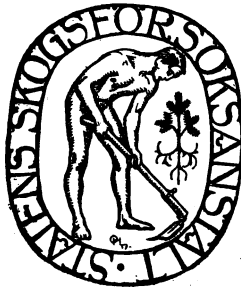


OM MYKORRHIZANS UTBILDNING HOS  
TALL- OCH GRANPLANTOR, ODLADE  
I NÄRINGSRIKA JORDAR VID OLIKA  
KVÄVETILLFÖRSEL OCH LJUSTILLGÅNG

*MYCORRHIZA IN PINE AND SPRUCE SEEDLINGS GROWN UNDER VARIED RADIATION  
INTENSITIES IN RICH SOILS WITH OR WITHOUT NITRATE ADDED*

AV

ERIK BJÖRKMAN



---

MEDDELANDEN FRÅN STATENS SKOGSFÖRSÖKSANSTALT  
HÄFTE 32 · N:r 2

---

MEDDELANDEN  
FRÅN  
STATENS  
SKOGSFÖRSÖKSANSTALT

HÄFTE 32. 1940—41

MITTEILUNGEN AUS DER  
FORSTLICHEN VERSUCHS-  
ANSTALT SCHWEDENS

**32. HEFT**

REPORTS OF THE SWEDISH  
INSTITUTE OF EXPERIMENTAL  
FORESTRY

**N:o 32**

BULLETIN DE L'INSTITUT D'EXPÉRIMENTATION  
FORESTIÈRE DE SUÈDE

**N:o 32**



REDAKTÖR:  
PROFESSOR HENRIK PETTERSON

## INNEHÅLL:

	Sid.
LANGLET, OLOF: Om utvecklingen av granar ur frö efter självbefruktning och efter fri vindpollinering.....	I
Über die Entwicklung von teils nach künstlicher Selbstbestäubung, teils nach freier Windbestäubung entstandenen Fichten.....	2 I
BJÖRKMAN, ERIK: Om mykorrhizans utbildning hos tall- och granplantor, odlade i näringsrika jordar vid olika kvävetillförsel och ljustillgång .....	23
Mycorrhiza in Pine and Spruce Seedlings grown under varied Radiation Intensities in rich Soils with or without Nitrate added....	69
NÄSLUND, MANFRED: En ny metod för bältesbreddens uttagande vid linjetaxering.....	75
A New Method for Determining of the Strip-breadth in Line Surveying .....	85
NÄSLUND, MANFRED: Funktioner och tabeller för kubering av stående träd. Tall, gran och björk i norra Sverige.....	87
Funktionen und Tabellen zur Kubierung stehender Bäume. Kiefer, Fichte und Birke in Nordschweden.....	I 32
ROMELL, LARS-GUNNAR: Kvistningsstudier å tall och gran.....	I 43
Studies on Pruning in Pine and Spruce.....	I 89
TIRÉN, LARS: Till frågan om hyggesmognadens betydelse vid skogsodling.....	I 95
Contribution to the Discussion on the Importance of the Ripening of the Humus in clear-cut Areas prior to Reafforestation ...	252
BJÖRKMAN, ERIK: Mykorrhizans utbildning och frekvens hos skogs-träd på askgödslade och ögödslade delar av dikad myr....	255
Die Ausbildung und Frequenz der Mykorrhiza in mit Asche gedüngten und ungedüngten Teilen von entwässertem Moor.....	286
BUTOVITSCH, VIKTOR: Studier över granbarkborrens massförökning i de av decemberstormen 1931 härjade skogarna i norra Uppland .....	297
Studien über die Massenvermehrung von <i>Ips typographus</i> in den vom Dezembersturm 1931 heimgesuchten Wäldern von Nord-Uppland	347
LANGLET, OLOF: Kulturförsök med tysk gran av första och andra generationen.....	36 I
Kulturversuche mit deutscher Fichte 1. und 2. Generation.....	377
<b>Redogörelse för verksamheten vid Statens skogsförsöksanstalt under år 1939.</b> (Bericht über die Tätigkeit der Forstlichen Versuchsanstalt Schwedens im Jahre 1939; Report on the Work of the Swedish Institute of Experimental Forestry in 1939)	
Allmän redogörelse av HENRIK PETTERSON.....	38 I
I. Skogsavdelningen (Forstliche Abteilung; Forestry Division) av HENRIK PETTERSON.....	382

II. Naturvetenskapliga avdelningen (Naturwissenschaftliche Abteilung; Botanical-Geological Division) av CARL MALMSTRÖM	385
III. Skogsentomologiska avdelningen (Forstentomologische Abteilung; Entomological Division) av IVAR TRÄGÄRDH.....	387
<b>Redogörelse för verksamheten vid Statens skogsförsöksanstalt under år 1940.</b> (Bericht über die Tätigkeit der Forstlichen Versuchsanstalt Schwedens im Jahre 1940; Report on the Work of the Swedish Institute of Experimental Forestry in 1940)	
Allmän redogörelse av HENRIK PETTERSON .....	390
I. Skogsavdelningen (Forstliche Abteilung; Forestry Division) av HENRIK PETTERSON .....	390
II. Naturvetenskapliga avdelningen (Naturwissenschaftliche Abteilung; Botanical-Geological Division) av CARL MALMSTRÖM	393
III. Skogsentomologiska avdelningen (Forstentomologische Abteilung; Entomological Division) av IVAR TRÄGÄRDH.....	394

---



## OM MYKORRHIZANS UTBILDNING HOS TALL- OCH GRANPLANTOR, ODLADE I NÄRINGSRIKA JORDAR VID OLIKA KVÄVETILLFÖRSEL OCH LJUSTILLGÅNG.

Den ektotrofa mykorrhizan hos barrträden har som bekant under senare år visats ha en mycket stor betydelse för skogsväxten i olika delar av världen. Sålunda har exempelvis HATCH (1936) konstaterat, att odling av tall på amerikanska präriejordar ej är möjlig, om icke de lämpliga mykorrhizabildande svamparna finnas närvarande i marken, och liknande förhållanden ha beskrivits från Java och Sumatra (ROELOFFS 1930), Filippinerna (OLIVEROS 1932), Australien (YOUNG 1936) m. fl. platser. Ett närmare studium av de faktorer, som betinga mykorrhizabildningen hos barrträden, har därför praktiskt såväl som teoretiskt intresse. Hithörande problem, som under mer än ett halvsekel sysselsatt både skoglig och botanisk forskning, bearbetas också för närvarande ivrigt på skilda håll.

Bland betingelserna för mykorrhizabildningen ha kvävefaktorn och ljusfaktorn särskilt intresse. Det är sedan gammalt känt, att barrträdsmykorrhizan i allmänhet är väl utbildad i råhumusmarker men sämre utvecklad i mulljordar, där större tillgång finnes på lättillgängligt kväve (jfr MELIN 1925, sid. 110). Å andra sidan har konstaterats, att mykorrhizan är betydligt bättre utvecklad i råhumus med livlig kvävemobilisering än i sämre råhumus (MELIN 1927). Det synes därför sannolikt, att en viss mängd tillgängligt kväve är nödvändig för mykorrhizas optimala utveckling, men att en större halt medför en reducerande effekt på mykorrhizabildningen (jfr HATCH 1937, sid. 94). Såsom HESSELMAN i ett flertal undersökningar (1917—1937) visat, sammanhänger den svenska barrskogens tillväxt- och förnygringsmöjligheter intimt med kväveomsättningen i marken. Detta samband kan vara direkt, men det kan även tänkas åtminstone delvis bero på mykorrhizas olika utveckling.

Ljusfaktorns inverkan på mykorrhizabildningen hos skogsträd har nyligen experimentellt undersökts av GAST och HATCH (båda 1937). Av dessa försök framgår, att rot- och mykorrhizautvecklingen hos tallplantor blir mycket dålig vid svag belysning.

För att närmare studera plantutvecklingen i olika näringsrika humusformer under olika betingelser anställde professor HESSELMAN åren 1934—1936 vid Statens skogsförsöksanstalt en serie kulturer med tall- och granplantor, delvis med extra tillsatser av kvävenäring och vid olika stark beskuggning. Det väsentliga av undersökningens resultat, åtminstone vad granen beträffar, har framlagts i ett förelöpande meddelande (se HESSELMAN 1939). Plantornas utveckling i de olika försöksserierna kommer senare mera i detalj att behandlas i en avhandling av professor HESSELMAN. Den föreliggande framställningen utgör en redogörelse för mykorrhizans utbildning i de utförda försöken.

I de av HESSELMAN anordnade försöken har det varit möjligt att ifråga om tall- och granplantor studera mykorrhizans utveckling i en och samma jord vid olika kvävetillsats och olika stark instrålning samt dessutom vid en samtidig variation av båda dessa faktorer.

Innan jag övergår till själva framställningen, vill jag uttala mitt varma tack till professor HENRIK HESSELMAN, vilken varit initiativtagare till undersökningen genom att till mig överlämna bearbetningen av rotmaterialet från sina försök. Ett hjärtlig tack vill jag vidare rikta till min lärare, professor ELIAS MELIN, som på många olika sätt bistått mig i denna undersökning, vilken till största delen utförts på Botaniska laboratoriet i Uppsala. Fil. dr LARS-GUNNAR ROMELL har även lämnat mig ett högt skattat bistånd, framförallt vid redigeringen av avhandlingen.

Slutligen vill jag framföra ett värdsamt tack till Styrelsen för Fonden för skogsvetenskaplig forskning för det bidrag, som jag erhållit för undersökningens utförande.

## 1. Försökens anordning, material och metoder.

Försöksjordarnas härstamning framgår av följande översikt, där jordarna liksom konsekvent i det följande äro ordnade i en fallande serie efter deras nitratbildning per liter jord under 3 månaders lagring i laboratoriet vid försökens början. Beteckningarna inom parentes äro de av HESSELMAN 1939 använda.

Beteckning	Insamlingsplats
Mull, eklund..... (Ekmull)	Örtrik lövbacke med snårig underväxt av hagtorn, hägg m. m., Experimentalfältet, Uppland.
Mull, granskog, Konga..... (Kongamull)	Planterad granskog med riklig <i>Oxalis</i> , Konga klint, Skåne.
Mull, alsumpskog..... (Alkärrsmull)	Kärrartad allund med nässlor, Experimentalfältet, Uppland.
Mull, bokskog..... (Bokmull)	Bokskog med <i>Asperula</i> , <i>Cardamine impatiens</i> m. m., Maltesholm, Skåne.

Trädgårdsjord.....	Experimentalfältet, Uppland.
Ca-rik mull, granskog, Omberg (Ca-rik Ombergsmull)	Granskog med riklig <i>Mercurialis</i> , Omberg, Östergötland.
Råhumus + sand..... (Råhumussand)	Barrblandskog med blåbär m. m., Danderyd, Uppland; humusen blandad med sand i volymförhållandet 1:2.
Sur mull, granskog, Omberg .. (Sur Ombergsmull)	Sluten granskog med mossor, Omberg, Östergötland.

Försöksjordarnas näringshalt m. m. redovisas i tab. 1. De uppgifter i tabellen, vilka icke ingå i professor HESSELMANS tidigare uppsats, ha

Tab. 1. Försöksjordarnas beskaffenhet.  
Data on the soils used in the cultures.

Jord Soil	PH	Hu- mus- halt Humus content %	Vo- lym- vikt Dry volume weight (100°C)	I % av humus In % of humus		Per liter jord To the litre of soil				Ntri- fika- tion <sup>5</sup> Ntri- fika- tion
				N <sub>tot</sub> Total nitro- gen	CaO <sub>ass</sub> »Avail- able limes <sup>2</sup>	N <sub>tot</sub> Total nitro- gen g	CaO <sub>ass</sub> »Avail- able lime <sup>2</sup> g	Lösl. <sup>4</sup> kali (K <sub>2</sub> O) g	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> g	
Mull, eklund..... Mull, oak-wood	4,9	10,7	0,76	3,94	2,35	3,19	1,90	0,17	1,12	86
Mull, granskog, Konga..... Mull, spruce-wood, K.	4,5	13,7	0,66	3,58	1,39	3,23	1,25	0,05	1,25	84
Mull, alsumpskog (1934)..... Mull, alder-wood	4,8	60,9	0,23	4,25	2,84	5,96	3,98	0,14	0,65	69
Mull, alsumpskog (1935)..... Mull, alder-wood	5,0	60,7	0,20	4,22	2,87	5,12	3,48	0,13	0,58	75
Mull, bokskog.... Mull, beech-wood	6,0	5,2	0,96	3,47	5,01	1,73	2,50	0,06	1,14	30
Trädgårdsjord..... Garden soil	7,3-7,5	3,8	1,25	3,42	18,11 <sup>3</sup>	1,63	8,63	0,15	1,78	20
Ca-rik mull, gran- skog, Omberg... Mull rich in Ca, spruce-wood	7,2	38,0	0,44	3,29	7,68	5,50	12,85	0,02	1,13	9
Råhumus + sand.. Mor + sand	4,9	3,1 <sup>1</sup>	1,10 <sup>1</sup>	1,79	0,57	0,60	0,19	0,04	0,09	6
Sur mull, granskog, Omberg..... Mull, spruce-wood, O	4,7	10,8	0,90	2,96	2,68	2,88	2,61	0,06	1,13	0

<sup>1</sup> Råhumusens egen humushalt utgör 57,7 % och volymvikten 0,16. Mängden råhumus per liter av blandningen väger 58,2 g.

The mor itself had 57.7 % humus and a dry volume weight of 0.16. The soil actually used contained 58.2 g of the mor to the litre, the rest being sand.

<sup>2</sup> Se HESSELMAN 1926, sid. 199 och 514.

<sup>3</sup> Osäkert på grund av det låga värdet på humushalten.

Uncertain because of the low humus content.

<sup>4</sup> Extraherat med 0,1 CaCl<sub>2</sub>.

»Soluble» K<sub>2</sub>O (Extracted with 0.1 n CaCl<sub>2</sub>).

<sup>5</sup> Nitratkväve bildat under 3 månaders lagring i kolvar på laboratoriet, mg/liter. Nitrate nitrogen, in mg to the litre, formed in 3 months during storage in the laboratory (in Erlenmeyer flasks).



Tab. 2. Tillförda mängder ammoniumnitrat per kruka i de nitratbevattnade serierna.  
Amounts of  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  added with the waterings.

	Serie Series	Tillsatt $\text{NH}_4\text{NO}_3$ per kruka, g Salt added to each pot, g				
		N <sub>1</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>27</sub>	N <sub>81</sub>
1934 års försök, instrålning 49 % 1934 experiment, radiation 49 %		0,7	2,1	6,3	18,9	—
1935 års försök, instrålning 49 % ..... 1935 experiment, radiation 49 %		—	3,3	9,9	—	79,8
D:o d:o 23 % .....		—	2,6	7,9	—	65,4
D:o d:o 12 % .....		—	1,8	5,5	—	47,4
D:o d:o 6 % .....		—	1,7	4,7	—	39,3

med hans benägna tillåtelse hämtats ur manuskriptet till hans senare utkommande avhandling.

**Kvävefaktorn** varierades i huvudförsöken, vilka anställdes i öppet växthus av MÖLLER-typ, icke blott därigenom att 8 olika kulturjordar användes,<sup>1</sup> utan även genom bevattning av en del krukor i varje serie (utom i de två slagen granskogsmull från Omberg) med ammoniumnitratlösning i stället för destillerat vatten. Bevattningslösningarnas koncentration bildade en geometrisk serie motsvarande en halt av 1, 3, 9, 27, 81 g ammoniumnitrat per 7 liter vatten. För korthets skull användas i text och tabeller dessa relativa mått på bevattningslösningarnas styrka för att beteckna de försöksled och -serier, som genom nitratbevattning fått extra tillskott av kvävenäring. »Ser. N<sub>9</sub>» betecknar exempelvis krukor vattnade med nitratlösning av styrkan 9 g nitrat per 7 liter. I några tabeller betecknas de icke nitratbevattnade krukorna med N<sub>0</sub>.

De genom nitratvattningen per kruka tillförda nitratmängderna äro uppförda i tab. 2. De per liter jord tillförda kvävemängderna framgå av tab. 3. De vid försökens avslutning i kulturjordarna funna mängderna nitratkväve uppgingo särskilt i de nitratbevattnade krukorna till höga värden, såsom framgår av tab. 4. I tab. 5 meddelas halterna av ammoniakkväve.

**Ljusfaktorn** varierades i växthuset genom en av GAST (1937, sid. 594) beskriven och avbildad anordning med skuggande ribbor, varigenom belysningen hölls vid resp. 6, 12, 23 och 49 % av instrålningen i det fria.<sup>2</sup> I en för-

<sup>1</sup> Plantorna uppdrogos genom sådd i vanliga lerkrukor innehållande c:a 3 liter jord.

<sup>2</sup> I stället för beteckningen »instrålning», som i detta fall är det mest adekvata, kommer i den löpande texten (men ej i tabeller och diagram) för korthets skull att användas beteckningen »ljus». Instrålningen (= »ljuset») har uppmätts med AURÉNS solarimeter (se AURÉN 1937), vilken registrerar den totala infallande strålningen. Mätningresultaten ha överallt uttryckts i procent av instrålningen på fritt fält, i medeltal av fortlöpande dygnsobservationer för månaderna juni—augusti åren 1935 och 1936.

Tab. 3. Tillförda kvävemängder per liter jord i de nitratbevattnade krukorna.  
Amounts of nitrogen added to each litre of soil.

Serie Series	Kvävetillsats per liter jord, mg Nitrogen added, mg to the litre of soil				
	N <sub>1</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>27</sub>	N <sub>81</sub>
1934 års försök, instrålning 49 % 1934 experiment, radiation 49 %					
Mull, eklund.....	—	221	—	—	—
Mull, oak-wood					
Mull, granskog, Konga.....	—	240	721	—	—
Mull, spruce-wood, K.					
Mull, alsumpskog.....	—	287	—	2 579	—
Mull, alder-wood					
Mull, bokskog.....	—	255	—	—	—
Mull, beech-wood					
Trädgårdsjord.....	82	247	738	—	—
Garden soil					
Råhumus + sand.....	92	277	831	2 492	—
Mor + sand					
1935 års försök 1935 experiment					
Mull, alsumpskog, instrålning 49 %.....	—	399	1 191	—	9 602
Mull, alder-wood, radiation 49 %					
D:o d:o 23 %.....	—	312	951	—	7 863
D:o d:o 12 %.....	—	219	665	—	5 795
D:o d:o 6 %.....	—	209	565	—	4 731

söksserie med mull från alsumpskogen varierades kväve- och ljusfaktorn samtidigt. Med alla jordar, utom de båda mulljordarna från Omberg, anordnades dessutom kulturer (i trälådor med c:a 30 liter jord) i en gallerbur under bar himmel vid i medeltal under juni—augusti 76 % av instrålningen på fritt fält. Dessutom gjordes samkulturer av plantor med *Oxalis* i mull från bokskogen och eklunden (i krukor i växthuset) samt av tall- och granplantor med *Aegopodium podagraria* och *Scrophularia nodosa* i mull från eklunden vid 76 % ljus (i trälådor i gallerburen) och av plantor med enbart *Aegopodium* vid 7—8 % ljus (i trälådor i skuggan av ett ekbestånd). Då i samkulturerna med *Oxalis* inga barrträdsplantor blevo vid liv, ingå inga uppgifter från dessa serier i min undersökning.

**Undersökningsmaterialet** har i huvudsak utgjorts av rötter av 1- och 2-åriga tall- och granplantor från växthuskulturerna. Dessutom ha undersökts rötter av tall och gran (1-åriga plantor) från kulturer med olika jordar i gallerburen samt granrötterna (tall överlevde ej) från kulturer i ekbacken vid 7—8 % ljus (1- och 3-åriga plantor) och från samkulturerna med *Aegopodium* och *Scrophularia* (1- och 4-åriga plantor).

