

Torgny Näsholm • Peter Högberg • Oskar Franklin • Mona N. Högberg



Figur 1. De boreala barrskogarna är i de flesta fall kvävebegränsade och domineras av ett fåtal träd- och fältskiktsarter som är väl anpassade till denna begränsning. Bilden visar en kvävefattig tallskog i Västerbotten, Svartbergets försöksark, Vindeln. Foto Erich Inselsbacher.

Är mykorrhizan en bidragande orsak till skogens kvävebrist?

- De flesta svenska skogar är kvävebegränsade och den allmänna uppfattningen är att trädens mycket utbredda symbios med mykorrhizasvampar underlättar kväveupptaget och därmed lindrar kvävebegränsningen.
- Nya resultat från omfattande fältexperiment har fått oss att ompröva denna etablerade kunskap och vi föreslår istället att mykorrhizasymbiosen förstärker trädens kvävebegränsning.
- När markens kväveutbud är lågt skickar träden en stor andel av fotosyntesprodukterna till mykorrhizamycelet men detta leder i sin tur till att mykorrhizasvampen behåller en stor andel av det kväve den tagit upp och endast skickar en liten del till träden.
- Resultaten pekar mot att samspelet mellan träd och mykorrhiza med tiden leder till en allt starkare kvävebegränsning i nordliga skogar. Den långsiktiga produktionen i dessa skogar kan vara beroende av att samspelet störs genom skogsbrand eller olika former av skogs-skötselåtgärder.



Figur 2. Mykorrhiza – svamprot. Bilden visar finrötter av tall med den typiska fullt synliga gaffelgreningen som uppstår när tallrotspetsarna koloniserar av ektomykorrhizasvamp. De tunna trädarna är svampens mycel som också kan bilda för ögat synliga strukturer, och de mest uppenbara är de åtråvärda matsvamparna t.ex. karljohanssvamp. Näringsämnen som t.ex. kväve fångas upp av mycelet ute i marken samt mykorrhizarotspetsarna, och används antingen direkt av svampen för att bilda hyfer för näringsupptag och sporproducerande fruktkroppar, eller som handelsvara med trädet där kvävet byts mot sockerföreningar som trädet bildat genom fotosyntes. "Växelkursen" bestäms av kvävetillgången. Foto Kjell Olofsson.

■ En hjälpsam svamp för träd i näringsfattiga skogar – det är mykorrhizas vedertagna roll. Men hur hjälpsamma är egentligen dessa mykorrhizasvampar? Det beror på näringsstillgången säger den senaste forskningen, som visar på en affärsmässig relation mellan parterna där träden, på både gott och ont, hamnar i ett beroendeförhållande till svamparna.

Tillväxten i svenska och andra nordliga skogar begränsas oftast av en låg tillgång på kväve i marken (Figur 1). Mykorrhiza – den mycket utbredda symbiosen mellan växters rötter och särskilda svampar (Figur 2) – har en nyckelroll i skogsträdens kväveupptag. I denna symbios levererar trädet kolhydrater till svamparna som i sin tur tar upp kväve från marken som de skickar över till träden. Träd som växer på kvävefattiga marker skickar relativt sett mer kol till rötter och mykorrhizasvampar och deras markmycel på bekostnad av sin egen tillväxt ovan jord, jämfört med träd på kväverika marker (Högberg m fl. 2010). Detta följer allmänt vedertagen teori om hur växter fördelar sitt kol från fotosyntesen på ett optimalt sätt. När den största begränsningen är näringsbrist allokeras mer kol till rotsystemet,

och när det är brist på ljus (t.ex. på grund av beskuggning) allokeras mer kol till blad. I detta sammanhang innebär en hög allokering av kol till rötterna också mycket kol till ektomykorrhizasvamparna och deras markmycel.

