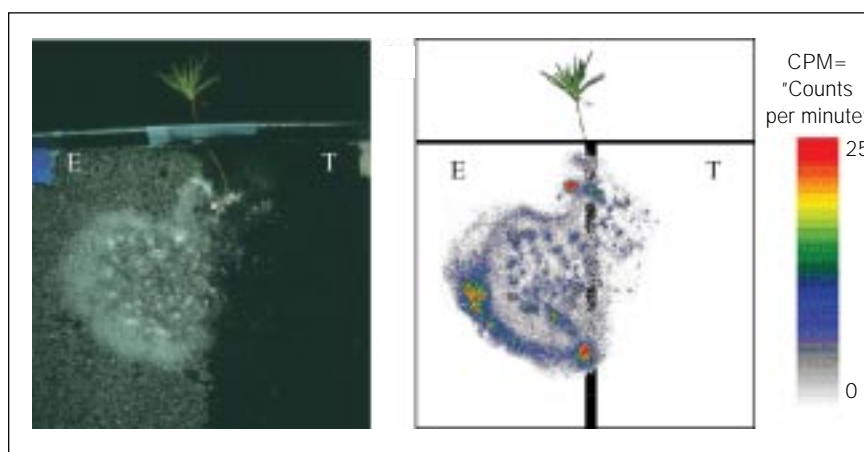


ANNA ROSLING • ROGER FINLAY

Mykorrhizasvampar kan vittra mineraljord

- I skogsmark är nästan alla trädskorotrötter koloniserade av symbiotiska ektomykorrhizasvampar. I den övre organiska jorden är dessa svampars betydelse för upptag av näring väl studerad.
- Många svenska skogsjordar har under det organiska skiktet distinkta horisonter med olika mineralogiska och kemiska egenskaper. Vi har visat att mykorrhizasvamparnas artsammansättning varierar mellan dessa skikt. I en fältstudie förekom hälften av arterna endast på rötter i mineraljorden, och bland dessa identifierades tre nya arter.
- Svampar använder sig av både fysiska och kemiska processer för att vittra sten så att näringsämnen frigörs. I laboratorium har vi visat att mineralers sammansättning och struktur påverkar tillväxt och aktivitet hos ektomykorrhizasvampar.
- Vi tänker oss att svamphyfer kan orsaka intensiv vittring genom att försura zonen mellan hyfer och koloniserade mineralytor. Det är ännu oklart vilken betydelse mikroorganismernas aktivitet har för den totala näringsbudgeten i skogen.

figur 1. | En liten tall, koloniserad av ektomykorrhizasvampen *Hebeloma crustuliniforme*, har fått växa i 14 veckor i ett delat substrat. Mer rötter och mycel bildades i mineraljorden (E) än på sidan med torv (T). Med hjälp av märkning med radioaktiv koldioxid kunde vi se att 80 procent av det nyupptagna kolet i rotsystemet transporterades till mineraljorden. Det innebär att just den svampen var aktivare i mineraljord än i torv. (Ur Rosling et al, 2004a).



Svampar kan genom kombinerad fysisk kraft och kemisk aktivitet vittra mineraler. Ektomykorrhizasvampar, se faktarutan, skulle på detta sätt kunna öka tillgången på näringsämnen för sina värdträd. Det innebär att vår bild av skogsmarkens näringsystem måste omvärderas för att i framtiden även omfatta svamparnas vittringskapacitet.

Vi har studerat ektomykorrhizasvamparnas roll i vittring utifrån frågeställningen att mycel kan skapa lokala mikromiljöer för intensiv vittring på koloniserade mineralytor. Här presenterar vi resultat från en fältstudie och en rad laborativa experiment som ingått i ett avhandlingsarbete. Slutsatsen är att mineraljorden är ett viktigt substrat för många ektomykorrhizasvampar, och att mineralers sammansättning och struktur påverkar tillväxt och aktivitet hos vissa ektomykorrhizasvampar. Mineraljorden är ett viktigt substrat för många av svamparna.

Näring från vittrad sten

Ursprungligen bestod jorden av sten och vatten, och atmosfären var utan syre. De mikrobiologiska livsformerna, som funnits på jorden i minst 3,5 miljarder år, skapade förutsättningarna för växt- och djurrikets utveckling. Fotosyntesens omvandling av koldioxid till syre och organiskt material har skapat en syrehaltig atmosfär. I kombination med vittring av sten har detta skapat de näringsrika jordar vi har idag.