Plantorna ha icke likformigt i alla försöksjordar förmått uthärda de under försöken härskande, delvis extrema närings- och ljusförhållandena, och mykor-

Tab. 4. Nitratkvävehalter i de olika jordarna från början och vid försökens slut. Utom i serie N<sub>0</sub> har kväve tillförts genom bevattning med ammoniumnitratlösning (vars relativa styrka anges av indexsiffrorna).

Contents of nitrate nitrogen in the soils of the culture pots. Except in series N<sub>0</sub> nitrogen has been added by watering with a solution of NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> (the relative strength of which is indicated by the indices).

	Nitratkväve per liter jord, mg Nitrate nitrogen found in soil, mg to the litre					
	Från början At the start	Vid försökens slut At the time of the harvest				
		ser. N <sub>0</sub>	ser. N <sub>1</sub>	ser. N <sub>3</sub>	ser. N <sub>9</sub>	ser. N <sub>27</sub>
1934 års försök, instrålning 49 % 1934 experiment, radiation 49 %						
Mull, eklund..... Mull, oak-wood	20	29	—	127	—	—
Mull, granskog, Konga..... Mull, spruce-wood, K.	15	27	—	119	292	—
Mull, alsumpskog..... Mull, alder-wood	21	3	—	153	—	554
Mull, bokskog..... Mull, beech-wood	6	10	—	66	—	—
Trädgårdsjord..... Garden soil	7	(92?)	25	54	268	—
Ca-rik mull, granskog, Omberg..... Mull rich in Ca, spruce-wood	6	34	—	—	—	—
Råhumus + sand..... Mor + sand	0	0,3	23	59	98	260
Sur mull, granskog, Omberg..... Mull, spruce-wood, O.	3	27	—	—	—	—
• 1935 års försök 1935 experiment						
Mull, alsumpskog, instrålning 49 %... Mull, alder-wood, radiation 49 %	10	22	—	119	218	—
D:o d:o 23 %...	10	36	—	117	195	—
D:o d:o 12 %...	10	38	—	114	212	—
D:o d:o 6 %...	10	42	—	113	192	—

rhizautvecklingen har därför icke kunnat studeras lika utförligt i alla de använda humusformerna (jfr HESSELMAN 1939, sid. 416). Så många olika försöksbetingelser ha emellertid i allmänhet varit realiserade, att en uppfattning om tendensen i mykorrhizans utbildning i de olika jordarna vid förändring av kväve- och ljusförhållandena dock i regel stått att få även i de mera ofullständiga försöksserierna. Den utförligaste undersökningen har utförts på plantor från kulturer med mull från alsumpskogen. Mykorrhizautbildningen visade stor överensstämmelse hos 1-åriga och 2-åriga plantor. Dock hade rotsystemen hos de 2-åriga plantorna avsevärt ökat i längd, särskilt i de icke kvävebevattnade krukorna. Mykorrhizatätheten per längdenhet långrot blev härigenom något mindre än hos motsvarande 1-åriga plantor. — På grund av den stora överensstämmelsen i mykorrhizautbildningen hos

Tab. 5. Ammoniakkvävehalter. Uppställning m. m. som i tab. 4.  
Ammonia nitrogen contents in the soils of the culture pots.

	Ammoniakkväve per liter jord, mg Ammonia nitrogen found in soil, mg to the litre					
	Från bör- jan At the start	Vid försökens slut At the time of the harvest				
		ser. N <sub>0</sub>	ser. N <sub>1</sub>	ser. N <sub>3</sub>	ser. N <sub>9</sub>	ser. N <sub>27</sub>
1934 års försök, instrålning 49 % 1934 experiment, radiation 49 %						
Mull, eklund..... Mull, oak-wood	5	5	—	22	—	—
Mull, granskog, Konga..... Mull, spruce-wood, K.	7	5	—	41	218	—
Mull, alsumpskog..... Mull, alder-wood	2	4	—	14	—	493
Mull, bokskog..... Mull, beech-wood	0,5	4	—	4	—	—
Trädgårdsjord..... Garden soil	1	4	2	1	10	—
Ca-rik mull, granskog, Omberg..... Mull rich in Ca, spruce-wood	4	4	—	—	—	—
Råhumus + sand..... Mor + sand	2	4	10	21	44	325
Sur mull, granskog, Omberg..... Mull, spruce-wood, O.	7	42	—	—	—	—
1935 års försök 1935 experiment						
Mull, alsumpskog, instrålning 49 %... Mull, alder-wood, radiation 49 %	0,3	7	—	18	135	—
D:o d:o 23 %...	0,3	6	—	18	109	—
D:o d:o 12 %...	0,3	7	—	17	61	—
D:o d:o 6 %...	0,3	10	—	17	63	—

1-åriga och 2-åriga planter har det i denna undersökning syntts överflödigt att närmare behandla annat rotmaterial än det från de 1-åriga plantorna.

Allt som allt ha c:a 2 100 1-åriga planter med en sammanlagd långrotslängd av omkring 600 meter undersökts, och c:a 90 000 kortrötter ha räknats och protokollförts. Omkring 400 kortrötter ha snittats och undersökts mikroskopiskt.

**Teknik.** Plantornas rötter ha fixerats i KARPETSCHENKO-NAWASCHINS lösning och därefter förvarats i sprit för senare bearbetning. Försöksmaterialet har i sin helhet granskats under preparerlupp vid svag förstoring. Snitt för mikroskopisk undersökning ha färgats med orseillin BB och anilinblått (STRASBURGER 1913, sid. 752, MELIN 1923, sid. 89). I ett stort antal fall, där tvekan kunnat råda om typen, ha kortrötterna snittats med frysmikrotom för tillfällig undersökning, särskilt med hänsyn till cellkärnornas utseende samt hyfmantelns och det Hartigska nätverkets utbildning.

**Metodik.** Inom varje rotsystem klassificerades först de ingående rötterna i långrötter och kortrötter. Härefter bestämdes långrötternas sammanlagda längd och antalet kortrötter (enkla eller förgrenade) av olika typer, sedan typen i varje särskilt fall fastställdes med eller utan mikroskopisk undersökning. Den tillämpade klassifikationen tarvar följande närmare redogörelse.

**Långrötter och kortrötter.** Såsom kortrötter ha urskilts 0,5—5 mm långa sidorötter, medan alla längre rötter kallats långrötter och kortare än 0,5 mm icke medräknats.

Denna även av GAST (1937) använda klassifikationsmetod har ansetts nödvändig därför, att det stundom är omöjligt att habituellt skilja en verklig kortrot från en kort sidorot av långrotsnatur. Äkta kortrötter, vilka mest sitta på sidorötter, äro till skillnad från övriga rötter alltid monarka, d. v. s. ha blott en kärsträng. De ha i allmänhet (jfr fig. 14) avstannad längdtillväxt och äro hos tall och gran på naturligt substrat så gott som undantagslöst infekterade av svampmycel (jfr MELIN 1923, sid. 265, HATCH & DOAK 1933, sid. 87). Även sidorötterna bli mycket ofta infekterade av mykorrhizasvampar, åtminstone i spetsen.

Grenade kortrötter ha vid sammanräkningen av antalet räknats lika som enkla. HATCH's (1937, sid. 74) beräkningsmetod (»mykorrhizal points») har alltså icke använts, fastän den synes ha stora fördelar genom att ge ett bättre uttryck för den aktiva rotytan. Metoden är emellertid oanvändbar ifråga om väl utvecklade C-mykorrhizor (fig. 20), då antalet rotspetsar här i regel icke brukar kunna urskiljas. För det föreliggande 1-årsmaterialet torde den här använda enklare metoden vara fullt tillfredsställande, då kortrötterna i allmänhet äro enkla eller endast obetydligt förgrenade.

Någon mera komplicerad klassificering av kortrötter och långrötter (jfr särskilt ALDRICH-BLAKE 1930) har icke ansetts behöfvlig.

**Mykorrhiza och pseudomykorrhiza.** Svampinfekterade, högst 5 mm långa sidorötter ha räknats antingen som mykorrhizor eller som pseudomykorrhizor, beroende på om de hade mykorrhizans karakteristiska struktur med ett utbildat »Hartigs nätverk» eller pseudomykorrhizans parasitiska svampinfektion inuti cellerna.

Det finns ingen anledning antaga, att infekterade sidorötter skulle förhålla sig fysiologiskt olika infekterade äkta kortrötter. Vad långrötterna beträffar, äro dessa stundom infekterade av mykorrhizasvampar, särskilt i spetsarna, vilket dock icke upptages i tabellerna. Små knoppformiga »mykorrhizaanlag» under 0,5 mm längd medtagas ej alls i beräkningarna.

Pseudomykorrhizor äro i allmänhet lätt makroskopiskt igenkännbara men kunna stundom förväxlas med dåligt utbildade, verkliga mykorrhizor (se t. ex. fig. 12). I synnerhet gäller detta den gaffelformigt förgrenade pseudomykorrhizan, som stundom förekommer hos tall. De äro i allmänhet mörkbruna till färgen och sakna rothår, åtminstone i spetsen. I den anatomiska byggnaden karakteriseras pseudomykorrhizan därigenom, att barkcellerna icke äro hypertrofierade samt att fina hyfer, framförallt av *M. R. atrovirens* (MELIN 1917, 1923, 1925, 1927) tämligen glest genomkorsa cellerna.

Pseudomykorrhiza (MELIN 1917) är något helt annat än mykorrhiza och måste noga skiljas därifrån, vilket icke alltid skett (jfr även KELLEY 1931). Den måste å andra sidan skiljas från verkligt oinfekterade rötter, vilket icke heller alltid gjorts (jfr t. ex. MITCHELL, FINN & ROSENDAHL 1937, sid. 60). En pseudomykorrhiza bör icke såsom av dessa benämnas »uninfected root», då det just är infektionen av parasitiska svampar, som kännetecknar den. — Verkligt oinfekterade kortrötter torde enligt mina liksom enligt HATCHS & DOAKS (1933) erfarenheter icke förekomma hos barrträdsplantor i naturligt substrat.

**Olika mykorrhizatyper.** Den egentliga mykorrhizan, som konstitueras av ett stort antal olika svampar (*hymenomyceter* och *gasteromyceter*, MELIN 1936, MODESS 1939), företer mycket växlande utseende. Här användes följande typindelning, i huvudsak efter MELIN (1927).

Mykorrhiza *A* (fig. 4—19): den vanliga, ofta gaffelgreniga (hos tall) eller busklikta (hos gran) formen. Hyfsträngar saknas.

Mykorrhiza *B*: lik föregående men med pseudomykorrhizastruktur i den basala huvuddelen.

Mykorrhiza *C* (fig. 20) eller knölmykorrhiza, bildad av *Boletus*-arter (MELIN 1923) och funnen blott hos tall. Den är bildad av korta, gaffelgreniga, ofta sammanvuxna rotförgreningar och omgives av en tjock, gulgrå hyfmantel, vilkens hyfer ofta löpa ut förenade i större förband, s. k. hyfsträngar. Barkskiktet består till skillnad mot hos övriga typer vanligen av 4—5 cellager.

Mykorrhiza *D*: svamphyfer svartbruna, antingen (typ *Da*) tunna (*M. R. atrovirens*), bildande en sekundär mantel utanpå en ursprunglig mykorrhiza, eller (typ *Dn*) grövre (*M. R. nigrostrigosum*), rikligt utstrålande från ytan (jfr HATCH 1934, BJÖRKMÄN 1937).

Dessa typer, av vilka de med *C* och *D* betecknade blott förekomma sparsamt i materialet (MELIN *E*- och *F*-typer saknas alldeles), förekomma i en mängd utbildningsformer. Sålunda kunna *A*-mykorrhizorna i en jord vara genomgående tunna och helt och hållet sakna mantel, men i andra marker vara försedda med en tjock, ullig mantel (jfr t. ex. fig. 6 och 12) eller med intracellulärt förlöpande svamphyfer. Det är uppenbart, att de schematiskt urskilda typernas procentuella förekomst icke behöver vara direkt proportionell mot den fysiologiska roll, mykorrhizan spelar i en viss mark. Det vore önskvärt att erhålla en mera genomförd uppdelning av särskilt *A*-mykorrhizatyperna, men en sådan låter sig icke göra utan kännedom om de i respektive mykorrhizaform ingående svampmycelen i systematiskt hänseende.

## 2. Rötternas och mykorrhizans utbildning vid de olika försöksbetingelserna.

Huvudresultaten av undersökningen äro sammanställda i tabellerna 6—14 och fig. 24—30<sup>1</sup>. De meddelade värdena utgöra medeltal av rotlängd, mykor-

<sup>1</sup> Dessa figurer hänföra sig uteslutande till plantmaterial från växthuskulturerna. Jfr noten sid. 58.

Tab. 6. Rötternas utbildning hos 1-års tall i olika jordar utan  
Root development of 1-year pine in soil cultures without addition

	Jord Soil	Mull, eklund Mull, oak-wood		Mull, granskog, Konga Mull, spruce-wood, K.			Mull, alsumpskog (1934) Mull, alder-wood		
		N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>27</sub>
	Serie Series								
Antal undersökta plantor . . . . .		24	20	20	20	20	21	20	22
Number of seedlings examined									
Långrötter, mm per planta . . .		580	400	640	450	300	560	540	210
Long-roots to a seedling, mm									
Kortrötter per planta . . . . .		59	54	72	59	31	74	78	33
Number of short-roots to a seedling									
A-mycorrhiza, % av kortrötterna		83	55	71	80	54	55	47	7
A-mycorrhiza, % of short-roots									
B- d:o d:o		5	16	14	11	29	12	15	18
C- d:o d:o		—	—	—	—	—	—	—	—
Da- d:o d:o		2	2	—	—	—	—	—	—
Dn- d:o d:o		—	—	—	—	—	—	—	—
Pseudo- d:o d:o		10	27	15	9	17	33	38	75
Mykorrhizor A och B per planta		52	38	61	54	26	50	48	8
Mycorrhizae A and B to a seedling									

<sup>1</sup> 2-årsplantor (2-year seedlings).

Tab. 7. Rötternas utbildning hos 1-års gran i olika jordar utan  
Root development of 1-year spruce in soil cultures without addition

	Jord Soil	Mull, eklund Mull, oak-wood		Mull, granskog Konga Mull, spruce-wood, K.			Mull, alsumpskog (1934) Mull, alder-wood		
		N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>27</sub>
	Serie Series								
Antal undersökta plantor . . . . .		25	20	20	20	20	20	20	20
Number of seedlings examined									
Långrötter, mm per planta . . .		400	310	380	300	220	430	450	210
Long-roots to a seedling, mm									
Kortrötter per planta . . . . .		60	61	63	61	36	72	94	40
Number of short-roots to a seedling									
A-mycorrhiza, % av kortrötterna		69	54	84	87	75	59	41	12
A-mycorrhiza, % of short-roots									
B- d:o d:o		9	14	6	5	10	11	16	25
C- d:o d:o		—	—	—	—	—	—	—	—
Da- d:o d:o		1	6	—	—	—	—	—	—
Dn- d:o d:o		—	—	—	—	—	—	—	—
Pseudo- d:o d:o		21	26	10	8	15	30	43	63
Mykorrhizor A och B per planta		47	41	57	56	31	50	54	15
Mycorrhizae A and B to a seedling									

<sup>1</sup> 2-årsplantor (2-year seedlings).

nitratillsats (serie N<sub>0</sub>) och med olika stark nitratbevattning.  
(series N<sub>0</sub>) and with nitrate added in various amounts (series N<sub>1</sub>—N<sub>27</sub>).

Mull, bokskog Mull, beech-wood			Trädgårdsjord Garden soil				Råhumus + sand Mor + sand				
N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub> <sup>1</sup>	N <sub>0</sub>	N <sub>1</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>1</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>27</sub>	
4	11	6	5	2	2	18	15	12	10	11	
480	450	(690)	660	710	380	580	600	420	310	170	
75	69	(85)	81	109	75	96	95	48	24	15	
75	62	15	48	63	67	69	66	51	27	4	
10	12	22	20	10	17	9	13	11	17	18	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
2	4	7	—	—	—	7	6	4	2	2	
—	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—	
13	16	53	32	27	16	15	15	34	54	76	
64	51	(31)	55	80	63	75	75	30	11	3	

nitratillsats (serie N<sub>0</sub>) och med olika stark nitratbevattning.  
(series N<sub>0</sub>) and with nitrate added in various amounts (series N<sub>1</sub>—N<sub>27</sub>).

Mull, bokskog Mull, beech-wood			Trädgårdsjord Garden soil				Råhumus + sand Mor + sand				
N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub> <sup>1</sup>	N <sub>0</sub>	N <sub>1</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>1</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>27</sub>
20	20	20	18	17	20	14	20	20	20	20	20
380	280	(520)	410	320	330	280	460	310	300	220	130
84	63	(77)	62	72	99	49	80	58	51	38	15
55	46	21	46	59	69	22	57	59	61	47	9
13	13	32	11	9	10	14	8	9	13	13	17
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	12	9	—	—	—	—	7	5	6	5	2
3	6	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—
20	23	36	43	32	21	64	28	25	20	35	72
57	37	(41)	35	49	78	18	52	39	38	23	4



Tab. 8. Rötternas utbildning hos 1-års tall i olika jordar  
Root development of 1-year pine in soil cultures exposed to variously

Jord Soil	Mull, eklund Mull, oak-wood			Mull, granskog, Konga Mull, spruce- wood, K.		Mull, alsumpskog (1934) Mull, alder-wood		
	12	23	49	23	49	12	23	49
Instrålning % Radiation %								
Antal undersökta plantor . . . . . Number of seedlings examined	4	17	24	3	20	12	20	21
Långrötter, mm per planta . . . . . Long-roots to a seedling, mm	70	230	580	170	640	60	240	560
Kortrötter per planta . . . . . Number of short-roots to a seedling	13	28	59	18	72	7	49	74
A-mykorrhiza, % av kortrötterna A-mycorrhiza % of short-roots	14	41	83	45	71	—	57	55
B- d:o d:o	10	20	5	19	14	—	16	12
C- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—
Da- d:o d:o	14	—	2	2	—	—	—	—
Dn- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—
Pseudo- d:o d:o	62	39	10	34	15	100	27	33
Mykorrhizor A och B per planta Mycorrhizae A and B to a seedling	3	17	52	12	61	—	36	50

Tab. 9. Rötternas utbildning hos 1-års gran i olika jordar  
Root development of 1-year spruce in soil cultures exposed to variously

Jord Soil	Mull, eklund Mull, oak-wood				Mull, granskog, Konga Mull, spruce-wood, K.				Mull, alsumpskog (1934) Mull, alder wood			
	6	12	23	49	6	12	23	49	6	12	23	49
Instrålning % Radiation %												
Antal undersökta plantor . . . . . Number of seedlings examined	20	20	20	25	20	20	19	20	20	20	20	20
Långrötter, mm per planta . . . . . Long-roots to a seedling, mm	40	110	250	400	40	70	190	380	30	100	270	430
Kortrötter per planta . . . . . Number of short-roots to a seedling	—	27	53	60	—	19	36	63	1	20	56	72
A-mykorrhiza, % av kortrötterna A-mycorrhiza, % of short-roots	—	39	66	69	—	41	82	84	—	12	49	59
B- d:o d:o	—	4	9	9	—	4	7	6	—	10	13	11
C- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Da- d:o d:o	—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Dn- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pseudo- d:o d:o	—	55	24	21	—	55	11	10	100	78	38	30
Mykorrhizor A och B per planta Mycorrhizae A and B to a seedling	—	12	40	47	—	9	32	57	—	4	35	50

vid olika starkt ljus (instrålning, jfr noten sid. 26).  
 subdued light (percentages of the radiation in the open).