Våra och andras studier har också visat hur snabbt kol från växters fotosyntes transporteras till ektomykorrhizan och vidare ut till svampens utbredda markmycel (tex Högberg m fl 2010). Resultat från laboratoriestudier visade sig därmed stödja hypotesen om ett funktionellt utbyte av resurser mellan svamp och växt. I fältförsök med kvävegödsling har det visats att mykorrhizasvampars fruktkropps bildning minskar starkt till följd av ökade kvävemängder (tex Hasselquist m fl. 2012).

Nya perspektiv

Ibland kan det vara hälsosamt att granska och ifrågasätta de mest etablerade sambanden, till och med att tänka tvärt om, även om (eller just därför att) det leder till hisnande perspektiv. Gamla sanningar måste omprövas i takt med att vi får tillgång till nya metoder att göra

detta. Resultaten från ett omfattande fältförsök gav oss anledning att ompröva den etablerade uppfattningen att mykorrhizasvampar alltid gynnar trädens kväveupptag.

I vårt fältexperiment (se Högberg m. fl. 2010 samt Figur 3) inneslöts träden i 50 m² stora ytor i en ung tallskog i ett större plasttält där de under en kort tid (1–3 timmar) exponerades för koldioxid inmärkt med den stabila isotopen ¹³C (¹³CO₂) och till marken tillfördes kväve i form av ammoniumjoner inmärkt med den stabila isotopen ¹⁵N (¹⁵NH₄⁺). Den ungskog som försöken utfördes på var starkt kvävebegränsad, men några ytor hade gödslats med kalciumnitrat motsvarande 100 kg kväve per hektar kort innan de exponerades för ¹³CO₂ och ¹⁵NH₄⁺. De stabila isotoperna gjorde det möjligt för oss att följa näringsämnenas väg, det vill säga en puls av kväve från marken och en puls av kol från koldioxid i luften, genom skogsekosystemet. Vi kunde dessutom studera utbytet av kol och kväve mellan träden och deras mykorrhizapartners både när markens utbud av kväve var lågt (i kontrollytorna) och när det var kraftigt förhöjt (på de gödslade ytorna).

Standardmodellen stämmer inte

Standardmodellen för den funktionella symbiosen säger att utbytet mellan svamp och träd är proportionellt, det vill säga ju mer kol trädet allokerar till svampen, desto mer kväve får det i gengäld. Vår förväntan var att träden, inom de ytor som kvävegödslats, skulle innehålla betydligt mindre av isotopen ^{15}N än träd på de kvävefattiga kontrollytorna. Vidare förväntade vi oss ett positivt samband mellan den mängd kol (i form av ^{13}C) som trädet hade skickat till svampen och den mängd kväve som trädet erhölet. Resultaten (Näsholm m fl 2013; Figur 4) visade motsatta mönster mot de förväntade: kvävegödslade träd innehöll betydligt mer ^{15}N . Sambandet mellan ^{13}C i markmikroorganismerna, inklusive ektomykorrhizasvamparnas mycel i marken, och trädens innehåll av ^{15}N , var negativt (!) och ju mer kol träden skickade till svampmycel, desto mindre kväve verkade de få i utbyte (Figur 4).

Vårt fältexperiment gav oss således resultat som inte stämde med standardmodellen för hur interaktionen mellan träd och mykorrhizasvamp ansågs fungera.

Svampen behöver kvävet

Vi såg att våra resultat pekade mot att svampen levererade små mängder av kväve så länge den själv hade gott om kol men ont om kväve, men att leveranserna blev betydligt större när denna balans rubbades så att svampen i stället hade lite kol men mycket kväve. Svampen verkade helt enkelt behöva en stor del av det kväve den lyckades komma åt från marken när kvävetillgängligheten var låg. Under sådana förhållanden får svampen mycket kol från trädet och dessa två resurser kan den använda för att växa och utvidga sitt kväveupptagande mycel i marken. I och med att svampmycelet växer binds kväve in i dess mycel. Svamparnas mycel är mycket kväverikt och kan innehålla 4–5 % kväve per enhet torrsvikt, vilket är 3–4 gånger mer kväverikt än barr eller rötter hos tall (se t.ex. Corrêa m.fl. 2008). Detta faktum leder till att svampen behöver en stor andel av det kväve den tar upp från kvävefattiga marker för sin egen tillväxt och endast små mängder blir över till att skickas vidare till trädet.