Alla levande organismer behöver näringsämnen för sin tillväxt och aktivitet. Förutom syre, kol och kväve kommer dessa från mineraler. I stabila ekosystem cirkuleras mineralnäringsämnen genom nedbrytningsprocesser mellan levande och döda biologiska komponenter i jorden. Eftersom inga ekosystem är slutna, förloras ständigt näringsämnen, till exempel under värfloeden och vid skogsavverkning. Genom vittring av sten tillförs mineralnäringsämnen kontinuerligt och markens bördighet bevaras.

Mikroorganismer underskattas

När man beräknar näringstillgången i mark utgår man idag ofta från konceptet markvatten. Man tänker sig att närings-

FAKTARUTA

Om svampar och ektomykorrhizasymbios

Svampar utgör ett eget rike skillt från bakterier och växter. Till skillnad från bakterier har svampar cellkärna, och de bildar ofta flercelliga organismer. Genom sina svamptrådar (hyfer) som grenar sig och bildar nätverk (mycel) kan svamparna kolonisera till exempel jord och ved.

Ektomykorrhizasvampar* lever i symbios med framför allt barrträd. Nästan alla kortrötter i skogsmarken är koloniserade av olika arter av ektomykorrhizasvampar. Från ektomykorrhizarötterna växer svampens mycel ut i jorden. Mycelet

tar upp näringsämnen och vatten som transporteras till trädet i utbyte mot att svampen får socker från trädets fotosyntes. Sockret använder svampen både som energikälla och substrat för att bygga upp nytt mycel och för att utsöndra organiska syror och enzymer som ökar mycelets näringsupptag från marken.

*"Ekto" innebär att svampens hyfer inte går in i värdväxtens cellväggar, till skillnad från endomykorrhiza, som är vanlig på jordbruksgrödor.

ämnen frigörs från organiska och oorganiska förråd till markvattnet och det är från detta markvatten som rötterna tar upp sin näring.

Markvattenmodellen fungerar för att uppskatta flöden av näringsämnen i marksystemet, men den tar inte hänsyn till svampars och andra mikroorganismers aktivitet i marken. Tar man med i beräkningen att alla rötter är koloniserade av symbiotiska ektomykorrhizasvampar, innebär det att trädet tar upp sin näring direkt från de svampar som koloniserat trädets rötter. Näringsupptaget från marken sker istället i svamparnas hyfer.

Att nuvarande modeller underskattar betydelsen av mikroorganismer kan förklara att man har misslyckats att förutsäga markens och trädens respons på till exempel surt regn. Vi måste lära oss mer om hur ektomykorrhizasvampar och andra mikroorganismer genom sin tillväxt och aktivitet påverkar mineralvittringen i marken. Det är en förutsättning för att utveckla realistiska modeller för näringstillgång i skogsmarksystemet och hur det svarar på förändringar i klimat och användning.

Svampar som vittrar sten

Flera sorters svampar har en dokumenterad förmåga att vittra sten. De kanske mest slående exemplen är lavar som lever på stenar. Lavar är symbiotiska föreningar mellan en svamp och en alg eller cyanobakterie. Svampen står för struktur och förankring i substratet och algen eller cyanobakterien för att producera energi genom fotosyntes. Sten-

ytan under laven vittras och svampens hyfer kan penetrera upp till en centimeter ner i stenen. Där koloniserar mikrosprickor och gränssytor mellan mineralkristaller.

Genom elektronmikroskopiska studier av gränssytor mellan svamp och mineral har man tidigare kunnat visa att vittringen i dessa mikromiljöer under stenlevande lavar är biologiskt kontrollerad. Svampar använder sig av en kombination av fysiska och kemiska processer för att vittra sten. Man har visat att de organiska föreningar som driver vittringen har producerats av svampen.

Surt slem kring hyferna

Svamphyfer kommunicerar med sin omgivning genom det lager av slem som omger hyferna. Slemmet kan vara surt och håller kvar fukt på koloniserade mineralytor. Därigenom kan närvaron av slem förändra betingelserna för de kemiska reaktioner som frigör näringsämnen från mineralstrukturen.