Mull, bokskog Mull, beech-wood		Trädgårdsjord Garden soil			Ca-rik mull, granskog, Omberg Mull, rich in Ca, spruce-wood			Råhumus + sand Mor + sand				Sur mull, granskog, Omberg Mull, spruce-wood, O.		
23	49	12	23	49	12	23	49	6	12	23	49	12	23	49
4	4	3	9	5	2	4	20	4	5	17	18	3	3	10
310	480	60	290	660	80	130	380	40	110	310	580	40	190	510
48	75	9	59	81	15	28	39	—	16	45	96	6	39	83
68	75	21	61	48	4	75	76	—	17	59	69	—	63	75
13	10	—	17	20	1	12	10	—	6	9	9	—	12	11
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	2	—	—	—	2	2	4	—	7	7	7	—	—	—
—	—	—	—	—	2	2	2	—	9	5	—	—	—	1
14	13	79	22	32	91	9	8	—	61	20	15	100	25	13
39	64	2	46	55	1	24	34	—	4	31	75	—	29	71

vid olika starkt ljus (instrålning, jfr noten sid. 26).  
 subdued light (percentages of the radiation in the open).

Mull, bokskog Mull, beech-wood				Trädgårdsjord Garden soil				Ca-rik mull, granskog, Omberg Mull rich in Ca, spruce-wood				Råhumus + sand Mor + sand				Sur mull, granskog, Omberg Mull, spruce-wood, O.			
6	12	23	49	6	12	23	49	6	12	23	49	6	12	23	49	6	12	23	49
21	17	20	20	20	20	20	18	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20
20	80	230	380	30	100	270	410	30	70	180	300	40	130	220	460	30	90	260	440
—	16	50	84	1	18	78	62	1	15	46	54	1	15	43	80	—	14	47	95
—	12	40	55	—	14	46	46	—	55	82	80	—	30	59	57	—	44	68	80
—	11	14	13	—	9	13	11	—	12	8	7	—	12	14	8	—	15	13	8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	4	4	9	—	—	—	—	—	1	3	4	—	—	6	7	—	—	—	—
—	5	5	3	—	—	—	—	—	1	2	3	—	—	—	—	—	—	1	—
—	68	37	20	100	77	41	43	100	31	5	6	100	58	21	28	—	41	18	12
—	4	27	57	—	4	46	35	—	10	41	47	—	6	31	52	—	8	38	84

Tab. 10. Rötternas utbildning hos 1-års tall i olika jordar vid 76 % ljus (instrålning, jfr noten sid. 26).

Root development of 1-year pine in soil cultures at 76 % radiation.

Jord Soil	Mull, eklund Mull, oak-wood	Mull, granskog, Konga Mull, spruce- wood, K.	Mull, al- sumpskog (1934) Mull, alder-wood	Mull, bokskog Mull, beech-wood	Träd- gårdsjord Garden soil	Råhumus + sand Mor + sand
Antal undersökta plantor.....	20	21	20	20	20	20
Number of seedlings examined						
Långrötter, mm per planta.....	240	280	230	220	170	280
Long-roots to a seed- ling, mm						
Kortrötter per planta Number of short-roots to a seedling	44	47	45	57	30	42
<i>A</i> -mykorrhiza, % av kortrötterna.....	65	67	35	71	55	68
<i>A</i> -mycorrhiza, % of short-roots						
<i>B</i> - d:o	14	17	21	10	12	10
<i>C</i> - d:o	—	—	—	—	—	1
<i>Da</i> - d:o	4	—	—	5	—	7
<i>Dn</i> - d:o	—	—	—	2	—	2
Pseudo- d:o	17	16	44	12	33	12
Mykorrhizor <i>A</i> och <i>B</i> per planta.....	35	39	25	46	20	33
Mycorrhizae <i>A</i> and <i>B</i> to a seedling						

rhiza-förekomst och -täthet på rötterna för de enskilda försöksleden i de olika försöksserierna. Oberoende av spridningen kring medeltalen (som här icke anges) torde dessa dock giva en riktig föreställning om tendenserna till starkare eller svagare rot- och mykorrhizabildning under de olika försöksbetingelserna. De till mykorrhizor omvandlade kortrötternas förekomst anges dels i procent av hela antalet kortrötter inom samma försöksled («mykorrhiza-procenten») — varmed avses summan av procenttalen *A*- och *B*-mykorrhizor, vilka spela den dominerande rollen bland de förekommande kortrotstyperna — dels även i antal *A*- och *B*-mykorrhizor i medeltal per planta («mykorrhizaantalet»). I det följande användes mykorrhizaprocenten framförallt, då det är fråga om betingelserna för mykorrhizabildningen, medan mykorrhizaantalet användes, då det t. ex. gäller en jämförelse mellan skottets och mykorrhizas utveckling.

I den följande beskrivande texten skildras under *J* försöksjordens, under *N* kvävetillsatsens (nitratbevattningens) och under *L* ljusets inverkan, under *NL* den kombinerade inverkan av kvävenäring och ljus samt slutligen under *Ö* inverkan av en örtvegetation (*Aegopodium* och *Scrophularia*) uppdragen tillsammans med försöksplantorna.

Tab. II. Rötternas utbildning hos 1-års gran i olika jordar vid 7—8 % och 76 % ljus (instrålning, jfr noten sid. 26).

Root development of 1-year spruce in soil cultures at 7—8 % radiation and 76 % radiation.

Jord Soil	Mull, eklund		Mull, gran- skog, Konga		Mull, alsump- skog (1934)		Mull, bok- skog		Träd- gårds- jord Garden soil		Råhu- mus + sand Mor + sand	
	Mull, oak-wood		Mull, spruce- wood, K.		Mull, alder-wood		Mull, beech- wood					
	7—8	76	7—8	76	7—8	76	7—8	76	7—8	76	7—8	76
Antal undersökta plantor Number of seedlings exam- ined	20	20	20	20	20	20	20	20	21	20	20	20
Långrötter, mm per planta . . . . . Long-roots to a seedling, mm	30	310	20	280	20	290	30	270	30	210	30	170
Kortrötter per planta . . Number of short-roots to a seedling	—	60	1	52	1	54	—	89	—	82	1	27
A-mykorrhiza, % av kortrötterna . . . . . A-mycorrhiza, % of short- roots	—	64	—	88	—	62	—	53	—	40	—	54
B- d:o	—	14	—	5	—	10	—	17	—	10	—	7
C- d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Da- d:o	—	2	—	—	—	—	—	3	—	—	—	4
Dn- d:o	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Pseudo- d:o	—	20	100	7	100	28	—	26	100	50	100	35
Mykorrhizor A och B per planta . . . . . Mycorrhizae A and B to a seedling	—	47	—	48	—	39	—	62	—	41	—	16

## Rotlängd och förgrening.

J. I alla försöksjordarna voro rötterna både hos tall och gran vid tillräckligt starkt ljus väl utvecklade och rikligt förgrenade, åtminstone i icke nitratbevattnade krukor.

N. Vid nitratbevattning avtog i regel rotlängden och förgreningen kraftigt hos både tall och gran (tab. 6 och 7). Vid hög kvävetillsats (serierna N<sub>9</sub> och N<sub>27</sub>) blevo rötterna grövre och kortare samt ofta påfallande klubbformigt ansvällda i spetsarna (fig. 1 och 22), mera utpräglad hos tall än hos gran. I serie N<sub>27</sub> i råhumusen förekommo mycket sällan sidorötter över 1 cm långa. Vid extremt hög kvävetillförsel (serie N<sub>81</sub>, 1935, mull från alsumpskogen) voro rötterna alldeles ogrenade.

L. I skuggkulturer var rotsystemet svagt och föga förgrenat (tab. 8 och 9), och rötterna blevo mycket spensliga. Vid 12 % ljus utvecklades ofta blott en eller ett par sidorötter i rotsystemets äldsta delar. Vid 6 % ljus fingo plan-

Tab. 12. Rötternas utbildning hos 1-års tall i mull från alsumpskog (1935) vid olika starkt ljus (instrålning, jfr noten sid. 26), dels utan nitratillsats (serie N<sub>0</sub>), dels med olika stark nitratbevattning.

Two-factor (1935) experiment using alder-wood mull. Root development of 1-year pine in variously subdued light, without addition to the soil (series N<sub>0</sub>) or with nitrate added in various amounts (series N<sub>3</sub>—N<sub>81</sub>).

Instrålning % Radiation %	12			23			49			
	Serie. Series			Serie. Series			Serie. Series			
	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>81</sub>
Antal undersökta plantor..... Number of seedlings examined	20	19	20	20	20	20	20	20	20	2
Långrötter, mm per planta..... Long-roots to a seedling, mm	120	40	60	240	230	230	360	320	310	140
Kortrötter per planta..... Number of short-roots to a seedling	19	4	7	37	39	41	44	45	60	24
A-mykorrhiza, % av kortrötterna A-mycorrhiza, % of short-roots	4	—	—	64	13	3	68	60	28	—
B- d:o d:o	6	—	—	12	9	8	13	14	18	—
C- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Da- d:o d:o	—	—	—	1	—	—	—	—	4	—
Dn- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pseudo- d:o d:o	90	100	100	23	78	89	19	26	50	100
Mykorrhizor A- och B- per planta Mycorrhizae A- and B to a seedling	2	—	—	28	9	5	36	33	28	—

Tab. 13. Rötternas utbildning hos 1-års gran i mull från alsumpskog (1935) vid olika starkt ljus (instrålning, jfr noten sid. 26), dels utan nitratillsats (serie N<sub>0</sub>), dels med olika stark nitratbevattning

Two-factor (1935) experiment using alder-wood mull. Root development of 1-year spruce in variously subdued light, without addition to the soil (series N<sub>0</sub>) or with nitrate added in various amounts (series N<sub>3</sub>—N<sub>81</sub>).

Instrålning % Radiation %	6			12				23			49		
	Serie. Series			Serie. Series				Serie. Series			Serie. Series		
	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>81</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>	N <sub>0</sub>	N <sub>3</sub>	N <sub>9</sub>
Antal undersökta plantor Number of seedlings examined	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Långrötter, mm per planta Long-roots to a seedling, mm	30	30	30	80	50	70	50	140	130	140	210	200	170
Kortrötter per planta..... Number of short-roots to a seedling	1	—	—	21	9	12	1	24	26	22	31	29	30
A-mykorrhiza, % av kortrötterna..... A-mycorrhiza, % of short-roots	—	—	—	13	—	—	—	58	20	8	59	59	41
B- d:o d:o	—	—	—	8	—	—	—	9	6	6	9	10	10
C- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Da- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	1
Dn- d:o d:o	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pseudo- d:o d:o	100	—	—	79	100	100	100	33	74	84	32	30	48
Mykorrhizor A och B per planta..... Mycorrhizae A and B to a seedling	—	—	—	4	—	—	—	16	7	3	21	20	15



Fig. 1. Klubblikt ansvällda sidorötter hos ettårs tall ur kultur med hög nitrattillsats. Mull från granskog, Konga, serie N<sub>9</sub>, 49 % ljus. 3 × 1.

Claviformly swollen lateral roots of 1-year pine from a culture with a high nitrate addition (× 3). Mull, spruce-wood, K., series N<sub>9</sub>, 49 % radiation.

torna vanligen endast en svag huvudrot utan sidorötter (fig. 2); likaså ofta vid 7—8 % ljus (i skuggan av ekbeståndet).

NL. Vid 49 och 23 % ljus var rotlängden per planta i medeltal ungefär densamma vid olika nitrattillsats upp till serie N<sub>9</sub>. Vid 12 % ljus fingo tallplantorna betydligt kortare rötter vid hög än vid låg kvävetillsats (tab. 12).

#### Rothår.

J. Hos tall förekommo rothår i regel synnerligen sparsamt och saknades stundom nästan fullständigt, särskilt i mull från eklunden, granskogsmullen från Konga samt trädgårdsjorden. I mull från alsumpskogen hade endast yngre sidorötter av tall rothår. Granrötterna saknade aldrig helt rothår, men dessa voro ingenstädes särskilt talrika.

N. Vid nitratbevattning blevo i regel rothåren rikligare, i varje fall hos gran, i serie N<sub>27</sub> dock åter mindre talrika.

L. Vid svagare ljus blevo rothåren betydligt flera hos både tall och gran. Särskilt rikligt förekommo rothår hos granplantor vid 6—12 % ljus.

NL. I nitratbevattnade skuggkulturer voro rothåren ännu talrikare än vid kvävetillförsel eller beskuggning var för sig (fig. 3).

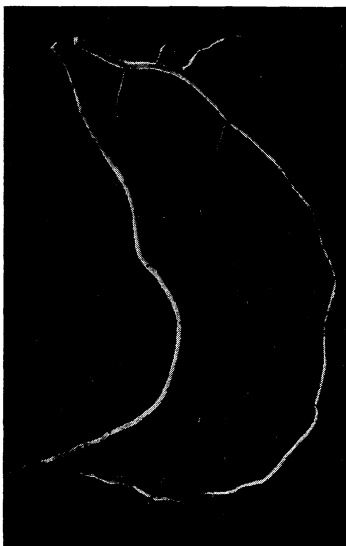


Fig. 2. Två rotsystem av ettårs gran vuxen vid mycket svag belysning. T. h. det bäst utvecklade rotsystemet av 20 plantor. Råhumus + sand, serie  $N_0$ , 6 % ljus.  $1,5 \times 1$ .  
Root systems of two 1-year spruce seedlings grown under very faint radiation ( $\times 1.5$ ). To the right, the best developed root system of 20 seedlings. Mor + sand, series  $N_0$ , 6 % radiation.

### Kortrötternas utbildning.

*J.* Såsom förut nämnts, voro kortrötterna vanligen enkla eller endast obetydligt förgrenade, hos tall oftast mer förgrenade än hos gran. De förekommo i regel talrikast på de äldre sidorötternas basala delar, där de stundom, särskilt i bokskogsmullen, bildade verkliga »nystan» (fig. 10). Kortrötterna voro i alla jordar till större delen omvandlade till mykorrhizor av olika typer och utseende.

*N.* Vid nitratbevattning blevo mykorrhizorna genomgående färre; utom i granskogsmullen från Konga, trädgårdsjorden och råhumusen, där de åtminstone procentuellt visade någon tendens att öka hos såväl tall som gran. I serierna  $N_9$  och  $N_{27}$  uppträdde endast ett fåtal mykorrhizor (jfr tab. 6 och 7).

*L.* Vid 23 % ljus var kortrotsutbildningen och förekomsten av *A*- och *B*-mykorrhizor i stort sett densamma som vid 49 och 76 % ljus i alla försöksjordarna. I mull från ek-lunden och granskogsmullen från Konga var

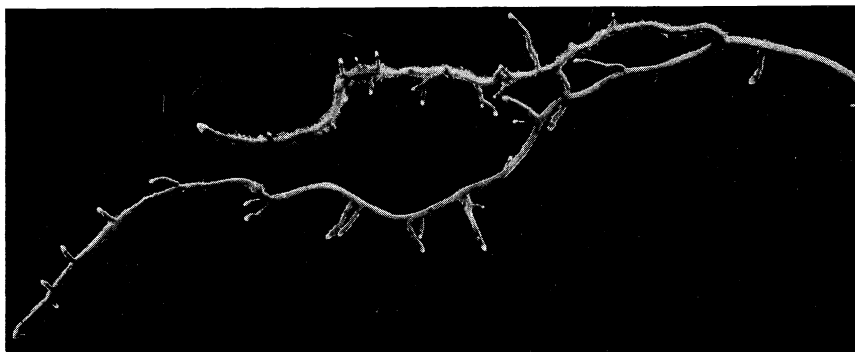


Fig. 3. Rotsystem av ettårs gran vuxen i mull från alsumpskog med hög nitrat-tillsats (serie  $N_9$ ) vid 23 % ljus. Sidoroten har rothår, huvudroten icke. Alla kortrötter äro pseudomykorrhizor.  $2 \times 1$ . (1935).

Root system of 1-year spruce grown in mull from alder-wood with large addition of nitrate (series  $N_9$ ) at 23 % radiation ( $\times 1.5$ ). The lateral root has root-hairs, the main root has none. All short-roots are pseudomycorrhizae. (1935).

Tab. 14. Rötternas utbildning i mull från eklund hos 1- och 4-års gran tillsammans med *Aegopodium* vid 7—8 % samt med *Aegopodium* och *Scrophularia* vid 76 % ljus (instrålning, jfr noten sid. 26).

Root development of 1-year and 4-year spruce grown in mull from oak-wood together with *Aegopodium* at 7—8 % radiation and together with *Aegopodium* and *Scrophularia* at 76 % radiation.

Ålder Age of seedlings	1 år 1 year		4 år 4 years
	Instrålning % Radiation, %	7—8	76
Antal undersökta plantor . . . . . Number of seedlings examined	20	20	8
Långrötter, mm per planta . . . . . Long-roots to a seedling, mm	30	70	80
Kortrötter per planta . . . . . Number of short-roots to a seedling	—	10	18
Mykorrhizor A och B per planta Mycorrhizae A and B to a seedling	—	2	3

dock mykorrhizaprocenten hos tall vid 23 % ljus anmärkningsvärt låg (tab. 8). Vid 12 % ljus var mykorrhizabildningen mycket svag i alla försöksjordarna såväl procentuellt som per planta eller längdenhet långrot (tab. 8 och 9, fig. 30). I mull från alsumpskogen förekom vid 12 % ljus ingen A- eller B-mykorrhiza hos tall. Vid 6 % ljus, då endast granplantor kunde bli vid liv (även några tallplantor i råhumusen), uppträdde icke mykorrhiza i någon jord och stundom överhuvud taget icke några kortrötter alls (tab. 9, jfr fig. 2). Detsamma var fallet vid 7—8 % ljus (i skuggan av ekbeståndet).

NL. Vid nitratbevattning blevo mykorrhizorna särskilt få vid 12—23 % ljus. Jfr tab. 12 och 13.

Ö. Vid samkultur av gran och kraftigt skuggande *Aegopodium podagraria* och *Scrophularia nodosa* vid 76 % ljus ovanför örtmattan voro rotsystemen starkt förkrympta och hade mycket få mykorrhizor (tab. 14). Vid 7—8 % ljus (i skuggan av ekbeståndet) voro kortrötterna lika (få och dåligt utvecklade) såväl med som utan *Aegopodium* (tab. 11 och 14).

### Mykorrhiza A och B.

J. Dessa mykorrhizatyper uppträdde vanligen i habituellt olika former, specifika för de olika försöksjordarna.

I mull från eklunden hade den allmännast förekommande mykorrhizatypen en tämligen tunn (10—20  $\mu$ ), ljusbrun mantel (fig. 4) av 3—5  $\mu$  tjocka hyfer med pariga levande cellkärnor, 2—3  $\mu$  i diameter. Hyfmanteln fortsattes av ett inåt avtunnat, enskiktat Hartigs nät med celler av samma utseende som i manteln. Barkcellernas kärnor voro i medeltal 12  $\times$  14  $\mu$  i diameter, mot ytan något mindre än närmast pericykeln.





Fig. 4. Typiska gaffelmykorrhizor av *A*-typ hos ettårs tall. Nedtill t. h. en mykorrhiza med tjock, mörkbrun, nästan glänsande mantel. Mull från eklund, serie  $N_0$ , 49 % ljus.  $10 \times 1$ .

Typical forked mycorrhiza of 1-year pine ( $\times 10$ ). On the right at the bottom a mycorrhiza with a thick, dark-brown, glabrous fungal mantle. Mull from oak-wood, series  $N_0$ , 49 % radiation.

