



Thompsongasell. Foto Thomas Palo.

Träd som mat för stora växtätare i Östafrika

Juan H. Gowda, R. Thomas Palo och Peter Udén

Växter producerar s.k. sekundära metaboliter som i många fall utgör ett kemiskt försvar mot växtätare och patogener.

Växten måste balansera behovet av tillväxt och reproduktion mot risken att bli uppäten och därmed behovet av försvar t.ex. genom mängden taggar eller giftighet.

Vi fann att flera faktorer påverkar försvarsförmågan hos tropiska träd t.ex. vattentillgång och tillgången på kritiska näringsämnen förutom betning på träden.

Analysen av stabila isotoper, fenoler, in vitro smältbarhet och kväve stöder hypoteser om växtförsvar och växtens avvägning om risken att bli betad.

Vi behöver veta mer om mekanismerna bakom fördelningen mellan försvar och tillväxt, där hypoteserna idag ger flera olika utfall.

Än igen betar vide, asp och tall men undviker gran och al då den försöker sätta samman en lämplig måltid. Att vara kräsen med vad man stoppar i sig är en generell företeelse bland växtätare; en stor del av livet för växtätare går ut på att söka en näringsrik föda samtidigt som de inte ska äta växter som är giftiga eller som hämmar näringsvärdet. De flesta växter kan inte undvika växtätarnas angrepp och har därför utvecklat mekaniska och kemiska försvarsmekanismer

som i olika grad kan avskräcka eller minska skadorna på växten (se Faktaruta 1).

En förenklad bild av en perfekt måltid för en idisslare skulle innehålla lite fibrer (helst inget lignin), och så mycket protein som möjligt, helst över 7 % av innehållet i varje måltid. Många gräsarter samt barr- och lövträd har höga proteinhalter under tillväxt och bladutveckling (10–20 % av torrvikten) men träd och buskar innehåller ofta s.k. sekundära metaboliter (alkaloider, fenoler och terpenier) som kan ha negativa effekter på det betande djuret.

Hypoteserna om att de flesta sekundära metaboliter har uppkommit som försvarsubstanser mot växtätare och patogen förelögs under 60-talet och hade sin storhetstid under 80- och 90-talen. Avvägningen mellan sekundära metaboliter och protein i växtvävnader har framförts som förklaringsmodell för hur växtätare söker föda.

I korthet förutsäger de flesta hypoteser att det finns ett negativt förhållande mellan produktionen av de sekundära och de primära (livsuppehållande) metaboliterna. Detta grundar sig på antagandet att det är kostsamt för växten att tillverka och upprätthålla ett försvar och att en hög produktion av dessa substanser leder till minskad tillväxt och fröbildning. Det är därmed en avvägning för växten mellan försvar mot att bli attackerad av växtätare och att växa och föröka sig.

Afrikansk savann och miombo (torrskog) är bra ekosystem för att testa hur olika försvarsmekanismer regleras. Under olika epoker har träd och buskar från dessa ekosystem anpassat sig till ett hög betetryck från stora och små växtätare. I denna artikel sammanfattar vi några resultat från

SAMSPEL MELLAN VÄXTER OCH DJUR – VINNA ELLER FÖRSVINNA

Sekundära metaboliter är ämnen som produceras av växten utan uppenbar funktion för deras livsfunktioner. De primära metaboliterna är däremot livsnödvändiga för tillväxt och reproduktion. De sekundära metaboliterna kan i många fall betraktas som ett kemiskt försvar som avskräcker eller hindrar växtätaren från att överkonsumera växten. Växtätarna är inte passiva i den evolutionära kapplöpningen – fyrahundra femtio miljoner år av kamp med växterna har utrustat djuren med att tåla taggar, avgifta de kemiska försvarerna och att bryta ned växtfibrer. Det sker med andra ord en ständig kapprustning mellan de två organismgrupperna så att en balans till synes uppstår mellan de som äter och de som äts.

”...kväve och fenolföreningar kan fungera som tillförlitliga ledtrådar för växtätarnas val av föda under olika säsonger...”

våra studier om hur träd och buskar försvarar sig mot växtätare.