Många svampar, inklusive flera ektomykorrhizaarter, har förmågan att producera och utsöndra små organiska syror. Dessa kan bidra till ökad vittring genom att de försurar mikromiljön runt hyferna och genom att de bildar komplex med joner. I markprover ser man ofta att ektomykorrhizasvamparnas hyfer är täckta av kristaller, bildade när svampen utsöndrat oxalsyra som bildar komplex med kalciumjoner. Svampen kontrollerar därigenom kalciumkoncentrationen runt hyferna och påverkar biogeochemiska processer i marken.

tabell 1. | Från rötterna i podsolprofilen identifierades 22 grupper av ektomykorrhizasvampar. Podsolprofilen delades upp i sju jordhorisonter, se figur 2. Förekomsten av varje svampgrupp i de olika jordhorisonterna indikeras i tabellen med ett kryss. Tre grupper (skuggade) är nya arter i familjen *Piloderma*. (Modifierad från Rosling et al, 2003.)

Horisont i podsolprofilen	O	E1	E2	EB	B1	B2	C
<i>Tylospora</i> spp	X	X	X	X		X	X
<i>Cortinarius</i> spp	X		X	X	X	X	X
<i>Piloderma reticulatum</i>	X	X	X	X		X	X
<i>Piloderma</i> sp JS15686	X	X			X	X	
<i>Inocybe</i>	X						
<i>Piloderma byssinum</i>	X						
<i>Tomentellopsis submollis</i>	X	X					
<i>Piloderma fallax</i>	X	X	X				
<i>Hygrophorus olivaceoalbus</i>	X	X	X				
<i>Russula decolorans</i>	X	X	X	X			
<i>Dermocybe</i> spp.	X	X	X	X			
<i>Tomentelloid</i>			X				
<i>Lactarius utilis</i>			X	X	X		
<i>Piloderma</i> sp2			X	X	X	X	
<i>Piloderma</i> sp3				X	X	X	
<i>Piloderma</i> sp1				X	X	X	
<i>Suillus luteus</i>			X	X	X	X	X
unID#15						X	
unID#12						X	
<i>Wilcoxina</i>							X
<i>Russula adusta</i>							X
<i>Tricholoma portentosum</i>							X

Genom att bilda komplex med kalciumjoner bidrar oxalsyraproduktionen till att öka tillgången på fosfor som varit bundet i olika kalcium-fosfatföreningar. Sideroforer kallas de större organiska komplex som kan produceras av bakterier och svampar. De bildar starka komplex med joner, främst järn, och kan därmed påverka mineralstrukturen och tillgången på järn.

Sedan länge har det föreslagits att ektomykorrhizasvampar kan öka trädens upptag av mineralnäringssämnen genom att vittra sten. Den aktiva svampvittringens betydelse för näringstillgången är dock omtvistad.

Nya arter i mineraljorden

Många skogsjordar i Sverige är podsoliserade, vilket innebär att distinkta horisonter med olika mineralogiska och kemiska egenskaper har utvecklats (figur 2). Vi har studerat ektomykorrhizasvampar i en 53 cm djup podsolprofil i Nyängen utanför Umeå. Rottensiteten var högst i profilens översta 5 cm med organisk jord, men eftersom det fanns kortrötter i hela profilen och mineraljorden är djup hittade vi två tredjedelar av alla kortrötter i mineraljorden.

I profilen varierar artsammansättningen av ektomykorrhizasvampar mellan jordhorisonterna (tabell 1). Hälften av 22 dokumenterade arter förekom endast på rötter i mineraljorden. Genom DNA-analys identifierades även tre hittills ej beskrivna arter i släktet *Piloderma* från mineraljorden.

Våra resultat visar att det är nödvändigt att fortsättningsvis ta prover från mineraljorden, såväl som från den organiska jorden, för att få en rimlig uppfattning om mykorrhizasvamparnas artsammansättning i marken.

En del arter förekom i profilens samtliga horisonter medan andra förekom endast i delar av profilen. Fördelningen kan bero på att artspecifika funktioner hos svamparna styr deras förmåga att utnyttja olika typer av substrat. Vi tror att arter som lever uteslutande i mineraljorden har en särskild betydelse för biogeokemiska processer i marken.

För att undersöka den funktionella mångfalden i släktet *Piloderma* undersöker vi nu isolat från olika delar av profilen. Isolatens förmåga att producera små organiska syror och sideroforer är speciellt intressanta.