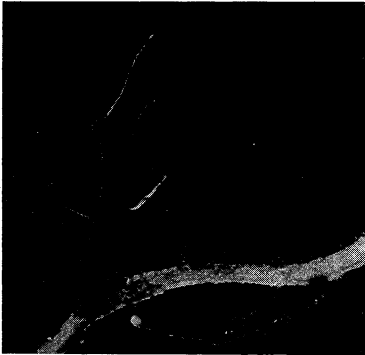


Fig. 5. *A*-mykorrhizor hos ettårs gran, den övre med kraftig, mörkbrun mantel, den undre utan mantel. Mull från eklund, serie  $N_3$ , 49 % ljus.  $10 \times 1$ .

*A*-mycorrhizae from 1-year spruce ( $\times 10$ ). The upper one has a stout, dark-brown fungal mantle, the lower no mantle. Mull from oak-wood, series  $N_3$ , 49 % radiation.

Hos några plantor förekom en annan *A*-mykorrhizatyp av karakteristiskt utseende med tjock ( $40-60\mu$ ), mörkbrun, nästan glänsande mantel (fig. 4 och 5) av grova ( $7-10\mu$ ) hyfer med pariga kärnor. Det intercellulära nätverket var bäst utbildat närmast manteln, enskiktat, betydligt smalare än mantelns hyfer ( $4-6\mu$ ) och inåt hastigt avtagande i tjocklek, såsom hos alla *A*-mykorrhizor i denna mulltyp. Typen har förut avbildats (BJÖRKMÄN 1937, fig. 42).

Mykorrhiza av ektendotrof typ förekom ej.

I mull från granskogen, Konga klint, förekom hos både tall och gran dels en mörkbrun form med  $20-30\mu$  tjock mantel, dels en form med karakteristisk tjock, gråvit mantel.

Den förra formen hade ett regelbundet, tämligen tunt ( $2-4\mu$ ) nätverk utbildat mellan cellerna, oftast ända in till centralcykliderna. Intracellulär infektion har iakttagits

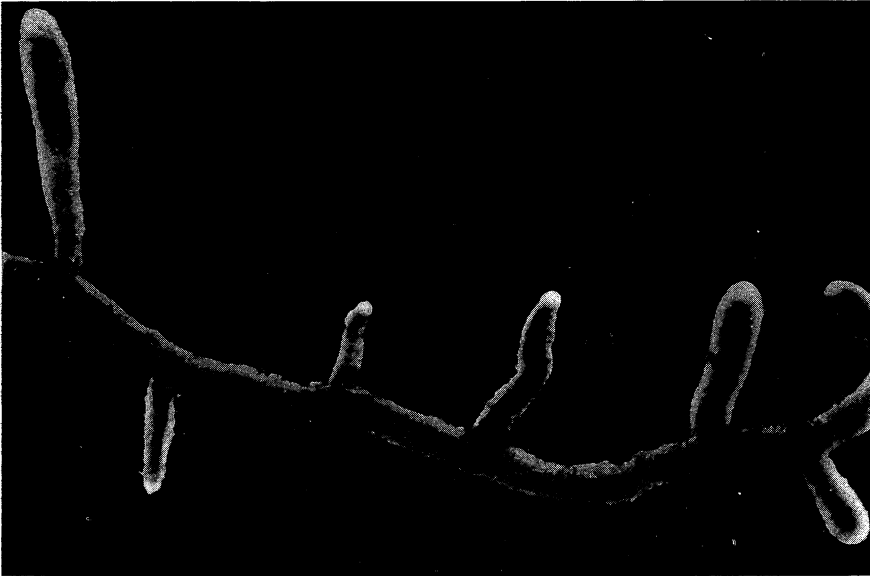


Fig. 6. *A*-mykorrhizor med tjock, gråvit mantel hos ettårs tall. Mull från granskog, Konga, serie N<sub>3</sub>, 49 % ljus. 10 × 1.

*A*-mykorrhizae from 1-year pine with a thick, greyish-white fungal mantle (× 10). Mull from spruce-wood, K., series N<sub>3</sub>, 49 % radiation.

men var blott obetydlig och lokalt utbildad. Kärnorna i barkcellerna voro alltid levande, 8—10  $\mu$  i diameter.

Den andra *A*-mykorrhizatypen (fig. 6) hade en vit-gråvit, 40—80  $\mu$  tjock mantel av tätt hopfiltade, 4—7  $\mu$  tjocka hyfer och påminde starkt om en typ i bokskogsmullen från Maltesholm och även om en mykorrhizaform med vit, starkt utvecklade mantel i den Ca-rika granskogsmullen från Omberg (jfr fig. 13). Ett kraftigt, inåt tunnare intercellulärt nätverk var alltid utbildat i barkens yttre delar. Intracellulär infektion observerades icke.

Hos gran voro mykorrhizorna genomgående sämre utvecklade än hos tall.

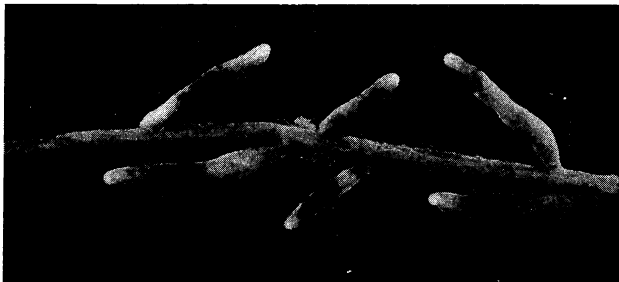


Fig. 7. *A*-mykorrhizor med tunn mantel hos ettårs tall. Mull från alsumpskog, serie N<sub>0</sub>, 76 % ljus. 10 × 1. (1934).

*A*-mykorrhizae with thin fungal mantle (× 10). From 1-year pine in mull from alder-wood, series N<sub>0</sub>, 76 % radiation. (1934).

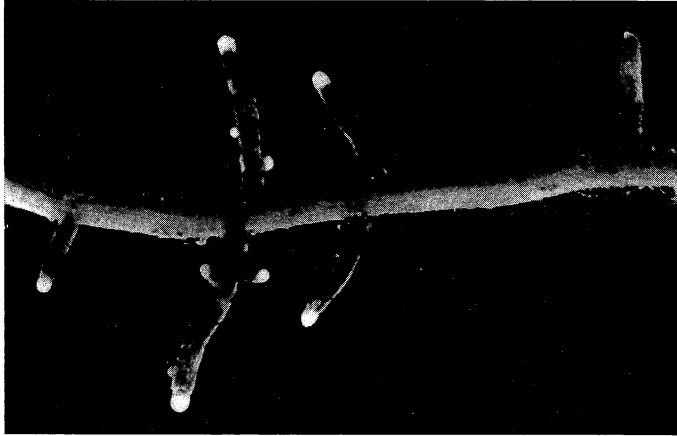


Fig. 8. *A*-mykorrhizor med tunn mantel hos ettårs gran. Mull från alsumpskog, serie N<sub>0</sub>, 23 % ljus. 10 × 1. (1934).

*A*-mycorrhizae with thin fungal mantle (× 10). From 1-year spruce in mull from alder-wood, series N<sub>0</sub>, 23 % radiation. (1934).

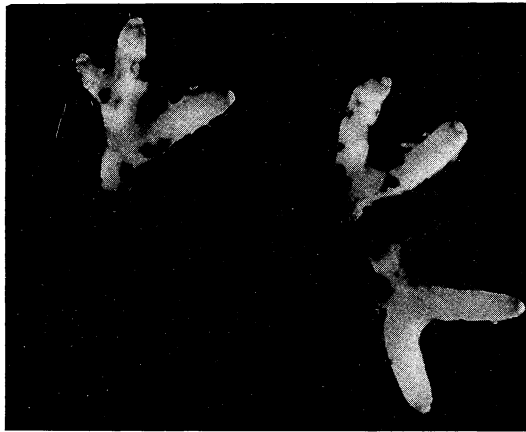


Fig. 9. *A*-mykorrhizor med ljusgul, lucker mantel hos ettårs tall. Mull från alsumpskog, serie N<sub>0</sub>, 49 % ljus. 10 × 1. (1934).

*A*-mycorrhizae with loose, light-yellow fungal mantle (× 10). From 1-year pine in mull from alder-wood, series N<sub>0</sub>, 49 % radiation. (1934).

I mull från alsumpskogen var den allmännaste typen mörkbrun till färgen och vanligen ogrenad (fig. 7 och 8) med tämligen tunn mantel ( $5-20\mu$ ) samt ett  $4-6\mu$  tjockt, inåt något tunnare, enskiktat nätverk. Kärnorna i primära barkens celler voro alltid levande. En svag intracellulär infektion iaktogs hos några mykorrhizor från tall vid 76 % ljus och där endast i de yttre barkcellerna, vilkas kärnor alltid syntes vara levande men ofta lågo excentriskt, undanträngda av intill  $9\mu$  tjocka hyfer.

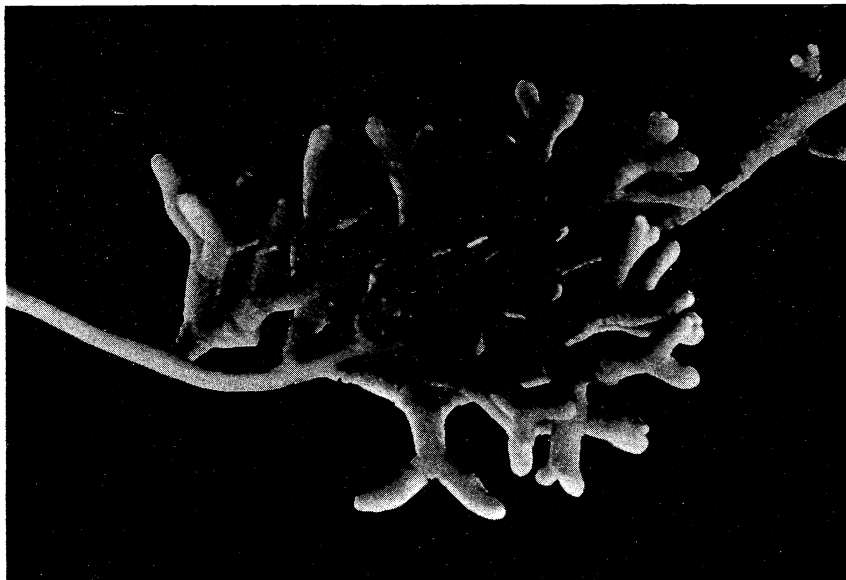


Fig. 10. Optimalt utvecklade gaffelgrenade *A*-mykorrhizor hos ettårs tall. Mull från bokskog, serie N<sub>0</sub>, 76 % ljus. 10 × 1.  
Optimally developed forked *A*-mycorrhizae from 1-year pine (× 10). Mull from beech-wood, series N<sub>0</sub>, 76 % radiation.



Fig. 11. Typiska *A*-mykorrhizor hos ettårs gran. Mull från bokskog, serie N<sub>0</sub>, 76 % ljus. 10 × 1.  
Typical *A*-mycorrhizae: from 1-year spruce (× 10). Mull from beech-wood, series N<sub>0</sub>, 76 % radiation.

Ofta förekom hos tall, särskilt hos 2-årsplantor och vanligen strax under markytan, en i regel kraftigt förgrenad mykorrhiza med lucker, ljusgul, 20—50  $\mu$  tjock mantel (fig. 9). Det Hartigska nätverket var utbildat endast i primära barkens yttre cellager, och intracellulär infektion syntes icke alls förekomma. Mykorrhizor av denna typ voro omspunna av luckert hopfildade, 2—4  $\mu$  tjocka, septerade hyfer. De voro ofta greniga och alltid rikligt försedda med söljor (»Schnallen»).

I mull från bokskogen förekom allmännast i synnerhet hos tall en vanligen rikligt förgrenad mykorrhiza med ljusbrun mantel (20—30  $\mu$ ) och från denna utgående enskiktat Hartigs nätverk, närmast manteln 4—5  $\mu$  och längre inåt centralcylindern endast 2—3  $\mu$  tjockt (fig. 10 och 11). Barkcellernas kärnor voro i medel-

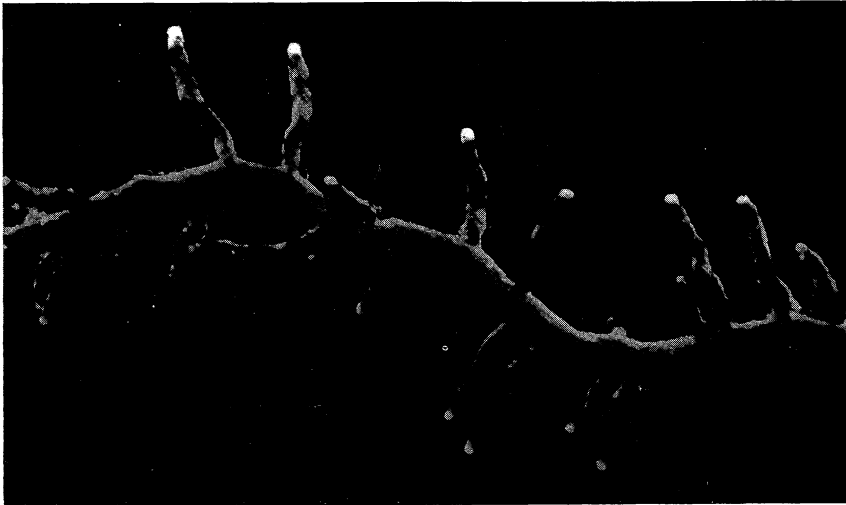


Fig. 12. Mörkbruna *A*-mykorrhizor utan eller med ytterst obetydlig hyfmantel hos ettårs gran. Trädgårdsjord, serie N<sub>3</sub>, 49 % ljus. 10 × 1.

Dark-brown *A*-mycorrhizae with or without very thin fungal mantle ( $\times 10$ ). From 1-year spruce in garden soil, series N<sub>3</sub>, 49 % radiation.

tal 10 × 12  $\mu$  i diameter. En annan typ hade en tämligen tjock (20—40  $\mu$ ) gulvit mantel av kompakt hopfildade hyfer. Intracellulär infektion observerades icke.

I trädgårdsjorden voro *A*- och *B*-mykorrhizorna mörkbruna till färgen och hade en ytterst obetydlig hyfmantel eller saknade dylik helt och hållet (fig. 12). Det Hartigska nätverket var tämligen väl utvecklat, enskiktat och vanligen tunt (3—5  $\mu$ ) samt bestående av hyalina celler med tämligen stora, pariga kärnor. Intracellulär infektion av mykorrhizabildande svampar iaktogs icke. Barkcellerna voro icke så hypertrofierade och avrundade som hos bättre utvecklade *A*-mykorrhizor. De hade stora kärnor, i medeltal 11 × 13  $\mu$ , något mindre i det yttersta cellagret än i de inre.

I den Ca-rika mulden från granskogen på Omberg förekommo tre helt olika typer av *A*- och *B*-mykorrhiza. Den allmännaste var mörkbrun och alltid ogrenad hos såväl tall som gran. Den hade en mycket tunn (intill 10  $\mu$ ) mantel utan utstrålande hyfer (fig. 13). Ett enskiktat, högst c:a 5  $\mu$  tjockt nätverk



Fig. 13. Vitgrå *A*-mykorrhizor med tjock mantel och mörkbruna utan mantel hos ettårs gran. Ca-rik mull från granskog på Omberg, serie N<sub>0</sub>, 23 % ljus. 10 × 1.  
*A*-mycorrhizae of two types from 1-year spruce: whitish-grey with thick fungal mantle and dark-brown without mantle (× 10). Mull rich in Ca from spruce-wood, series N<sub>0</sub>, 23 % radiation.



Fig. 14. *A*-mykorrhiza hos ettårs tall, där spetsen till synes växer genom hyfmanteln. Ca-rik mull från granskog på Omberg, serie N<sub>0</sub>, 23 % ljus. 10 × 1.  
*A*-mycorrhiza from 1-year pine (× 10). The apex seems to push through the fungal mantle. Mull rich in Ca from spruce-wood, series N<sub>0</sub>, 23 % radiation.

var alltid utbildat men upphörde vanligen omkring de innersta cellerna. Antydning till intracellulär infektion observerades i det yttersta barkcellskiktet hos kortrötter av tall vid 49 och 23 % ljus.

Den näst vanligaste typen (fig. 13) överensstämde nära med de förut omtalade typerna i granskogsmullen från Konga klint och bokskogsmullen. Den hade en lätt lossnande, ljusgrå, 50—100  $\mu$  tjock hyfmantel och nästan undantagslöst ett smalare basparti utan eller med ytterligt tunn mantel av samma slag som hos de dominerande mörkbruna *A*-mykorrhizorna. Fig. 14 visar ett fall, då en kortrot

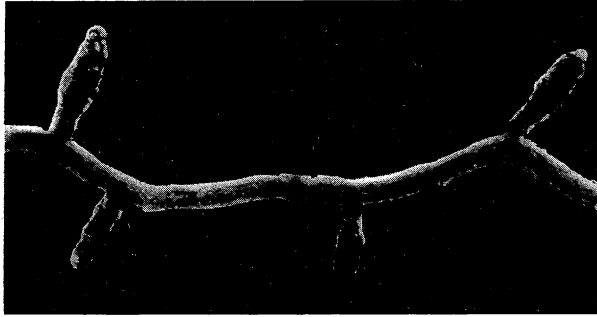


Fig. 15. Mörkbruna ektendotrofa *A*-mykorrhizor hos ettårs tall. Ca-rik mull från granskog på Omberg, serie N<sub>0</sub>, 49 % ljus. 10 × 1.  
Dark-brown ectendotrophic *A*-mycorrhizae from 1-year pine (× 10). Mull rich in Ca from spruce-wood, series N<sub>0</sub>, 49 % radiation.



Fig. 16. Längdsnitt genom ektendotrof *A*-mykorrhiza utan mantel (centralcyllindern nedtill) hos ettårs tall. Kraftiga intracellulära hyfer och hyffragment jämte väl utbildat intercellulärt nätverk. Ca-rik mull från granskog på Omberg, serie N<sub>0</sub>, 49 % ljus. 435 × 1.  
Longitudinal section through ectendotrophic *A*-mycorrhiza without mantle (× 435). Stout intracellular hyphae and fragments of hyphae, and well-developed intercellular network. From 1-year pine in mull rich in Ca from spruce-wood, series N<sub>0</sub>, 49 % radiation.

synes ha växt vidare genom en färdigbildad, tjock hyfmantel (jfr MASUI 1926). Dessa mykorrhizor voro i allmänhet ogrenade, någon gång med en eller ett par sidogrenar (fig. 13). I sitt tjockare parti hade de regelbundet ett väl utbildat, enskiktat intercellulärt nätverk ( $4-6 \mu$ ), bestående av 2-kärniga (diam.  $2 \mu$ ), vanligen inåt avsmalnande hyfer. Barkcellernas kärnor voro  $13-15 \mu$  i diameter. Intracellulär infektion iakttoogs aldrig.

En tredje mykorrhizatyp var mörkbrun till färgen, alltid relativt kort och betydligt tjockare än den dominerande bruna typen. Ytan syntes i svag förstoring skrovlig, ofta liksom gropig (fig. 15, jfr fig. 17). Manteln var  $5-20 \mu$  tjock. Ett vanligen enskiktat Hartigs nätverk av  $5-8 \mu$  tjocka hyfer förekom omkring de yttre barkcellerna och inåt ända till centralcylindern. Det mest utmärkande för typen var, att alla primära barkens celler ända in till endodermis voro fyllda av intracellulära hyfer av samma slag som i det Hartigska nätet, men ofta betydligt grövre (intill  $12 \mu$ ; fig. 16). De intracellulära, 2-kärniga hyferna (kärnor intill  $4 \mu$ ) utfyllde oftast helt och hållet cellerna, vilkas kärnor ( $7-10 \mu$ ) lågo excentriskt eller voro degenererade. Hyferna voro pärlbandslikt insnörda och syntes oftast vara fragmenterade med runda eller oregelbundet elliptiska blåsor. I en del barkceller syntes inga blåsor utan endast en strukturlös massa, som fyllde cellerna. Denna mykorrhizatyp var vanlig just i den föreliggande försöksserien men uppträdde fullt utbildad endast hos tallplantor.