Storlek som försvar

I den afrikanska savannen och torrskogen är buskar alltid tillgängliga i lagom höjd för alla betande djur, medan träden kan undvika de flesta av dem när de når en höjd av 5–6 meter. Det var därför logiskt att anta att storleken, då särskilt kronhöjden, skulle ha betydelse för investering i försvar. Vi upptäckte att fenolhalten minskar med kronhöjden hos flera busk- och trädarter i miomboskogen i Tanzania och att arter med aktiv kvävefixering oftast har lägre fenolhalter än arter utan denna mutualism vid samma kronhöjd (Figur 1). Vi tolkade detta som att växtdelar som är utom räckhåll för betande djur investerar mindre i försvar. Arter med kvävefixering har lättare att kompensera för bladförluster och investerar därför mindre i försvar.

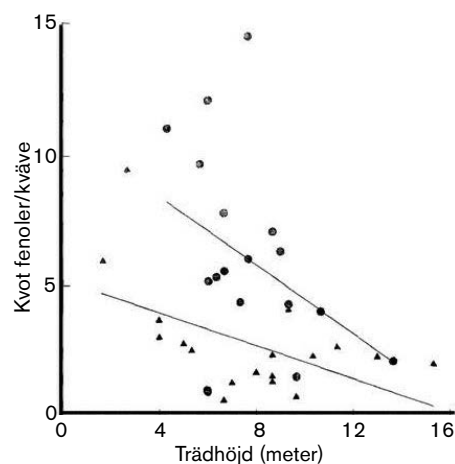
Taggar och betande djur

Taggiga växter är vanliga i Östafrika. Taggar utgör det mest uppenbara mekaniska försvaret mot de flesta växtätare. Flera forskare visade att stora träd producerade mindre och kortare taggar i grenar som växer ovanför giraffens beteshöjd (Figur 2). Under vårt första besök till Tanzania kunde vi dokumentera att obetade akaciaträd producerar långa taggar bara under juvenila stadier (Gowda & Palo 2003). Om man gödslar unga träd producerar de flera och längre taggar (Gowda et al 2003), vilket innebär att produktionen av taggar inte bara beror på betet utan även av tillgången på näringsämnen i marken. Klippning av unga individer orsakar samma reaktion som gödsling och bete: ökad grentillväxt och flera långa taggar (Gowda 1997). Ökad taggighet leder i sin tur till mindre förlust av kvistar och bladverk per betningstillfälle, och därmed lägre intagshastighet av blad (Gowda 1996).

Fenoler och näringsvärde för betande djur

Fenoler är en stor grupp av sekundära metaboliter i växter som ofta har en negativ effekt på betesdjur (Palo 1984). Förhållandet mellan sekundära och primära metaboliter är av betydelse för blodutveckling, fördelning av näringsämnen till vävnader samt risken att bli betad. Kväve är ett viktigt näringsämne för växternas och djurens uppbyggnad av protein och deras välbefinnande. Bladens innehåll av dessa ämnen har därför betydelse både för hur växtätande djur kan utnyttja födan och hur snabbt växten kan växa.