Vissa svampar gillar mineral

I laborativa försök har ektomykorrhizasvampars tillväxt och aktivitet studerats i förhållande till olika mineraler i substratet. Små träd i fungerande symbios med en ektomykorrhizasvamp kan studeras i så kallade mikrokosmer, se figur 1 på första sidan.

Vissa ektomykorrhizasvampar växte mer i mineraljord än i standardsubstratet torv, när substratet var tvådelat. Det mesta av det kol som svamparna fick från sitt värdträd, transporterades genom rötter och mycel till mineraljorden.

Svampen växte även mer och transporterade mer kol till fläckar av kalifältpatsand än till fläckar av kvartssand. Detta visade att tillväxten hos mycelet beror på vilka mineraler substratet innehåller. Vi drar slutsatsen att svampar som gärna växer i mineralrika substrat kan transportera mycket kol från träden till dessa mineraler.

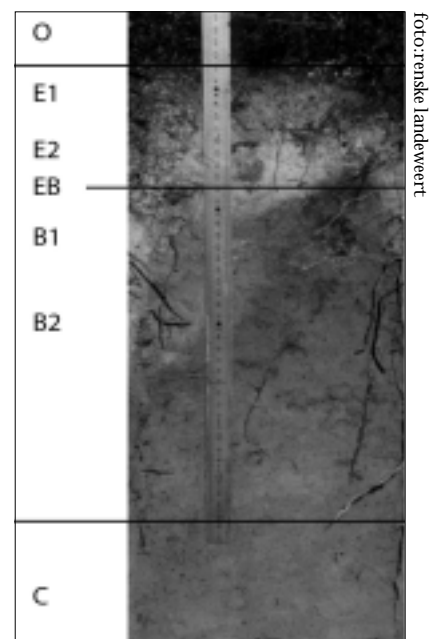
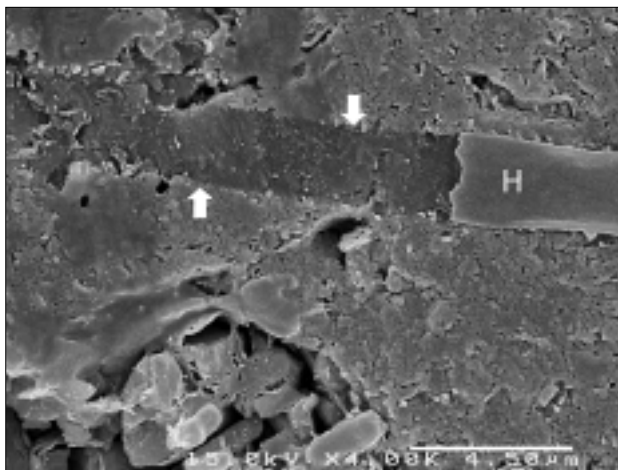


Foto: rensket landweert

figur 2. | En typisk podsolprofil med tydliga horisonter. Det översta organiska skiktet (O) följs av blekjordsskiktet (E). I det här fallet delades E ytterligare i E1, med synliga mängder organiskt material, och E2, som är en renare mineralhorisont. Nedanför E följer en anrikningshorisont (B). Utfällningar av järn gör den övre delen roströd (B1) och den nedre ljusare röd (B2). När vi inte kunde definiera en tydlig gräns mellan E och B använde vi oss av mellanhorisonten EB. Nederst i profilen återfinns man det oförändrade ursprungsmaterialet, C.

figur 3. | En slipad marmoryta med en bit av en hyf (H) till höger i bilden. I experimentet växte ektomykorrhizasvampen *Hebeloma crustuliniforme* från en koloniserad tall och över den slipade marmorbiten i fyra månader. När delar av hyferna togs bort syntes spår i marmorytan där hyfen hade vuxit (mellan pilarna).



Myceltillväxt orsakar lokal försurning av substratet bland annat genom utsöndring av syror. En ny färgomslagsbaserad metod utvecklades för att mäta hur agarsubstrat försuras beroende på vilket mineral som var tillsatt. Pulver av olika mineraler (apatit, marmor, kalifältspat, kvarts och trikalцийfosfat) användes i försöket.

Olika arter uppvisade olika mönster av försurning i förhållande till myceldensitet, när agarsubstratet var berikat med olika mineralpulver. Försöket visar att också aktiviteten hos mycelet, inte bara tillväxten, påverkas av vilka mineraler substratet innehåller.