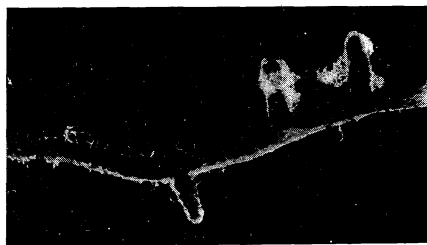


Fig. 17. Unga, ogrenade, mörkbruna *A*-mykorrhizor hos ettårs tall. Råhumus + sand, serie  $N_0$ , 49 % ljus.  $10 \times 1$ .

Young, not branched, dark-brown *A*-mycorrhizae from 1-year pine ( $\times 10$ ). Mor + sand, series  $N_0$ , 49 % radiation.

I råhumusen voro alla *A*- och *B*-mykorrhizor av habituellt samma typ. De voro mörkbruna till färgen, i regel tämligen korta (fig. 17), på ytan ofta ojämn med  $10-30 \mu$  tjock mantel av  $2-4 \mu$  tjocka, 2-kärniga hyfer, vilka inåt övergingo i ett likaledes parkärnigt nätverk, som blev tunnare inåt centralcylindern. En del av dessa mykorrhizor voro typiska ektotrofa *A*-mykorrhizor, men rätt många visade sig vid mikroskopisk undersökning vara lika utpräglat ektendotrofa mykorrhizor som den nyss beskrivna (tredje) typen i den Ca-rika granskogsmullen från Omberg. Grova hyfer från manteln inträngde i cellerna och utfyllde dem, så att cellkärnorna kommo att ligga excentriskt och härvid syntes degenerera. Hyferna inuti cellerna voro i allmänhet pärlbandslikt insnörda och framträdde på snitt såsom intill  $10 \mu$  tjocka, parkärniga blåsor (jfr MELIN 1923, Taf. I, Fig. 5 och 6).



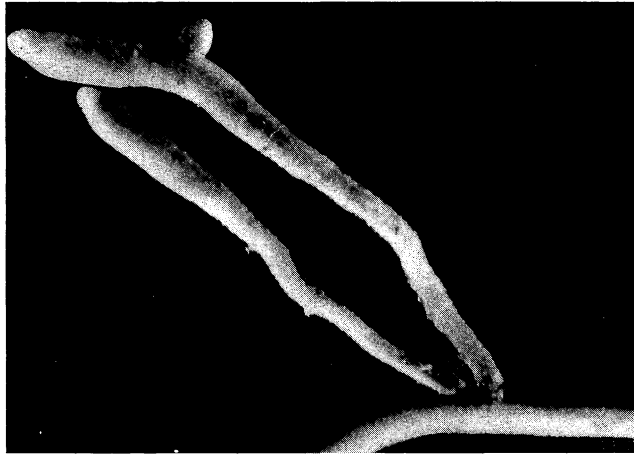


Fig. 18. Av mykorrhizasvampar infekterade, i spetsen ansvällda, sidorötter av ettårs tall, av typiskt utseende vid hög nitrattillsats. Mull från alsumpskog, serie N<sub>27</sub>, 49 % ljus. 10 × 1. (1934).

Lateral roots of 1-year pine, swollen at apices, with typical appearance with high nitrate addition, infected by mycorrhizal fungi (× 10). Mull from alder-wood, series N<sub>27</sub>, 49 % radiation. (1934).

I vissa celler torde verklig fragmentering ha inträtt, ty blåsorna syntes ligga skilda från varandra. Det Hartigska hyfnätet var mycket ofta 2—3-skiktat med intill 10  $\mu$  tjocka celler. Denna ektendotrofa typ förekom talrikast hos tall. Hos gran iaktogs intracellulär infektion blott i undantagsfall (vid 49 % ljus), men då alltid svagt utbildad. För övrigt överensstämde mykorrhizorna hos gran till utseende och byggnad fullständigt med tallens.

I den sura mullen från granskogen på Omberg förekommo samma typer som i den Ca-rika granskogsmullen. Den smala, mörkbruna typen var mera dominerande, den tjockmantlade mindre vanlig. Ektendotrof mykorrhiza förekom endast i undantagsfall.

N. Inverkan av nitratbevattning på förekomsten av olika *A*- och *B*-mykorrhizatyper kunde skönjas i några fall. Vid stark nitrattillsats (serie N<sub>3</sub>) förekom den gråvita typen i granskogsmull från Konga särskilt rikligt. I råhumusen var mykorrhiza med intracellulär infektion sparsam (serie N<sub>9</sub>) eller saknades helt (serie N<sub>27</sub>). I mull från alsumpskogen förekom vid stark nitrattillsats en särskild mykorrhizatyp (fig. 18 och 19) ofta med en lucker, ljusgul hyfmantel omkring de ansvällda sidorötterna och kortrötterna. Till manteln, vari sannolikt samma hyfer ingå som i den förut beskrivna gula mykorrhizan i denna jord, ansluter sig ett hyfnät mellan de yttersta barkcellerna. I andra jordar kunde ingen anatomisk eller annan skillnad påvisas mellan mykorrhizatyperna i krukor med och utan kvävetillförsel.

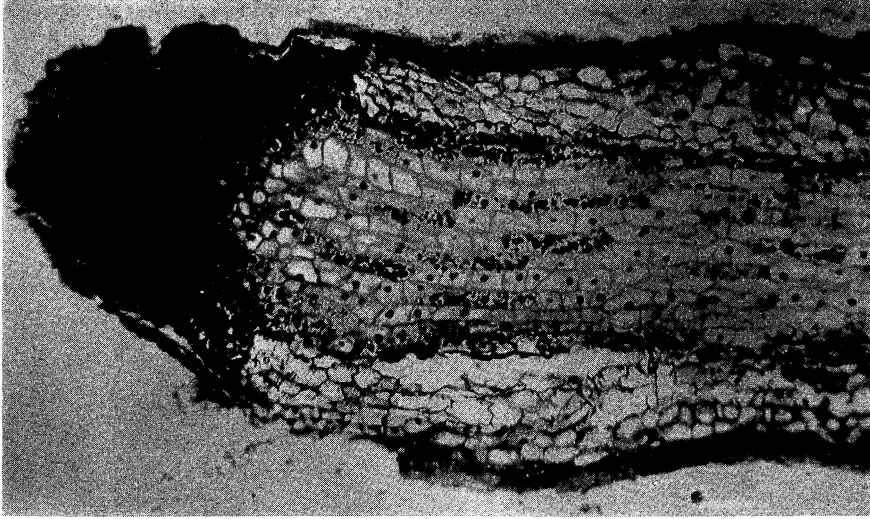


Fig. 19. Längdsnitt genom klubblikt ansvälld, infekterad långrotsspets av ettårs tall ur kultur med hög nitrattillsats. Mull från alsumpskog, serie N<sub>27</sub>, 49 % ljus. 75 × I. (1934).

Longitudinal section through the claviformly swollen infected apex of a long-root of 1-year pine from a culture with a high nitrate addition (× 75). Mull from alder-wood, series N<sub>27</sub>, 49 % radiation. (1934).

*L.* Oberoende av belysningen hade i allmänhet de förekommande mykorrhizatyperna samma utseende och anatomiska byggnad. Den intracellulära infektion, som iaktogs huvudsakligen hos tall i den Ca-rika granskogsmullen från Omberg, råhumusen och mull från alsumpskogen, var dock tydligt svagare i skuggkulturerna, utan att typen habituellt förändrades. I bokskogsmullen förekom den tjockmantlade mykorrhizotypen (sid. 46) icke alls vid 76 % ljus, medan den andra för denna jord karakteristiska typen med tunnare, ljusbrun mantel var synnerligen väl utvecklad, i synnerhet hos tall (fig. 10).

#### Andra mykorrhizatyper.

*C*-mykorrhiza förekom endast i råhumusen hos försöksplantorna vid 76 % ljus (tab. 10) och även här ytterst sparsamt (1 %). Dess utseende framgår av fig. 20.

*Da*-mykorrhiza var endast obetydligt företrädd i försöksmaterialet. Dess förekomst framgår av tab. 6—13.

*Dn*-mykorrhiza uppträdde talrikast i råhumusen och bokskogsmullen (jfr tab. 6—13) men torde icke heller i dessa jordar ha spelat någon större roll.

*Dn*-mykorrhizorna förekommo vanligen rikligast tätt under markytan och hade i alla humusformer, där de förekommo, ungefär samma anatomiska byggnad med en intill  $50\ \mu$  tjock mantel och från denna tätt utstrålande,  $4\text{--}6\ \mu$  tjocka, septerade, enkärniga hyfer, vilkas celler hade tämligen tjocka, svartbruna väggar. På ytsnitt igenkändes mykorrhiza *Dn* mycket lätt genom hyfmantelns nätformiga struktur (MELIN 1927, HATCH 1934). Ett  $3\text{--}5\ \mu$  tjockt, oftast enskiktat, men lokalt  $2\text{--}3$ -skiktat, Hartigs nätverk förekom regelbundet ända in till endodermis, där det dock var smalare än närmast manteln. I de yttersta barkcellerna hade

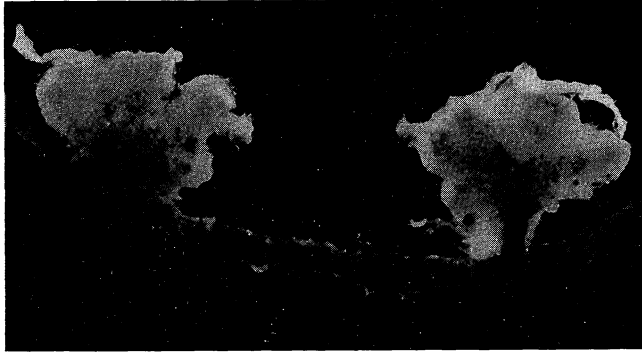


Fig. 20. C-mycorrhizor hos ettårs tall. Råhumus + sand, serie  $N_0$ , 76 % ljus.  $10 \times 1$ .  
C-mycorrhizae from 1-year pine ( $\times 10$ ). Mor + sand, series  $N_0$ , 76 % radiation.

stundom hyfer av samma slag som i det Hartigska nätet inträngt, så att dessa celler ej längre kunde urskiljas, utan ett storcelligt pseudoparenkym bildats. De av det intercellulära nätverket omgivna barkcellerna saknade i de yttre cellskikten vanligen plasmainnehåll, medan längre in mot centralcyllindern barkcellerna vanligen voro levande med normala kärnor,  $12\text{--}15\ \mu$  i diameter. Jämte de tjocka hyfer, som bildade det Hartigska nätet, iakttogos ofta i den yttre garvämnes-skidan sporadiskt uppträdande, enkärniga och till synes alltid ogrenade,  $1\text{--}2\ \mu$  tjocka hyfer.

### Pseudomykorrhiza.

Pseudomykorrhizorna voro hos såväl tall som gran alltid enkla och vanligen mörkbruna till färgen, ofta med ljusare spetsar, i regel smala och utan rothår, utom i mull från bokskogen och alsumpskogen, där rothår ofta förekommo på de basala partierna (fig. 21.) Barkcellerna genomkorsades allmänt, ehuru tämligen glest av c:a  $1\ \mu$  tjocka hyfer. Typen var i allmänhet densamma i beskuggade och obeskuggade, nitratbevattnade och icke nitratbevattnade krukor.

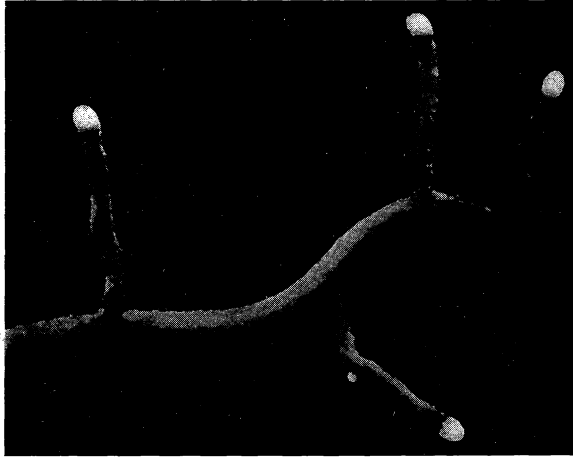


Fig. 21. Typiska pseudomykorrhizor med ljusa spetsar hos ettårs gran. Mull från alsumpskog, serie N<sub>8</sub>, 12 % ljus. 10 × 1. (1935).

Typical pseudomycorrhizae of 1-year spruce with light-coloured apices (× 10). Mull from alder-wood, series N<sub>8</sub>, 12 % radiation. (1935).

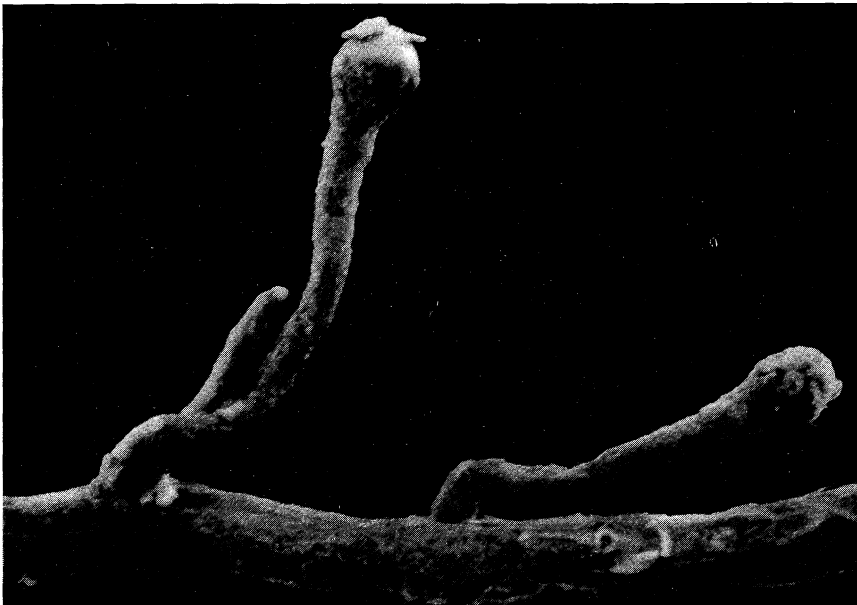


Fig. 22. I spetsen starkt ansvällda, men icke av mykorrhizasvampar infekterade sidorötter av ettårs tall ur kultur med hög nitrattillsats. Mull från granskog, Konga, serie N<sub>9</sub>, 49 % ljus. 10 × 1.

Lateral roots of 1-year pine from a culture with a high nitrate addition (× 10). Apices swollen but not infected by mycorrhizal fungi. Mull from spruce-wood, K., series N<sub>9</sub>, 49 % radiation.



Fig. 23. Pseudomykorrhizor hos ettårs tall ur kultur med hög nitrattillsats. Den till höger har en svart beläggning av *M. R. atrovirens*. Råhumus + sand, serie N<sub>27</sub>, 49 % ljus. 10 × 1.

Pseudomykorrhizae from 1-year pine from a culture with a high nitrate addition ( $\times 10$ ). The one to the right has a black coating of *M. R. atrovirens*. Mor + sand, series N<sub>27</sub>, 49 % radiation.

Vid stark kvävetillförsel uppträdde i spetsen ansvällda kortrötter (fig. 22), mycket ofta endast infekterade av intracellulära, tunna (1—2  $\mu$ ) mycel av *atrovirens*-typ och därför närmast — om de icke voro över 5 mm långa — att beteckna såsom pseudomykorrhizor. I råhumusen hade dessa pseudomykorrhizor i stor utsträckning en svart beläggning av *M. R. atrovirens* på ytan (fig. 23).

#### Infekterade långrötter.

Långrötterna hade stundom ett enkelt intercellulärt nätverk utbildat omkring de yttre barkcellerna, särskilt i de delar av rotsystemet, som buro de kraftigaste mykorrhizorna, samt i spetsarna. Stundom förekommo även tunna (1—2  $\mu$ ) intracellulära hyfer i långrötternas yttersta cellager.

### 3. Sammanställning och diskussion av försöksresultaten.

#### Mykorrhizans utbildning i de olika humusformerna utan nitratbevattning och vid gynnsam belysning.

Alla i försöken använda humusformer utom råhumusen voro av mer eller mindre utpräglad mullkaraktär med god tillgång på näringsämnen (tab. 1). Även mängden totalkväve var relativt hög i de flesta jordarna (2,96—4,25 % av humusmängden; tab. 1); endast råhumusen visade ett betydligt lägre värde (1,79 %). Vad den salpeterbildande förmågan beträffar, företedde dock försöksjordarna stora växlingar (tab. 1). Starkast nitrificerande vid lagring i laboratoriet vid försökens början voro prov av mullen från eklunden, granskogsmullen från Konga klint samt mullen från alsumpskogen, svagast den sura granskogsmullen från Omberg och råhumusen (jfr dock nitratmängden i krukorna vid försökens slut; tab. 4).

I samtliga undersökta humusformer nådde mykorrhizan ytterst sällan (i bokskogsmullen och råhumusen) den luxurierande utbildning med kraftigt förgrenade försvampade kortrötter, som ofta förekommer i äkta råhumusformer. Å andra sidan uppnådde den i alla jordar — varibland de flesta äro av den mest utpräglade näringsrika mulltyp — en anmärkningsvärt hög procentuell frekvens. I den synnerligen näringsrika mullen från eklunden voro exempelvis kortrötterna till 88 % hos tall och 78 % hos gran omvandlade till *A*- och *B*-mykorrhizor (tab. 6 och 7). Försöken ha alltså icke bekräftat den ofta hävdade uppfattningen, att mykorrhizabildningen i regel skulle vara svag i näringsrik mull; (jfr även TANSLEY [1939, sid. 368 och 387], som fann riklig mykorrhiza hos bok i örtrika skogar med *Mercurialis* och *Oxalis*).

Plantorna i råhumusen skilde sig med avseende på mykorrhizabildningen icke i någon högre grad från plantorna i de andra jordarna. De funna mykorrhiza-procenterna (78 och 65 % hos resp. tall och gran; tab. 6 och 7) lågo snarare lägre än i mullformerna. Något bestämt samband mellan mykorrhizabildningen och jordens halt av totalkväve, salpeterbildande förmåga eller näringshalt i allmänhet förefanns icke i de undersökta humusformerna. De använda jordarna äro å andra sidan icke så valda, att försöken ägna sig för en närmare prövning av HATCHS (1937) uppfattning, att riklig mykorrhizabildning utlöses av brist på mineralnäringsämnen, så att mykorrhizornas antal och utveckling blir omvänt proportionell mot markens bördighet (HATCH l. c., sid. 156; jfr även STAHL 1900).

Försöksjordarna hade mycket olika surhetsgrad (tab. 1). Något som helst inflytande på mykorrhizabildningen synes dock  $p_H$ -faktorn icke ha utövat. Sålunda var mykorrhizautbildningen i råhumusen och den sura

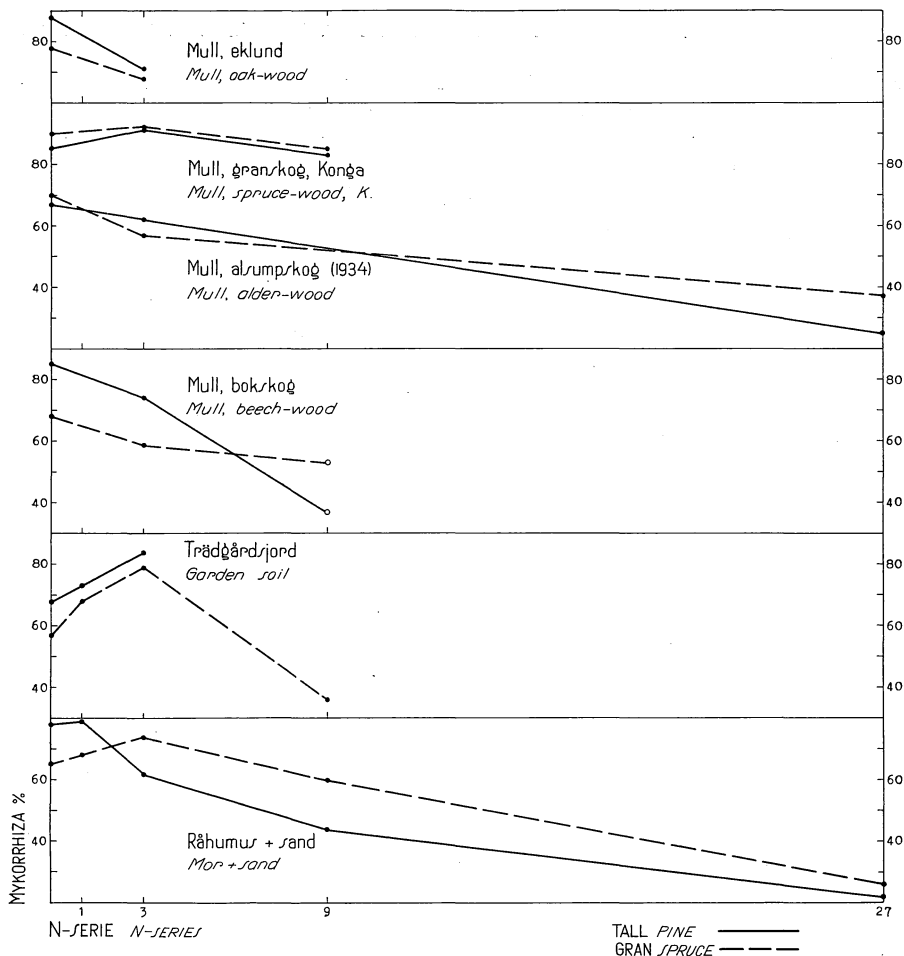


Fig. 24. Mykorrhizaprocenter hos ettårsplantor av tall och gran (öppna ringar: två-årsplantor) i sex nitratbevattnade jordar. Abscissor: relativt halt av ammoniumnitrat i bevattningslösningen (betr. jordarnas nitrathalter se tab. 4). Ordinator: procent kortrötter utbildade såsom *A*- eller *B*-mykorrhizor.

Percentages of mycorrhizae in 1-year pine and spruce (open circles: 2-year plants) grown in six soils without addition and with ammonium nitrate added in varying amounts. Abscissae: relative content of nitrate in watering-solution (for nitrate contents of the soils see table 4). Ordinates: percentage of short-roots developed as *A*- or *B*-mycorrhizae.

granskogsmullen från Omberg rätt olika vid ungefär samma  $p_H$ -värde (4,9 och 4,7). Å andra sidan var mykorrhizabildningen i den sura ( $p_H$  4,7) och den Ca-rika granskogsmullen från Omberg ( $p_H$  7,2) mycket överensstämmande, vilket icke blott gällde mykorrhizans procentuella frekvens utan även utseende och anatomiska byggnad. Detta är så mycket mera anmärkningsvärt, som det ingalunda förefaller osannolikt, att olika svampar med olika  $p_H$ -krav konstituerat mykorrhizan i dessa båda humusformer.

**Mykorrhizans utbildning i de olika jordarna vid olika stark tillsats av ammoniumnitrat.**

Vid extra kvävetillsats minskade mykorrhizaprocenten i stort sett, åtminstone vid större nitratgivor (fig. 24). Detta gäller dock icke vid måttliga givor för tallplantor i granskogsmullen från Konga samt i trädgårdsjorden, ty upp till och med serie  $N_3$  tilltogo här *A*- och *B*-mykorrhizorna något. Hos granplantor ökade mykorrhizaprocenten till och med serie  $N_3$ , både i de nämnda jordarna och i råhumusen.

Hos tallplantor blev även mykorrhizaantalet per planta lägre i samtliga jordar utom i mull från alsumpskogen och i trädgårdsjorden, där antalet var ungefär detsamma eller t. o. m. högre i de nitratbevattnade serierna. Hos granplantor ökade mykorrhizaantalet vid nitratbevattning i mull från alsumpskogen och i trädgårdsjorden (mycket kraftigt) samt var i granskogsmullen från Konga ungefär lika med motsvarande tal i serien  $N_0$  (tab. 6 och 7).

Med hänsyn till de höga halterna kvävenäring i de flesta försöksjordarna är det överraskande, att mykorrhizabildningen icke mera genomgående är svagare i nitratbevattnade krukor utan i huvudsak blott vid mycket höga nitrat tillsatser (serierna  $N_9$  och  $N_{27}$ ). I fråga om trädgårdsjorden må anmärkas, att i denna jord överhuvud taget blott dåligt utvecklad mykorrhiza förekom (jfr sid. 46 och fig. 12)<sup>1</sup>.

Ett huvudresultat av undersökningen är, att relativt kraftig mykorrhizabildning visat sig kunna förekomma i en rad näringsrika naturliga skogsjordar, även då så höga nitratgivor tillsatts, att den totala nitrathalten vida överstiger de högsta nitrathalter, som veterligen konstaterats i färska prov av naturlig skogsmull, åtminstone i nordiska skogar (allra högst några tiotal mg nitratkväve per liter jord; jfr WEIS 1908, sid. 272).<sup>2</sup> Man kan exempelvis hänvisa till de höga mykorrhizaprocenterna (omkring 70—90 %) i den redan i och för sig mycket nitratrika mullen från eklunden även i serien  $N_3$ , där nitrathalten steg över 100 mg per liter (tab. 4). Hög nitrathalt i marken har i försöken visat sig icke i och för sig hindra mykorrhizabildning hos tall- och granplantor (jfr not 2 sid. 59).

Den tydliga inverkan, som stark nitratbevattning i försöken visade sig ha på mykorrhizans förekomst, motsvaras hos gran icke av någon liknande inverkan på plantornas skottutveckling. Denna höll sig i dessa försök i stort sett förvånande lika med eller utan nitrat tillsats till jorden. Något samband

<sup>1</sup> Denna jord har mycket länge legat under kultur. Den packade sig starkt i krukor och hårdnade i ytan. I serie  $N_0$  bestämdes vid försökets slut ett obegripligt högt nitratvärde (tab. 4), som icke torde vara representativt (jfr serierna  $N_1$ — $N_9$ ).

<sup>2</sup> Den högsta nitrathalt i bevuxen jord, som kunnat påträffas i litteraturen, finnes hos WEIS & BONDORFF (1920). Under äldre, »overernærede» granar i Lyngby skog funno de en högsta halt av nitratkväve av 29,5 mg per liter jord.



mellan antalet mykorrhizor per planta och skottutvecklingen vid variation av kvävefaktorn står därför icke att upptäcka i granmaterialet. Tallplantorna utvecklades däremot i de ifrågavarande försöken i stort sett sämre vid nitratbevattning (HESSELMAN, mskr.), vadan ett tydligt positivt samband i detta fall framträder mellan mykorrhizaantalet och skottutvecklingen (fig. 27).

Mycket stark nitrattillförsel har visat sig ha stort inflytande på mykorrhizans morfologiska och anatomiska utbildning. Sålunda voro kortrötterna i råhumusen och mullen från alsumpskogen i serie N<sub>27</sub> mycket överensstämmande och liknade även den vanligaste kortrots-typen i trädgårdsjorden och granskogsmullen från Konga klint i serie N<sub>9</sub>. Mykorrhizorna sutto i dessa fall ofta glest (fig. 30), voro grovt byggda och vanligen klubbformigt ansvallda i spetsen (fig. 1 och 22). Av stort intresse är, att den ektendotrofa mykorrhizatypen, som uppträdde i vissa försöksjordar och sannolikt spelar en viss näringsfysiologisk roll (jfr MELIN 1925 och ENDRIGKEIT 1937), regelbundet försvann vid stark kvävetillförsel. Orsaken härtill är omöjlig att avgöra av det föreliggande materialet.

#### Mykorrhizans utbildning i de olika jordarna vid olika stark ljusstillsförsel till plantorna.

För att ett effektivt och livsdugligt rotsystem skall utbildas hos en tallplanta, erfordras enligt GAST (1937, sid. 674) under i övrigt gynnsamma förhållanden en ljusstyrka av minst 20 % av strålningen i det fria. Vid svagare ljus blir rotsystemet mer eller mindre förkrympt. Dessa GASTS resultat bekräftades fullkomligt av de föreliggande försöken. Av tab. 8—9 framgår, hur rotsystemet i alla försöksjordar blev svagare i skuggkulturerna.

Ljusstyrkor mellan 23 och 76 %<sup>1</sup> ha i försöken visat sig i stort sett ge jämgoda betingelser för mykorrhizabildningen både hos tall- och granplantor (fig. 25 och 26 samt tab. 8—11). Mykorrhizaprocenten uppnådde i allmänhet sitt högsta värde redan vid 23 % ljus. Endast hos tallplantor i mull från eklunden och i granskogsmullen från Konga samt hos granplantor i bokskogsmullen var maximum icke nått vid 23 % ljus. Däremot blev skottutvecklingen avsevärt kraftigare vid 49 % än vid 23 % ljus (HESSELMAN 1939, sid. 417, och för tallen HESSELMAN mskr.).

Å andra sidan uppträdde vid 6—8 % ljus i intet fall mykorrhiza hos 1-åriga plantor (fig. 25, 26, 28 och 30 samt tab. 9—11, 13 och 14).

<sup>1</sup> Plantorna vid 76 % ljus ha uppdragits i en gallerbur under bar himmel (jfr sid. 27) och äro icke fullt jämförbara med växthusplantorna, bl. a. emedan de senare hela tiden hållits vid synnerligen jämn fuktighet. Värdena för mykorrhizabildningen vid 76 % ljus medtagas därför icke i kurvorna över ljusfaktorns inverkan på mykorrhizabildningen (fig. 25 och 26).

Då tallplantor — utom i råhumusen — icke kunnat existera vid den lägsta ljusstyrkan (6 %) och icke alltid ens vid 12 % ljus, har fig. 25 blivit mycket ofullständig i förhållande till diagrammet över mykorrhizaprocenterna hos granen vid olika belysning (fig. 26).

Hos 3-åriga granplantor, uppdragna i mull från eklunden vid 7—8 % ljus (i skuggan av ekbeståndet) förekommo dock i medeltal (av 50 plantor) 22 kortrötter per planta, av vilka i medeltal 1 var omvandlad till *A*- eller *B*-mykorrhiza (jfr tab. 11)<sup>1</sup>. Vid 12 % ljus förekom mykorrhiza hos tallplantor endast mycket sparsamt, och ektendotrof mykorrhiza saknades fullständigt. Ettåriga granplantor vuxna tillsammans med *Aegopodium* och *Scrophularia* hade blott i medeltal 2 mykorrhizor per planta mot 47 i kontrollkulturen utan konkurrensplantor (tab. 11 och 14).

Upp till 23 % ljus ökade mykorrhizaprocenten på olika sätt hos tall och gran (fig. 25 och 26). För tallplantorna ökade den hastigt mellan 12 och 23 % ljus från ett värde nära noll upp till eller nära det maximala värdet. Hos gran inföll den största ökningen mellan 6 och 23 % ljus med i regel kraftigare stegring mellan 6 och 12 % ljus än mellan 12 och 23 %, så att ett ganska högt värde nåddes redan vid 12 % ljus. Blott i två eller tre av de åtta försöksjordarna (mullen från alsumpskogen, trädgårdsjorden och möjligen bokskogsmullen) var stigningen linjär mellan 6 och 23 % av strålningen i det fria. Orsaken till att mykorrhizaprocenten i dessa jordar var ovanligt låg vid 12 % ljus kan för närvarande icke avgöras.

Vid tillräcklig belysning, d. v. s. i allmänhet redan vid 23 % ljus, nådde mykorrhizaprocenten överallt höga värden, 60—90 %; för gran i trädgårdsjorden låg dock maximum strax under 60 %.

Mykorrhizabildningen visade sig alltså i alla jordarna vara i hög grad beroende av den ljusmängd, som tillfördes plantorna.<sup>2</sup>

Beräknas mykorrhizans förekomst i stället i antal per planta, finner man däremot, att mykorrhizaantalet i allmänhet icke uppnår sitt maximala värde redan vid 23 % ljus utan fortsätter att stiga ända upp mot 49 % ljus, i synnerhet hos tall (tab. 8 och 9).

HATCH (1937, sid. 70), som undersökt mykorrhizabildningen hos 1-åriga tallplantor i olika råhumusformer, anser sig icke kunna konstatera några genomgående skillnader i mykorrhizaprocenten vid olika belysning (11, 22

<sup>1</sup> Dessa plantor såddes våren 1936. Sommaren 1937 (då inga ljusmätningar ägde rum) voro ekarna i det nämnda beskuggande beståndet starkt angripna av ekvecklaren, varför instrålningen till marken denna sommar torde ha varit större än 7—8 %, (enl. meddelande av professor HESSELMAN).

<sup>2</sup> Jfr LINDQUIST (1932). Han anser rörande den svaga utbildningen av rötterna (bl. a. med starkt hämmad mykorrhizautveckling) hos granplantor växande på vissa mullmarker i Skåne och Danmark, »att plantornas otillräckliga förseende med ljus icke skulle kunna orsaka degeneration av granplantornas rötter av så allvarlig art, som i alla dessa fall konstaterats.» Han anger däremot, »att när nitratkoncentrationen i de danska och skånska granskogsmarkerna nått över en viss gräns.» . . . »den ökade nitrifikationen i humustäcket förorsakar dominansförskjutningar i skogsmarkens svampflora. Genom att möjligheterna för konstitutionen av ekto- och ektendotrof mykorrhiza minskas och de allmänna förhållandena synas gynna uppkomsten av pseudomykorrhiza, bli granplantorna starkt försvagade och ha i många fall icke längre några möjligheter att klara sig över de första och för plantorna mest kritiska levnadsåren.»

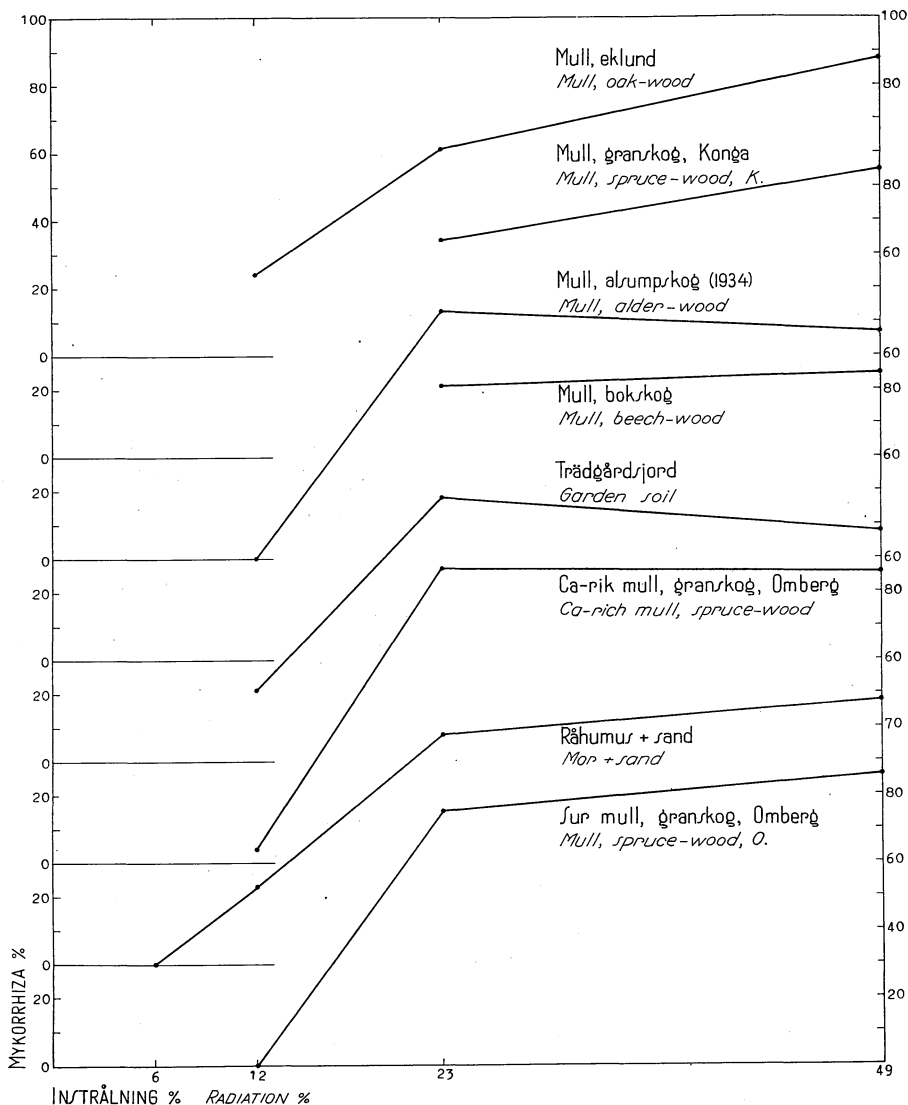


Fig. 25. Mykorrhizaprocenter hos ettårsplantor av tall i åtta jordar vid olika stark belysning. Abscissor: instrålning i procent av strålningen i det fria. Ordinator: procent kortrötter utbildade såsom *A*- eller *B*-mykorrhizor.

Percentages of mycorrhizae in 1-year pine grown in eight soils exposed to variously subdued light. Abscissae: radiation in percent of the total radiation. Ordinates: percentage of short-roots developed as *A*- or *B*-mycorrhizae.

och 50 %). Av hans siffror (sid. 71) framgår emellertid, att mykorrhizaprocenten i de bättre råhumusformerna (utom i den s. k. »mixture») ligger lägst vid 11 % ljus och kraftigt ökar intill 22 % ljus, där den i likhet med förhållandet i föreliggande undersökning i stort sett når sitt maximala värde.

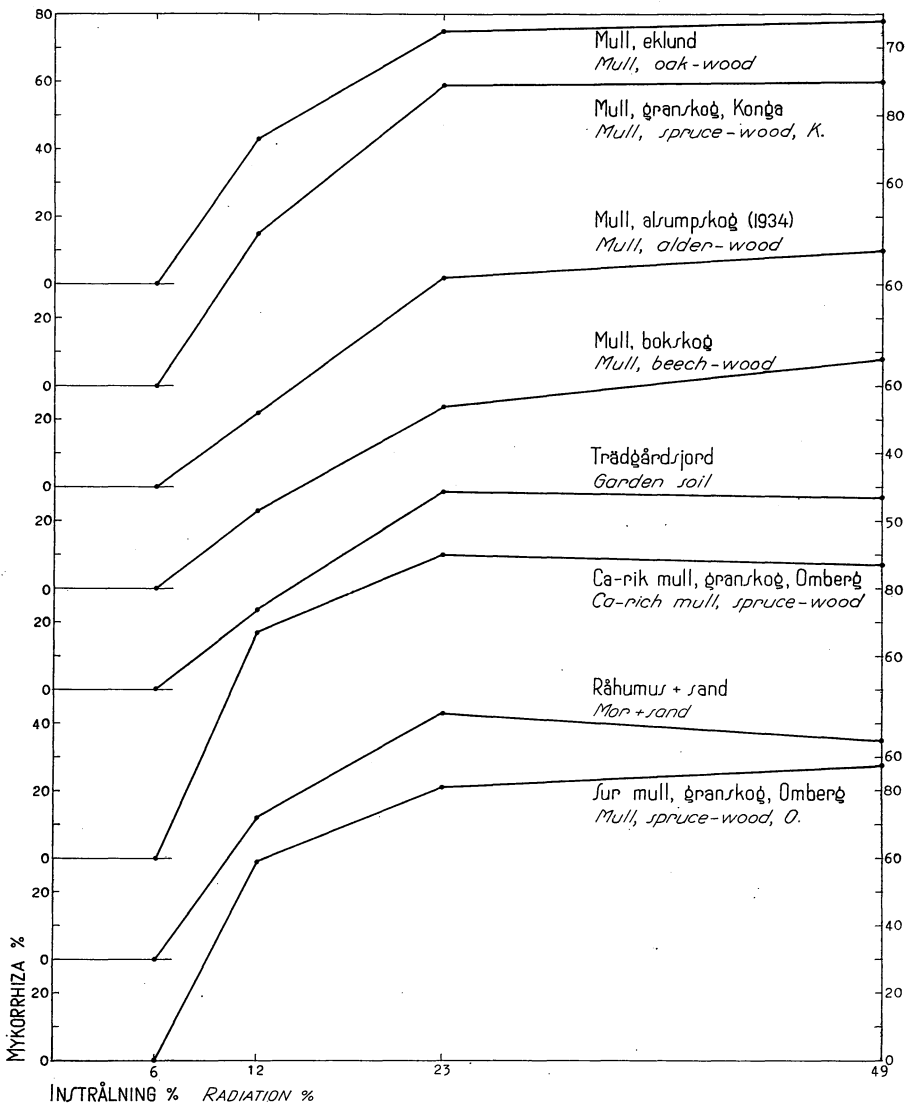


Fig. 26. Mykorrhizaprocenter hos ettårsplantor av gran i åtta jordar vid olika stark belysning. Beteckningar som i fig. 25.

Percentages of mycorrhizae in 1-year spruce grown in eight soils exposed to variously subdued light. Denominations as in fig. 25.

Det beroende av ljusfaktorn, som mykorrhizaprocenten företedde i försöken, påminner slående om det kolsyreassimilationen visar. Särskilt assimilationskurvorna för granbarr (STÅLFELT 1924) visa en påfallande överensstämmelse med mina kurvor i fig. 25 och 26, därigenom att antingen hela eller i varje fall den kraftigaste ökningen av mykorrhizaprocenten i regel infaller vid ljusstyrkor motsvarande mindre än  $\frac{1}{4}$  av fullt ljus. Överensstäm-



melsen synes mig tala för att ett direkt samband existerar mellan kolhydratproduktionen och mykorrhizabildningen. Även om man härav icke torde vara berättigad att draga alltför vittgående slutsatser, kan man i detta sammanhang erinra om den först av FRANK (1885) framlagda och fortfarande av många omfattade teorien (jfr t. ex. REXHAUSEN 1920, MELIN 1925, ROMELL 1939), att mykorrhizasvamparna vid sin symbios med trädrötterna tillgodogöra sig enkla kolhydrater, om vilka en mycket stark konkurrens råder mellan alla heterotrofa organismer i marken, men vilka i form av sockerarter stå till buds i rotcellerna och direkt kunna upptagas och utnyttjas såsom energikälla.

Såsom av tab. 8 och 9 samt 11—13 framgår, uppträdde *pseudomykorrhizor* procentuellt talrikt hos tall- och granplantorna vid svagare ljus än 23 %. De i pseudomykorrhizorna ingående parasitiska mycelen syntes emellertid icke i de enskilda fallen utveckla någon större aktivitet i värdväxtens celler vid svagare belysning, och mykorrhiza *Da*, vari det parasitiska *atrovirens*-mycelet bildar en karakteristisk sekundär mantel, var icke genomgående vanligare i de starkt beskuggade kulturerna. Då mykorrhizabildning vid mycket svag belysning icke alls kom till stånd, torde kortrötterna utan undantag ha blivit omvandlade till typiska pseudomykorrhizor.

Vid sammanställningen av materialet från de försök, där ljusfaktorn varierats, visar sig både för tall och gran ett mycket fast positivt samband mellan skottutvecklingen (jfr HESSELMAN 1939, sid. 417 och mskr.) och antalet mykorrhizor per planta (fig. 27).

#### Mykorrhizans utbildning i mull från alsumpskog vid samtidig variation av kväve- och ljusfaktorerna.

För ett fullständigt studium av mykorrhizans utbildning vid olika kväve- och ljusställning är den använda mullen från alsumpskogen icke lämplig, då endast ljusfaktorn kan ges låga värden. Däremot tillåter det utförda försöket ett studium av den hämmande inverkan, som mycket höga nitratkoncentrationer kunna utöva på mykorrhizabildningen, och av samspelet mellan denna effekt och ljusfaktorernas inverkan.

Fig. 28 visar, att nitrathalten inverkar på sådant sätt, att vid högre nitrat-halt i jorden mykorrhizaprocentens ökning med ljuset blir långsammare. I stället för en hastig stegring vid svagare ljusstyrkor till ett högsta värde, som i allmänhet nås redan vid 23 % ljus, visar sig i de nitratbevattnade serierna  $N_3$  och  $N_9$  en ungefär lineär stigning av mykorrhizaprocenten från 12 % ljus ända till 49 % ljus. För både tall och gran är vid 49 % ljus det högsta värdet ungefär nått i serien  $N_3$  men icke i serien  $N_9$ . Då 49 % ljus är den starkaste belysning, som förekom i försöket, kan detta icke upplysa, om och i så fall vid vilken belysning mykorrhizaprocenten skulle nått sitt normala maximum i serien  $N_9$ .

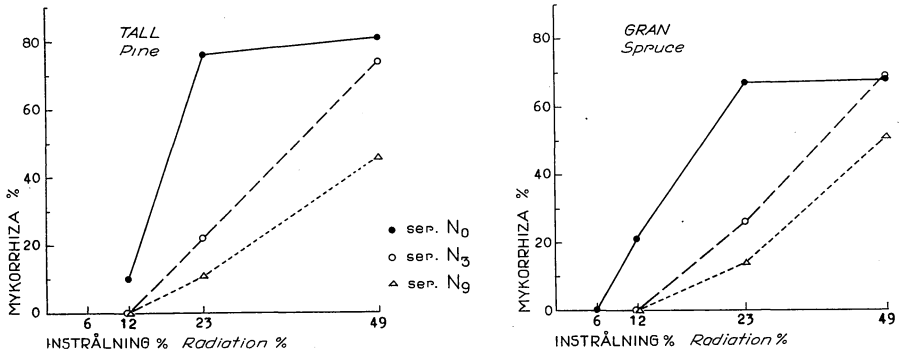


Fig. 28. Mykorrhizaprocenter vid olika stark belysning hos ettårsplantor av tall och gran i mull från alsumpskog utan (serie N<sub>0</sub>) och med (serierna N<sub>3</sub> och N<sub>9</sub>) nitratbevävning. Beteckningar som i fig. 25. Nitrathalter se tab. 4.

Percentages of mycorrhizae in 1-year pine and spruce grown in variously subdued light in mull from alder-wood without addition (series N<sub>0</sub>) or with nitrate added (series N<sub>3</sub> and N<sub>9</sub>). Denominations as in fig. 25. For nitrate contents of the soil in the different series see table 4.

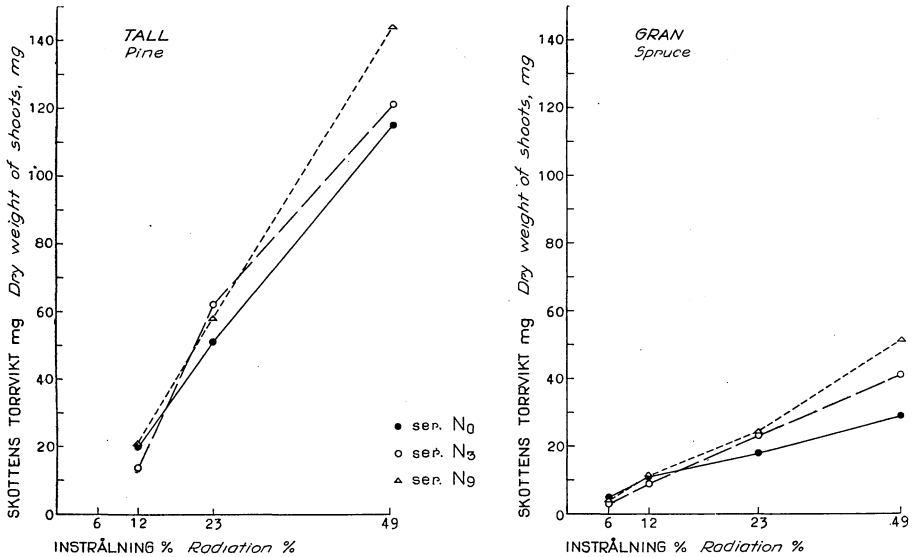


Fig. 29. Ettåriga tall- och granplantors skottutveckling vid olika stark belysning i mull från alsumpskog med och utan nitratbevävning. Ordinator: skottens medeltorrsvikt per planta i mg. F. ö. beteckningar som i fig. 28. HESSELMAN'S data.

Shoot development (dry weight of average shoot, mg) of 1-year pine and spruce under conditions varied as in fig. 28. Data from HESSELMAN.

I motsats till mykorrhizaprocenten var skottutvecklingen — oberoende av belysningen — bättre i serierna N<sub>3</sub> och N<sub>9</sub> än i den icke nitratbevävade serien eller åtminstone ungefär lika god (fig. 29; HESSELMAN 1939, sid. 418 och mskr.). Hämmningen av mykorrhizabildningen vid de i serierna N<sub>3</sub> och N<sub>9</sub> förekommande, enorma nitralthalterna åt-

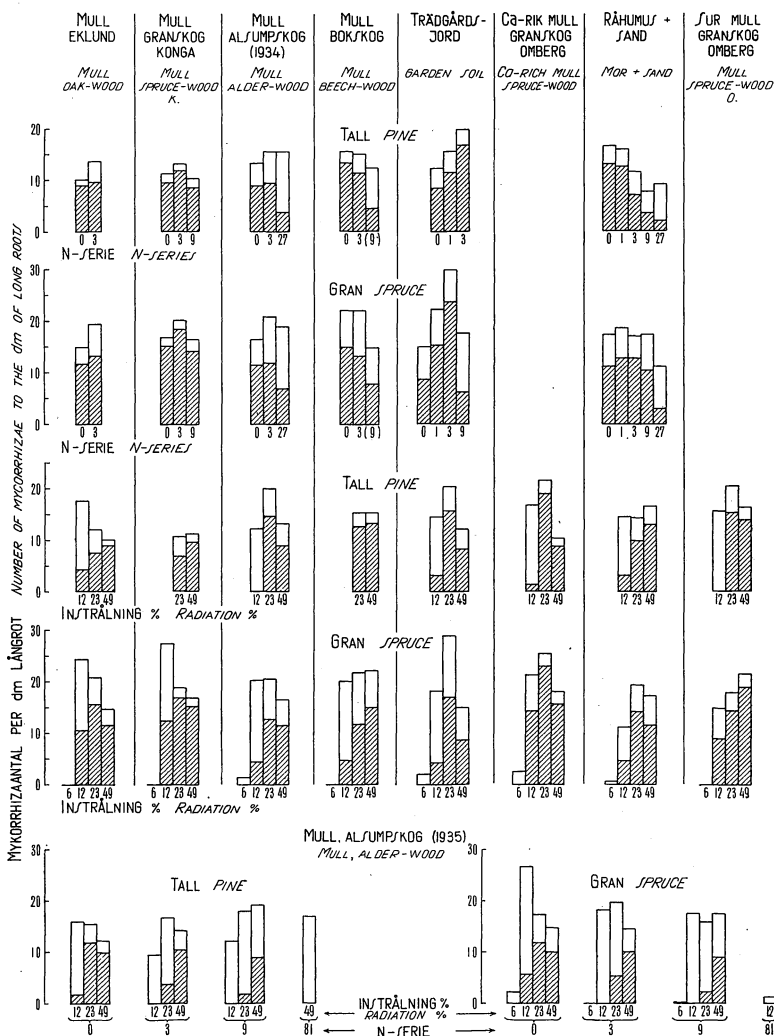


Fig. 30. Antal kortrötter och mykorrhizor hos ettårsplantor av tall och gran i de olika jordarna vid olika stark belysning och nitrattillsats. Staplarnas höjd betecknar antal kortrötter, höjden av deras sträckade del antalet mykorrhizor (A och B), allt per dm långrot. Nitrathalt i jorden i de nitrattillsatta serierna se tab. 4. (Värdena inom parentes gälla tvåårsplantor.)

Frequency of short-roots and of mycorrhizae in 1-year pine and spruce grown in different soils exposed to variously subdued light and/or with nitrate added in varying amounts. The height of the columns indicates the frequency of mycorrhizae (A and B), both being expressed as the number to the dm of long roots. The serial numbers placed below the columns of the two top rows and below each group of columns in the bottom row correspond to the N-indices at the head of tables 6, 7, 12 and 13. »(g)» = 2-year seedlings.

följdes alltså icke av någon allmän skada eller utvecklingshämning (jfr not 2 sid. 59). En dylik inträdde först vid ännu högre nitrathalter.



## Sammanfattning.

1. Rötterna av 1-åriga tall- och granplantor, uppdragna vid olika stark belysning, motsvarande mellan 6 och 49 % (i vissa försök 76 %) av strålningen i det fria och i åtta olika jordar (sex slag näringsrik skogsmull, en trädgårdsjord och en sandblandad råhumus), delvis vattnade med olika stark ammoniumnitratlösning, ha undersökts med avseende på rotlängd, rothårsutbildning och kortrotsutveckling.

2. Vid 6 % ljus<sup>1</sup> kunde inga tallplantor bliva vid liv (utom några i råhumusen), och granplantorna utvecklade oftast blott en svag, ogrenad rot. Totala långrotslängden ökade (liksom skottmassan) genomgående starkt med belysningen, ofta (särskilt hos tall) ungefär lineärt ända upp till 49 % ljus. Rotutvecklingen var vid 49 % ljus kraftig i alla jordar. — I nitratbevattnade kulturer blevo rötterna i regel kortare än i samma jordar utan nitrat-tillsats. Vid mycket hög nitrat-tillsats blev rotsystemet grovt byggt, rötterna i spetsarna ofta klubbformigt ansvallda och kortrötterna vanligen färre per längdenhet långrot.

3. Rothår förekommo alltid relativt sparsamt, dock rikligare vid svag belysning eller hög nitrat-halt i jorden eller bäggedera än om plantorna icke beskuggats och kväve icke tillförts.

4. Kortrötterna utbildades vid tillräcklig belysning i de sex näringsrika mulljordarna samt i råhumusen till 60—90 % som typiska mykorrhizor. Detta förhållande är anmärkningsvärt, då det icke står i överensstämmelse med den mycket vanliga uppfattningen, att mykorrhizabildningen oftast skulle vara svag i mulljordar. I trädgårdsjorden, som användes i försöket, utbildades atypisk mykorrhiza. Mykorrhizaprocenten (= antalet till mykorrhizor [av A- och B-typ] omvandlade kortrötter i procent av hela antalet kortrötter) ökade från noll till sitt högsta värde i huvudsak mellan 6 och 23 % ljus hos gran och mellan 12 och 23 % hos tall. Mykorrhiza-antalet (= antalet mykorrhizor [A och B] i medeltal per planta) ökade däremot oftast kraftigt ända upp till 49 % ljus. Hög mykorrhizaprocent förekom även vid nitrat-halter i jorden, som lågo flera gånger högre än den högsta halt som vederligen konstaterats i färska mullprov från nordiska skogar. I nitratbevattnade kulturer blev dock mykorrhizaprocenten liksom mykorrhizaantalet i stort sett lägre än i kulturer utan nitrat-tillsats (detta gäller genomgående vid mycket höga nitrat-tillsatser; vid lägre givor föreligger blott en övervägande tendens i samma riktning). I ett försök med olika starkt nitratbevattnade kulturer vid olika ljusstyrkor steg mykorrhizaprocenten och mykorrhizaantalet vid ökad belysning långsammare med än utan nitrat-tillsats.

5. Mykorrhizans och skottens utveckling påverkades olika, beroende på vilken faktor, som varierades i försöken. Efter nitratbevattning tenderade hos tall både skott- och mykorrhizautvecklingen att bli sämre vid högre nitrat-halt i jorden, medan hos gran endast mykorrhizabildningen blev sämre. Vid tilltagande belysning ökade däremot både hos gran och tall såväl skottens vikt som mykorrhizans antal per planta (upp till 49 % ljus, den starkaste belysningen i växthuset).

<sup>1</sup> »Ljus» här använt i betydelsen instrålning. Se noten sid. 26.

## ANFÖRD LITTERATUR.

- ALDRICH-BLAKE, R. N., 1930. The plasticity of the root system of Corsican pine in early life. — Oxford Forest. Memoir, 12.
- AURÉN, T. E., 1937. Luminant efficiency of solar radiation. — Statens Met.-hydrogr. anst. Meddel. Serien Upps. Nr 16.
- BJÖRKMÄN, E., 1937. Om inverkan av ammoniumnitrat på granmykorrhizans utbildning i råhumusmark. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 30, sid. 631.
- ENDRIGKEIT, A., 1937. Beiträge zum ernährungsphysiologischen Problem der Mykorrhiza unter besondere Berücksichtigung des Baues und der Funktion der Wurzel und Pilzmembranen. — Bot. Archiv, 39.
- FRANK, B., 1885. Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 3.
- GAST, P. R., 1937. Studies on the development of conifers in raw humus, III. The growth of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings in pot cultures of different soils under varied radiation intensities. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 29.
- HATCH, A. B. & DOAK, K. D., 1933. Mycorrhizal and other features of the root systems of *Pinus*. — Journ. Arnold Arb., 14.
- HATCH, A. B., 1934. A jet black mycelium forming ectotrophic mycorrhizae. — Svensk bot. tidskr., 28.
- , 1936. The rôle of mycorrhizae in afforestation. — Journ. of Forest., 34.
- , 1937. The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. — The Black Rock Forest Bull., 6.
- HESSELMAN, H., 1917 a. Studier över salpeterbildningen i naturliga jordmåner och dess betydelse i växtekologiskt avseende. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 13—14, Bd I.
- , 1917 b. Om våra skogsförnyringsåtgärders inverkan på salpeterbildningen i marken och dess betydelse för barrskogens förnyring. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 13—14, Bd II.
- , 1926. Studier över barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende av skogsvården. — Medd. Stat. skogsförs.-anst. 22.
- , 1927. Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus I. Betydelsen av kväve-mobiliseringen i råhumustäcket. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 23.
- , 1937. Om humustäckets beroende av beståndets ålder och sammansättning i den nordiska granskogen av blåbärsrik *Vaccinium*-typ och dess inverkan på skogens förnyring och tillväxt. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 30.
- , 1939. Granens förnyringssvårigheter på örtrik mark och dess orsaker. Förelö-pande meddelande. — Bot. Notiser.
- KELLEY, A. P., 1931. The concept of mycorrhiza. — Mycologia, 23.
- LINDQVIST, B., 1932. Den sydsandinaviska kulturgranskogens reproduktionsförhållanden. — Svenska skogsvårdsför. tidskr., 30.
- MASUI, K., 1926. On the renewed growth of the mycorrhizal root. — Memoirs of the College of Sciences. Kyoto Imp. Univ. Ser. B, 2.
- MELIN, E., 1917. Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation. Akad. avh. — Norrl. handbibl. VII, Uppsala.
- , 1923. Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* und *Picea Abies*. — Mycol. Untersuch. u. Ber. von R. Falck, 2, Cassel.
- , 1925. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. — Jena.
- , 1927. Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus II. Mykorrhizans utbildning hos tallplantan i olika råhumusformer. — Medd. Stat. skogsförs.-anst., 23.
- , 1936. Methoden der experimentellen Untersuchung mykotropher Pflanzen. — Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, 4.
- MITCHELL, H. L., FINN, R. F. & ROSENDAHL, R. O., 1937. The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of conifer seedlings in nursery beds. — Black Rock Forest Paper 1: 10.
- MODESS, O., 1939. Experimentelle Untersuchungen über Hymenomyceten und Gasteromyceten als Mykorrhizabildner bei Kiefer und Fichte. — Svensk bot. tidskr., 33.