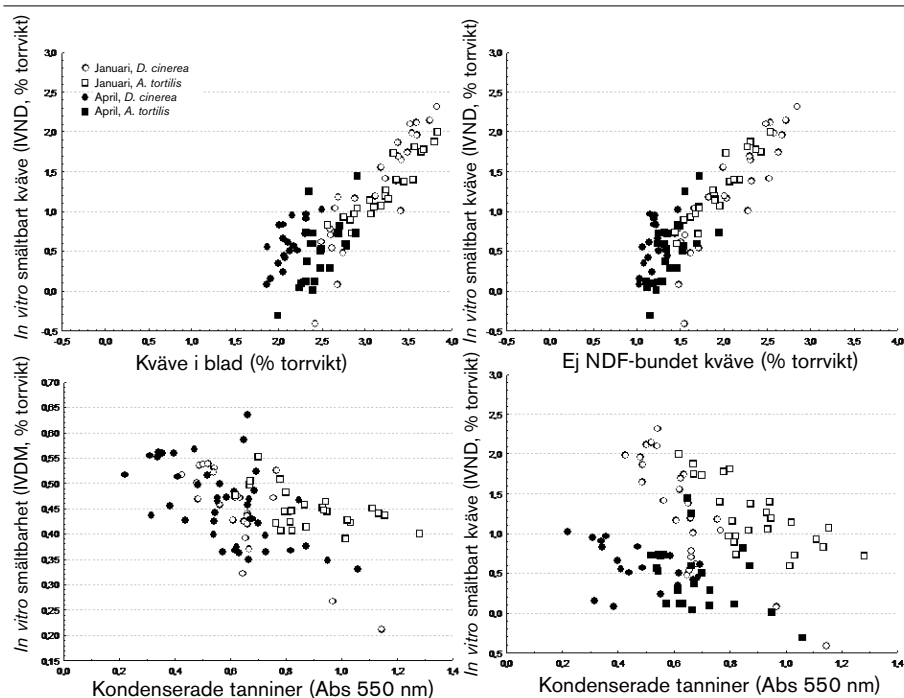
Vi följde säsongsförändringar i förhållandet mellan kväve och fenoler och studerade hur dessa ämnen påverkar näringsvärdet för idisslare. Vi hittade ett negativt förhållande mellan kväve i blad och halten av fenolföreningar. Detta samband är säsongsmässigt beroende inom och mellan trädarter och är som starkast under lövsprickningen, under den första månaden under bladutvecklingen, men avtar i styrka under regnperioden.



Figur 1. Samband mellan fenoler och kväve i förhållande till trädartens höjd. Triangel = kvävefixerare, cirkel = icke kvävefixerare (Från Palo et al 1993).



Figur 2. Giraff som betar på akacia (*A. tortilis*). Träden producerar flera och längre taggar när de blir betade. Vuxna akacior som är skyddade mot stora växtätare producerar inga taggar. Foto Thomas Palo.



Figur 3. Samband mellan proteinernas smältbarhet och koncentrationen av kondenserade tanniner i blad för två trädarter i centrala Tanzania vid olika tidpunkter (från Gowda et al. 2019).

Kväve-koncentrationen i bladen minskade under hela säsongen från lövsprickningen, då den är som högst, till tidpunkten för torrperioden. Koncentrationen av sekundära föreningar visade ingen konsekvent säsongstrend men varierade mellan trädarter (Gowda et al. 2019).

Vidare kunde vi konstatera att komplexa fenoler (kondenserade tanniner) påverkar proteinernas smältbarhet hos idisslare negativt, vilket innebär att trots att flera kvävefixerande träd har höga kvävehalter i bladen kommer de inte att möta djurens kvävebehov under slutet av regnsäsongen. Dessutom visade våra analyser att smältbarheten av kväve påverkas negativt av kondenserade tanniner, men att effekten av tanninerna beror på bladets kväveinnehåll. Ett högt innehåll av kväve i bladen innebär att en mindre andel av kvävet binds till tanniner. Återigen visar detta att rik tillgång till kväve ger mindre behov av försvar då förluster hos växten lätt kan kompenseras. Detta gynnar också växtätaren trots ibland höga tannin-nivåer (Figur 3).

Näringsstillgång och bladens näringsvärde

Generellt har vi funnit att trädarter med kvävefixering genom symbiotiska mikroorganismer investerar mindre i fenoler än de utan kvävefixering. Stora träd, som kan anses vara utom räckhåll för växtätare, har lägre koncentrationer av fenoler och taggar än buskar och unga träd.

Träd som växer på fattiga jordar eller är vattenbegränsade visar högre fenolhalter och mindre kvävehalter i bladen, men taggiga växter kommer att öka produktionen av mekaniska försvar när de växer på bättre marker samt som reaktion mot betning.