Vår modell pekar på ett mer funktionellt samarbete mellan svamp och växt när markens kväveutbud är lite högre. Under sådana förhållanden blir mer av det kväve svamparna tar upp från marken tillgängligt för export till trä-



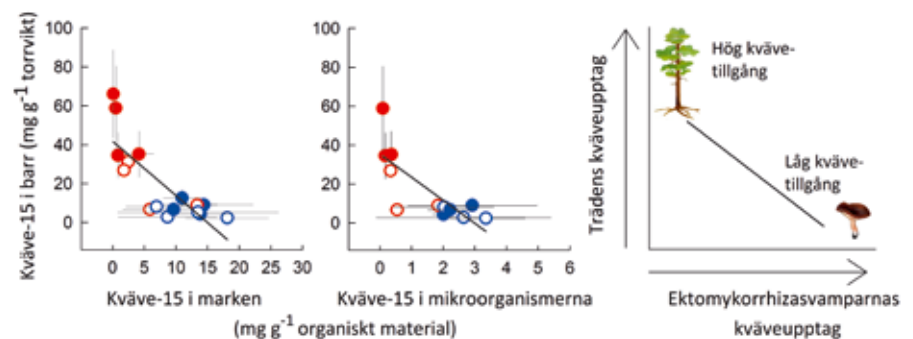
Figur 3. Försöket utfördes i en ungskog av tall. På bilden syns två plasttält, 50 m² i bottenyta och 5 meter höga. Tälten sattes upp på ytor som antingen var starkt kvävebegränsade (ogödslade) eller nyligen hade tillförts kväve motsvarande en dos av 100 kg per hektar. När tälten rests tillfördes inmärkt kol i form av kol-13-koldioxid ($^{13}\text{CO}_2$), och under den tid (1–3 timmar) som tälten var uppe togs det inmärkt kol upp av träden genom fotosyntes. Dagen efter inmärkningen med $^{13}\text{CO}_2$ injicerades en liten mängd (motsvarande 2 kg per hektar) inmärkt kväve i form av kväve-15-ammonium ($^{15}\text{NH}_4^+$) i marken på samma ytor som tälten stått på. De två pulserna av inmärkt kol och inmärkt kväve följdes sedan genom att prov togs av barr, stam (floem), rötter, ektomykorrhiza och mark. Provtagningen var intensiv de första dagarna för att sedan avta i intensitet. Det sista provet togs ett år efter inmärkningen. Foto Mark Blackburn.

det vilket leder till att trädet är något mindre kvävebegränsat. Detta i sin tur leder till att trädet allokerar en relativt sett mindre andel av det kol den fixerat i fotosyntesen till mykorrhizasvampmycelet, vilket i sin tur leder till att dessa svampar skickar mer kväve till trädet. Symbiosen mellan svamp och träd – ektomykorrhizan – verkar alltså fungera som vi tidigare antagit då markens kväveutbud är något högre, medan den verkar ha motsatt funktion, det vill säga

att den förstärker kvävebegränsningen, när markens kväveutbud är lågt.

Träden mer kvävebegränsade

Vår studie visar att skogsträdens symbios med svampar – ektomykorrhiza – leder till att träden blir mer, och inte mindre, kvävebegränsade på kvävefattiga marker. Detta pekar på att skogar på kvävefattiga marker med tiden blir allt mer kvävebegränsade i och med att mer och mer av markens kväve binds upp av



Figur 4. Figuren visar fältdata från det experiment där vi tillförde en stabil isotop av kväve (kväve-15) till marken som sedan togs upp av rötter och mikroorganismer. Ektomykorrhizasvamparna är den dominerande gruppen av mikroorganismer i den studerade marken. Varje punkt motsvarar värdet från en inmärkt yta, blå punkter visar kvävebegränsade (ogödslade) ytor, röda punkter visar gödslade ytor. Ofyllda punkter visar juni-data och fyllda visar augusti-data.

Vi fann att sambandet mellan inmärkt kväve i barr och mark (längst till vänster) och i markmikroorganismerna (mittenfiguren) är negativt; ju mer kväve som hade fastnat i marken desto mindre kom träden till godo. Den högra figuren illustrerar vår hypotes, baserat på figurerna till vänster, och beskriver hur trädens kvävebegränsning hänger samman med ektomykorrhizas upptag och inbindning av kväve från marken.

Är mykorrhizan en bidragande orsak till skogens kvävebrist?

mykorrhizamycel. För att upprätthålla hög trädproduktion i dessa skogar verkar just störning av relationen mellan träd och mykorrhizasvamp vara en effektiv åtgärd.

Våra resultat ställer ett antal frågor på sin spets: Varför konkurrerar inte växter som saknar mykorrhiza ut skogsträden? Och varför har inte skogsträd som kan minimera koltransporten till mykorrhizasvampmycel gynnats under evolutionen och därmed tagit över våra skogar? Mykorrhizasvampar har en stor förmåga att exploatera marken med sitt mycel och genom den förmågan kan de skapa ett marksystem där halterna av tillgängligt kväve är mycket låga. Växter som inte har mykorrhiza får helt enkelt svårt att konkurrera med mykorrhizaväxter.

Redan på detta stadium förefaller det uppenbart att våra resultat kan ge helt nya vinklar på diskussionerna om olika skogsbruksmetoder. Till exempel pekar resultaten mot att den kraftiga störningen i samband med kalavverkning kan vara nödvändig för att erhålla effektiv förnyring och god tillväxt på marker med låg kvävetillgänglighet, dvs. stora delar av Sverige, speciellt norra Sverige. Omvänt finns inte samma behov att tillfälligt störa symbiosen mellan träd och mykorrhizasvamparna i kväverikare skogar, vilka är vanligare i södra Sverige och söderut i Europa. Där fungerar också metoder med olika former av selektiv avverkning av enstaka träd bättre eftersom kvävetillgången är högre och ektomykorrhizasymbiosen mindre dominerande i dessa sydligare ekosystem.

Läs mer

Corrêa, A., Strasser, R.J. & Martins-Loução, M.A. 2008. Response of plants to ectomycorrhizae in N-limited conditions: Which factors determine its variation? *Mycorrhiza* 18:413–427.

Hasselquist, N.J., Metcalfe, D.B. & Högborg P. 2012. Contrasting effects of low and high nitrogen additions on soil CO₂ flux components and ectomycorrhizal fungal sporocarp production in a boreal forest. *Global Change Biology* 18:3596–3605.

Högborg, M.N., Briones, M.J.I., Keel, S.G., Metcalfe, D.B., Campbell, C., Midwood, A.J., Thornton, B., Hurry, V., Linder, S., Näsholm, T. & Högborg, P. 2010. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist* 187:485–493.

Näsholm, T., Högborg, P., Franklin, O., Metcalfe, D., Keel, S.G., Campbell, C.D., Hurry, V., Linder, S. & Högborg, M.N. 2013. Are ectomycorrhizal fungi alleviating of aggravating N limitation of tree growth in boreal forests? *New Phytologist* 198:214–221.

Ämnesord

Kväve, tillväxt, mykorrhiza.

Författare



TORGNY NÄSHOLM

Professor, institutionen för skogens ekologi och skötsel, och institutionen för skoglig genetik och växtfysiologi, SLU, 901 83 Umeå
Torgny.Nasholm@slu.se



PETER HÖGBERG

Professor, institutionen för skogens ekologi och skötsel, SLU, 901 83 Umeå
Peter.Hogberg@slu.se



OSKAR FRANKLIN

Research Scholar, International Institute for Applied Systems Analysis, (IIASA), A-2361 Laxenburg, Österrike
Franklin@iiasa.ac.at



MONA N HÖGBERG

Forskare, docent, institutionen för skogens ekologi och skötsel, SLU, 901 83 Umeå
Mona.N.Hogberg@slu.se