- OLIVEROS, S., 1932. Effect of soil inoculation on the growth of Benguet pine. — The Makiling Echo, Bur. of Forestry, Dept. of Agr. and Nat. Resources of the Philippine Islands, 11.
- REXHAUSEN, L., 1920. Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. — Beitr. z. Biol. d. Pflanz., 14.
- ROELOFFS, J. W., 1930. Over kunstmatige verjonging van *Pinus Merkusii* Jungh. et de Vr. en *Pinus Khasya* Royle. — Tectona, 23.
- ROMELL, L.-G., 1939. Barrskogens marksvampar och deras roll i skogens liv. — Svenska skogsvårdsför. tidskr., 37.
- STAHL, E., 1900. Der Sinn der Mycorhizenbildung. — Jahrb. f. wiss. Bot. 34.
- STRASBURGER, E., 1913. Das botanische Practicum. — Jena.
- STÅLFELT, M. G., 1924. Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser. — Medd. Stat. skogsförs.-anst. 21.
- TANSLEY, A. G., 1939. The British Islands and their vegetation. — Cambridge.
- WEIS, F., 1908. Om Salpetersyreens Forekomst og Dannelse i Muld og Mor. — Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, II.
- WEIS, F. & BONDORFF, K. A. 1920. Kemisk-biologisk Undersøgelse af Skovjord under overernærede Graner i Lyngby skov. — Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, V.
- YOUNG, H. E., 1936. A mycorrhiza-forming fungus of *Pinus*. — Journ. Australian Inst. Agr. Sci. 2.
-

## SUMMARY.

### Mycorrhiza in Pine and Spruce Seedlings grown under varied Radiation Intensities in rich Soils with or without Nitrate added.

The results are reported of a study of the root and mycorrhiza development of young pine (*Pinus silvestris*) and spruce (*Picea excelsa*) grown in eight different soils — most of them mulls rich in nutrients — under different light conditions, with or without available nitrogen added up to very high doses. The study forms part of an investigation planned by Prof. H. HESSELMAN, who has reported briefly (1939) on its general layout and main results. Some of the reported data relating to soils and plant development are borrowed, with kind permission, from a forthcoming publication by Prof. HESSELMAN.

#### I. Experimental scheme, material and methods.

The main series of cultures were kept in an open greenhouse of MÖLLER's model, in which one space was unshaded and other spaces variously shaded by lath screens as described and pictured by GAST (1937, p. 592 and 594), who devised the arrangement and set it up. These »greenhouse» series have furnished all the data here presented as graphs. Additional cultures were placed in the natural shade of an oak stand with dense undergrowth or in the open under a wire-mesh cage. Some of these were competition cultures, in which herbs (*Aegopodium podagraria*, *Scrophularia nodosa*) were grown together with the tree seedlings. In the greenhouse series, 3-litre unglazed earthenware pots, embedded in sand, were used throughout as soil containers. For the other series, wooden boxes holding about 30 litres of soil were used.

The soils used are listed and their origin is indicated in the following synopsis, arranged in a descending sequence according to their nitrate formation to the litre of soil at the beginning of the experiment (cf. tab. 1). The same order is employed throughout in the paper.

Denomination	Place of collection
Mull, oak-wood.....	Oak-hurst with sparse ground-cover of herbs and dense undergrowth of hawthorn, bird-cherry etc., Experimentalfältet, Uppland.
Mull, spruce-wood, K. ....	Cultivated pine forest with abundant <i>Oxalis</i> , Konga Klint, Scania.
Mull, alder-wood.....	Alder-grove (fen wood) with <i>Urtica dioica</i> , Experimentalfältet, Uppland.
Mull, beech-wood.....	Beech-wood with <i>Asperula</i> , <i>Cardamine impatiens</i> etc., Maltesholm, Scania.

Garden soil.....	Experimentalfältet, Uppland.
Mull rich in Ca, spruce-wood...	Spruce-wood with abundant <i>Mercurialis</i> , Omberg, Ostrogothia.
Mor + sand .....	Mixed coniferous wood with <i>Myrtillus</i> etc., Danderyd, Uppland; humus mixed with sand in a volume ratio of 1:2.
Mull, spruce-wood, O.....	Closed spruce-wood with mosses, Omberg, Ostrogothia.

Nutrient contents and other data on the soils used are given in tab. 1.

The nitrogen factor was varied not only by using different soils, but in the greenhouse series also by watering most pots with ammonium nitrate solutions, the strength of which formed a geometrical series (1, 3, 9, 27 and 81 g  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  to 7 litres). These relative concentration figures are used in text and tables as indices for distinguishing the correspondingly treated pots from each other (as ser.  $\text{N}_1$ , ser.  $\text{N}_3$ , etc.) and from those receiving no nitrate (ser.  $\text{N}_0$ ). The amounts of available nitrogen actually added and those found in the pots at the end of the experiment are given in the tab. 2—5.

The light factor was estimated in each case by using AURÉN'S (1937) thermo-electric solarimeter, which records the energy of the entire incident radiation. The determined values are expressed as percentages of the radiation in the open. They are averages obtained from continuous records during June to August in 1935 and 1936. For the shaded spaces in the greenhouse the values are 6 %, 12 % and 23 %, respectively, and for the unshaded space 49 %. Under the oak stand, values of 7—8 % were found, and in the wire-mesh cage 76 %.

Combined series. In one series (mull from alder-wood, 1935) the nitrogen and light factors were both varied as described. The soil used in this series is a rich mull, and nitrate was added up to amounts that brought the content of available nitrogen up to over 1 000 mg to the litre of soil.

Material. The seedlings, raised from seed in the various cultures, were as a rule examined when one or two summers old. Altogether about 2 100 plants with a total length of roots of about 600 metres have been examined, and about 90 000 short-roots have been counted and listed. About 400 short-roots have been sectioned and examined microscopically. The results were very similar for 1-year and 2-year stock, with the exception of absolute root-length, and for the sake of brevity practically only the 1-year old material is taken into consideration here.

Classification of roots and mycorrhizae. The roots have been divided into long-roots and short-roots. All lateral roots between 0.5 and 5 mm in length were counted as short-roots. This scheme, practised also by GAST (1937), was adopted because it is occasionally impossible to distinguish externally a real short-root from a short lateral root of the nature of a long-root. Branched short-roots, which were relatively rare in the root material, have been reckoned as single ones when the total numbers of short-roots were computed.

Lateral roots not more than 5 mm long infected by fungi have been reckoned either as mycorrhizae or as pseudomycorrhizae, according to whether they had the internal structure of mycorrhizae with a »Hartig's network» developed or showed the parasitic, intracellular fungal infection of the pseudomycorrhizae. The mycorrhiza proper, which had a very varying appearance, was divided into types mainly after MELIN (1927), as follows.

Mycorrhiza *A*: the ordinary, often furcated (in pine) or bushy (in spruce) form. Hyphal strands absent.

Mycorrhiza *B*: like the preceding, but with pseudomycorrhizal structure in the basal main part.

Mycorrhiza *C*: MELIN's »Knollen-Mykorrhiza», formed by species of *Boletus* (MELIN 1923) and found only in pine. In the present root material this type is only found in some odd plants in mor (tab. 10, fig. 20).

Mycorrhiza *D*: fungal hyphae blackish-brown, either (type *Da*) thin (*M. R. atrovirens*), forming a secondary mantle outside an original mycorrhiza, or (type *Dn*) coarser (*M. R. nigrostrigosum*), plentifully radiating from the surface (cf. HATCH 1934, BJÖRKMAN 1937).

In the available root material only mycorrhiza *A* and *B* are of any importance; the other types occur but sparsely (see tab. 6—13).

The pseudomycorrhiza occurring was very similar in all soils. Its appearance is seen from figs. 21—23.

Technique. All roots were fixed in KARPETSCHENKO-NAWASCHIN's solution and examined under low magnification. Whenever needed for ascertaining the type of mycorrhiza, the short-roots were cut for microscopical examination, a freezing microtome being used in many cases. Orseillin BB with anilin blue (STRASBURGER 1913) has been used for staining.

The frequency of the mycorrhiza is expressed either as mycorrhizal numbers (average number of mycorrhizae to a seedling) or as percentages (percent of short-roots transformed into mycorrhizae). The mycorrhizal numbers will be preferred when mycorrhiza and shoot development are to be compared, but the percentages are believed to indicate better how the prevailing conditions affect mycorrhiza formation. Both kinds of figures refer to the sum total of *A*- and *B*-mycorrhizae only.

## 2. Development of roots and mycorrhiza under the different conditions.

In all forms of humus the roots were shorter and less branched in cultures to which much nitrate had been added (tab. 6—7, 12—13). Where nitrate was given in very high doses the roots were coarse and often had swollen, claviform tips (figs. 1 and 22). In strongly shaded cultures the roots were poorly developed and little ramified (tab. 8—9, 12—13, fig. 2).

Root-hairs occurred in greater numbers in spruce than in pine plants. They were more numerous in cultures with nitrate added than in those without such addition and more numerous in more shaded than in less shaded cultures (cf. fig. 3).

The short-roots were as a rule single or very little ramified. Most of them (60—90 %) were in all soils developed as mycorrhizae *A* or *B*, usually showing a very different appearance in different soils but much the same in spruce and pine grown in the same soil, as is seen from the following brief synopsis and from figs. 4—19.

Mull, oak-wood. The commonest type has a thin (10—20  $\mu$ ), light-brown mantle (fig. 4). Another type has a thick (40—60  $\mu$ ), dark-brown, glabrous mantle (figs. 4 and 5) of coarse hyphae (7—10  $\mu$ ). In the latter type Hartig's network is much thinner near the central cylinder than in the outer parts of the cortex.

Mull, spruce-wood, K. Two types: a dark-brown form with 20—30  $\mu$  thick mantle and a form with characteristic, heavy (40—80  $\mu$ ), greyish-white mantle of hyphae 4—7  $\mu$  thick (fig. 6).

Mull, alder-wood. Commonest type: dark-brown, generally non-ramified; mantle 5—20  $\mu$  (figs. 7 and 8); faint intracellular infection. In pine, generally just below the soil surface, a for the most part strongly ramified type was found having a 20—50  $\mu$  thick, soft, light-yellow mantle (fig. 9).

Mull, beech-wood. Commonest type: often profusely ramified with yellow, 20—30  $\mu$  thick mantle (figs. 10 and 11).

Garden soil. *A*- and *B*-mycorrhizae dark-brown with or without extremely thin mantle (fig. 12). Hartig's network thin (3—5  $\mu$ ) but generally fairly well developed.

Mull rich in Ca, spruce-wood. Commonest (*A* and *B*) type, both in pine and spruce (fig. 13): dark-brown, never ramified, with very thin mantle (up to 10  $\mu$ ). Another type (fig. 13, cf. fig. 14) has a thick (50—100  $\mu$ ), light-grey, easily loosening mantle and generally a narrower basal part with or without extremely thin mantle of the same kind as in the first type. A third type (fig. 15, cf. also fig. 17) was common in this soil but occurred fully developed only in pine plants. It is dark-brown, always rather short and thick with mantle 5—20  $\mu$ , rough surface, often as if pitted, and intracellular infection, in all the cells of the primary cortex right into the endodermis of the same kind of hyphae as in Hartig's network, but frequently much stouter (up to 12  $\mu$ ; fig. 16). Mostly the cell nuclei (7—10  $\mu$ ) lay excentrically or were degenerate, 2-nucleate hyphae (nuclei up to 4  $\mu$ ) filling the cells altogether. These hyphae are contracted, moniliform, for the most part apparently fragmented, showing round or irregularly elliptical vesicles. In some cortical cells no vesicles were visible and a structureless mass filled the cells.

Mor + sand. All *A*- and *B*-mycorrhizae were externally of the same type, dark-brown, short, uneven on surface with 10—30  $\mu$  thick mantle (fig. 17) and had the appearance on ordinary ectotrophic mycorrhizae. In pine, however, many of them were as distinctly ectendotrophic as the last described type. Hartig's network often had 2—3 layers.

Mull, spruce-wood, O. Same types as in the other mull (rich in Ca) from the same place. The narrow, dark-brown type was still more dominant here and the thick-mantled type less common. The third (ectendotrophic) type occurred only in exceptional instances.

The morphological and anatomical type of the mycorrhiza remained in most soils unaltered even after a fairly large addition of nitrate and with weaker radiation. In the mor, however, intracellular infection was less common in cultures given much nitrate (ser. N<sub>9</sub>), and in mull from alder-wood there occurred in the series N<sub>27</sub> a peculiar type of mycorrhiza (figs. 18—19) with soft, light-yellow mantle around the swollen lateral roots and short-roots. In soils where intracellular infection occurred, this appeared to be greatly reduced with weaker radiation.

### 3. Summary and discussion of results.

*Development of mycorrhiza in the various soils, with enough light and no nitrate added.*

Chemically the soils used were fairly similar (tab. 1). Possibly with the exception of the mor, no soil is likely to have been low enough in mineral nutrients for a test to be made of HATCH's (1937) opinion that a shortage of mineral salts in the

soil is a condition for mycorrhiza formation. Most of the soils were also fairly high in total nitrogen (tab. 1). The soils differed a great deal in respect of nitrification (tab. 1, cf. tab. 4), but no relation between this variation and the development of mycorrhiza could be noticed. It is, however, worth noting that the mycorrhiza in all soils — amongst which the majority are of the most pronounced mull type and rich in nutrients — reached high percentages and was relatively well developed.

The degree of acidity, which varied from  $p_H$  4.5 (mull, spruce-wood, K) to  $p_H$  7.5 (garden soil), does not seem in any way to have affected mycorrhizal development (cf. tab. 1 and 8—9).

*Development of mycorrhiza in cultures with and without additions of nitrate.*

With an addition of nitrate the mycorrhizal development was found on the whole to decrease, as judged by both the percentages of short-roots converted into mycorrhizae (fig. 24) and the numbers of mycorrhizae to each seedling (tab. 6—7, 12—13, fig. 27). This was at any rate the case with larger doses of nitrate. It is remarkable that mycorrhizal development took place at all with the enormously high concentrations of nitrate prevailing in some cultures (tab. 4). These exceed several times the highest nitrate contents known to have been found in fresh specimens of natural forest mull, at least in Nordic forests (cf. WEIS 1908, p. 272). Hence, a high nitrate content in the soil does not seem in itself to prevent mycorrhizal development in spruce and pine seedlings. The results of the present study do not support LINDQUIST's opinion that a high nitrate content in the mull of certain Danish and Scanian forests with a herbaceous ground vegetation would be the main cause of the poor mycorrhizal development in spruce seedlings and the failure of spruce reproduction in such forests.

The shoot development of the spruce seedlings remained surprisingly steady with or without an addition of nitrate to the soil, and for spruce no correlation is found between mycorrhizal numbers and shoot development when studying the variation due to the nitrogen factor. For pine, however, a positive correlation is found (fig. 27). This is due to the fact that the pine seedlings developed on the whole better without nitrate watering.

*Development of mycorrhiza as influenced by radiation.*

Whereas shoot development was considerably better at 49 % than at 23 % radiation, mycorrhizal development was found to be as good at 23 % as at 49 % and 76 % radiation, both in pine and spruce plants (fig. 25 and 26, tab. 8—11).

On the other hand, no mycorrhiza was found in 1-year seedlings at 6—8 % radiation (figs. 25—28 and 30, tab. 9, 11, 13, 14), and in pine seedlings mycorrhiza occurred only very sparsely at as much as 12 % radiation (figs. 25, tab. 8). One-year spruce seedlings grown in the shade of *Aegopodium* and *Scrophularia* had on the average only 2 mycorrhizae per plant, as compared with 47 in the control culture (tab. 11 and 14).

Up to 23 % radiation the percentage of mycorrhiza increased in different ways in pine and spruce (figs. 25 and 26). In pine it increased rapidly between 12 and 23 % radiation from a value close to zero up to, or near, the maximal value. In spruce most of the increase took place between 6 and 23 % radiation and as a rule more between 6 and 12 % than between 12 and 23 % radiation. In most soils the mycorrhiza percentage reached maximal or nearly maximal values al-



ready at 23 % radiation. Such values amounted to 60—90 %; the maximum for spruce in garden soil, however, lay below 60 %. The main result obtained is that the mycorrhizal development was in all the soils largely dependent upon the light (for a contrary view cf. the opinion of LINDQVIST 1932).

Contrary to the mycorrhiza percentages, the mycorrhizal numbers did not reach as a rule a maximal value at 23 % radiation, but continued to rise right up to 49 % radiation, especially in pine (tab. 8 and 9).

In the present study the development of mycorrhiza in pine and spruce has been found to vary with the incident radiation much as does photosynthesis. Especially the assimilation curves for spruce needles (STÄLFELT 1924) show remarkable agreement with my curves in figs. 25 and 26, inasmuch as in both cases the curves rise rapidly only below 1/4th of the total radiation and frequently do not show any further rise. The agreement seems to speak in favour of a direct relation existing between the production of carbohydrates and mycorrhizal formation. Without drawing too far-reaching conclusions, one may recall in this connection the theory first advanced by FRANK (1885) and upheld also by recent writers (cf., e. g., REXHAUSEN 1920, MELIN 1925, ROMELL 1939), according to which the mycorrhizal fungi of trees parasitize the roots of their hosts for simple carbohydrates (sugars) available in the root-cells to these fungi but not to the mass of heterotrophic organisms keenly competing for such food in the soil.

As is seen from tab. 8 and 9 and also 11—13, *pseudomycorrhizae* occurred in high percentages in spruce and pine seedlings grown in weaker light than 23 % radiation, and since in the most shaded cultures mycorrhiza did not develop, probably all became pseudomycorrhizae under such conditions. On the other hand, the parasitic mycelium of the pseudomycorrhizae did not seem to be very active in the cells of plants from more strongly shaded cultures; nor was mycorrhiza *Da*, in which the parasitic *atrovirens*-mycelium forms a characteristic secondary mantle, consistently any more frequent in such cultures.

If the variation due to different radiation is alone considered, a very strong positive correlation appears between shoot weights and mycorrhizal numbers, both for pine and spruce (fig. 27).

*Mycorrhiza development in the combined series (nitrogen and light factors both varied).*

Fig. 28 shows that with high nitrate contents in the soil the mycorrhiza percentages rose more slowly with increasing radiation than they did when less nitrate was present. In the series  $N_3$  and  $N_9$  the percentage of mycorrhizae showed an approximately linear rise from 12 % right up to 49 % radiation, instead of attaining maximal or nearly maximal values at 23 % radiation.

With the same radiation, shoot development was better in series  $N_3$  and  $N_9$  than in the series not watered with nitrate, or at least equally good. The hampering of mycorrhiza formation by the enormously high nitrate contents occurring in the series  $N_3$  and  $N_9$  was thus not accompanied by any general injury or retardation in development (fig. 29). Such did not occur until still higher nitrate contents had been reached.

---