En metod för att uppskatta växtfysiologiska processer i naturliga system är att mäta skillnader i anrikningen av tunga isotoper av grundämnen (se Faktaruta 2). Anrikning av ¹³C tyder på vattenstress, medan låga ¹⁵N värden indikerar att växten kan ha en aktiv symbios med kvävefixerande organismer. Vi fann att kolisotopen ¹³C visade ett positivt samband med bladkväve

och ett negativt förhållande med fenoler. Detta samband tolkar vi som att hög fotosyntes som ger tillväxt ger ökat upptag av N och minskar behovet av kemiskt försvar. Dessutom var ¹³C positivt korrelerad med fosfor i marken, ett kritiskt grundämne för växter. En tolkning är att begränsad vattentillgång hämmar upptag av fosfor som hämmar bladutvecklingen och fotosyntesförmågan, och därmed fördelningsmönstret av fenoler och kväve inom växten.

Våra studier av tropiska torrskogsväxter leder till slutsatsen att kväve och fenolföreningar kan fungera som tillförlitliga ledtrådar för växtätarnas val av föda under olika säsonger, och att näringsrika marker med bra vattentillgång kommer att ha högre betestryck. Taggiga växter med aktiv kvävefixering såsom akacior kommer därför att gynnas vid bra markförhållanden (vatten och fosfor), medan arter med långsammare tillväxt, höga fenolhalter och låga kvävehalter kommer att dominera näringsfattiga platser i landskapet. Vi drar

KOL-13

Ungefär 1,1 % av alla kolatomer förekommer i form av den icke radioaktiva kol 13-isotopen; vanligast är kol-12 isotopen. Isotopen kan bestämmas med hjälp av en masspektrometer som kvoten ¹³CO₂/¹²CO₂. En av pionjärerna i att analysera stabila isotoper i växter var F. Wickman som arbetade i Stockholm. Han noterade 1952 att växter som insamlats längs en järnvägslinje i centrala Asien hade mer av den tunga kolisotopen än växter från tropikerna. Det skulle dock dröja 20 år innan amerikanska forskare upptäckte orsaken till den variation som Wickman noterade, nämligen att fraktioneringen av tunga och lätta kolisotoper berodde på fotosyntesen.

slutsatsen att de olika hypoteserna som presenterats och testats alla ger förklaring till våra observationer. Det kvarstår att visa vilka mekanismer som styr fördelningen av primära och sekundära metaboliter i olika ekosystem under olika stressfaktorer ■

Ämnesord

Växtförsvar, näringsstillgång, växt-djur samspel, dietval, Öst-Afrika

Läs mer:

► **Gowda, J. H., Albrechtsen, B. R., Ball, J. P., Sjöberg, M. & Palo, R. T. 2003.** Spines as a mechanical defence: The effects of fertiliser treatment on juvenile *Acacia tortilis* plants. *Acta Oecologica*, 24(1). [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)00002-4](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)00002-4)

► **Gowda, J. H. & Palo, R. T. 2003.** Age-related changes in defensive traits of *Acacia tortilis* Hayne. *African Journal of Ecology*, 41(3), 218–223. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2003.00434.x>

► **Gowda J. H., Palo, R. T. & Udén, P. 2019.** Seasonal variation in the nutritional value of woody plants along a natural gradient in Eastern Africa. *African Journal of Ecology* 57:226–237. <https://doi.org/10.1111/aje.12583>

► **Palo, R. T. 1984.** Distribution of birch, willow and poplar secondary metabolites and their potential role as chemical defense against herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 10:499–521.

► **Palo, R. T., Gowda, J. H. & Högberg, P. 1993.** Species height and root symbiosis, two factors influencing anti-herbivore defense of woody plants in East-African Savanna. *Oecologia* 93:322–326.

Författare:



Juan Haridas Gowda
SkogD i zooekologi,
Laboratorio Ecotono,
INIBIOMA, CONICET-
Universidad Nacional
del Comahue, Bariloche,
Argentina
gowda@comahue-conicet.gob.ar



R. Thomas Palo
Docent i viltekologi,
institutionen för vilt, fisk
och miljö, SLU,
901 83 Umeå
thomas.r.palo@slu.se



Peter Udén
Universitetslektor i foder-
vetenskap, institutionen
för husdjurens utfodring
och vård, SLU,
Box 7024
75007 Uppsala
peter.uden@slu.se