Hyfer lämnar spår i marmor

Tillväxten och aktiviteten i mycelet hos vissa ektomykorrhizasvampar är alltså beroende av substratets mineral-sammansättning. Vi föreställer oss därför att hyfer som koloniserar mineralpartiklar genom vittring kan hämta mineralnäringsämnen därifrån.

Mycelet från ektomykorrhizasvampen *Hebeloma crustuliniforme* fick kolonisera en slipad marmoryta i fyra månader. Ytan studerades därefter i elektronmikroskop. Hyferna som lyftes bort läm-

nade spår i ytan. Jämfört med resten av ytan var spåren jämnare och tycktes vara nedsänkta i ytan (figur 3).

Dessa preliminära resultat tyder på att närvaron av hyfer har haft en direkt effekt på strukturen hos marmorytan. För att kontrollera om spåren beror på vittring kommer vi i framtida experiment att söka efter topografiska och kemiska förändringar i koloniserade mineralytor.

Svamparna viktiga aktörer

Vi vet idag att svampar kan frigöra mineralnäringsämnen från sten men det är oklart vilken betydelse detta har för den totala näringsbudgeten i skogen. Bakterier och rötter bidrar också till vittring, men hur samspelet mellan växter, svampar och bakterier påverkar vittingen kvarstår att kartlägga. Vi tror att svampar ökar vittingen av mineraler genom att skapa lokala mikromiljöer där den kemiska och bakteriella sammansättningen har en direkt effekt på vittringshastigheten. I det totala näringsflödet är det i praktiken svårt att skilja biologiska och icke biologiska processer åt, men mikroorganismernas betydelse för mineralvittringen i skogsmark är sannolikt mycket underskattad.

Ämnesord

Biogeokemi, ektomykorrhiza, mineraljord, *Piloderma*, podsol, skogsnäring, symbios, vittring

Läs mer

- Banfield J.F., Barker W.W., Welch S.A. & Taunton A. 1999. Biological impact on mineral dissolution: application of the lichen model to understanding mineral weathering in the rhizosphere. *PNAS* 96, 3404–3411.
- Ehrlich H.L. 1998. Geomicrobiology: its significance for geology. *Earth-Science Reviews* 45, 45–60.
- Dahlberg A. 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytol.* 150, 555–562.
- Landeweert R., Hoffland E., Finlay R.D., Kuyper T.W. & van Breemen N. 2001. Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *TREE* 16, 248–254.
- Rosling A. 2003. Responses of Ectomycorrhizal Fungi to Mineral Substrates, *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Silvestria* 296, Uppsala.
- Rosling A., Landeweert R., Lindahl B.D., Larsson K.-H., Kuyper T.W., Taylor A.F.S. & Finlay R.D. 2003. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. *New Phytol.* 159, 775–783.
- Rosling A., Lindahl B.D. & Finlay R.D. (2004a) Carbon allocation in intact mycorrhizal systems of *Pinus sylvestris* L. seedlings colonizing different mineral substrates. *New Phytol.* 162, 795–802.
- Rosling A., Lindahl B.D., Taylor A.F.S. & Finlay R.D. (2004) Mycelial growth and substrate acidification of ectomycorrhizal fungi in response to different minerals. *FEMS Microb. Ecol.*, 47, 31–37.

Författare



FD Anna Rosling disputerade 2003 vid SLU, institutionen för skoglig mykologi och patologi, Box 7026, 750 07 Uppsala. Anna.Rosling@mykopat.slu.se



FD Roger Finlay är professor vid samma institution, 018-67 15 54, Fax: 018-67 35 99. Roger.Finlay@mykopat.slu.se

www.mykopat.slu.se

Ansvarig utgivare:
Redaktör:

Jan-Erik Hällgren, SLU, Fakulteten för skogsvetenskap, 901 83 UMEÅ
Nora Adelsköld, SLU Informationsavdelningen
Box 7077, 750 07 Uppsala

Telefon: 018-67 17 07 • Telefax: 018-67 35 24

Epost: Nora.Adelskold@adm.slu.se
www.slu.se/forskning/fakta

SLU Publikationstjänst, Box 7075, 750 07 UPPSALA
Telefon: 018-67 11 00 • Telefax: 018-67 35 00

E-post: Publikationstjanst@slu.se
320 kronor + moms

Elanders Tofters AB, Uppsala 2004
ISSN 1400-7789 © SLU

Webbadress:
Prenumeration och lösnummer:

Prenumerationspris:
Tryck:

