

CAJSA NYGREN • BJÖRN LINDAHL • ANDY TAYLOR

## Mykorrhizasvamparnas näringsupptag – nyckeln till ökad förståelse för störningseffekter på svampsamhället?

- I svenska barrskogar är nästan alla trädens finrötter koloniserade av symbiotiska mykorrhizasvampar som hjälper träden att tillgodogöra sig näringsämnen i marken.
- Vår kunskap om mykorrhizasvamparnas omsättning av kväve och fosfor i skogsmark bygger på studier av några få snabbväxande och lättodlade svamparter. Tyvärr är det inte alltid de lättodlade svamparterna som är vanligast, och därmed ekologiskt viktiga, ute i skogen.
- Här visar vi att flera av de ekologiskt viktigaste arterna går att odla i renkultur. Alla svamparter som vi undersökt kan bilda enzymer som gör det möjligt för dem att utnyttja ett flertal olika kväve- och fosforkällor. Förmågan att ta upp olika näringsämnen varierade dock avsevärt mellan arterna.
- Ökad kunskap om ektomykorrhizasvamparnas näringsupptag kan ge oss större möjligheter att förutse hur svamparna reagerar på störningar i miljön, t.ex. förändrat klimat och ökat kvävenedfall.



Figur 1. Mykorrhizan som bildas mellan trädens finrötter och olika svampar ser olika ut beroende på art. Till vänster exempel på arter med vatten-avstötande, rikligt mycel som växer ut i jorden från trädrotten. Den stora bilden visar en rödskivig kanelspindling, och den infällda gultrådskind. Till höger arter med väldigt lite mycel som omsluter trädrotten som ett slags strumpa. Fruktkropparna är grönmjölkiga vitriskor och den infällda bilden visar mykorrhiza från storkremla. De här olika mykorrhizatypernas utseende kan påverka hur de tar upp näringsämnen. Stora foton: Cajsa Nygren, infällda: Andy Taylor.

**M**ykorrhizasvampar spelar en central roll för att trädens ska kunna tillgodogöra sig kväve och fosfor från olika näringskällor i marken. Mykorrhiza är en symbios som bildas mellan vissa svamparter och trädens rotspetsar. I en svensk barrskog är 95–100 procent av trädens rotspetsar koloniserade av mykorrhizasvampar vilket betyder att nästan allt trädets näringsupptag sker via svampen. I näringsfattiga skogar är detta samspel en förutsättning för trädets näringsupptag, och i utbyte får svamparna kolhydrater från trädets fotosyntes. Många svampar av den här sorten bildar stora fruktkroppar, t.ex. Karljohansvamp, kantareller och flugsvampar. Till största delen lever emellertid svamparna under marken, som mykorrhiza kring rötterna och som hyfer som sträcker sig ut i jorden för att ta upp näring.

### Mykorrhiza och näringsämnen

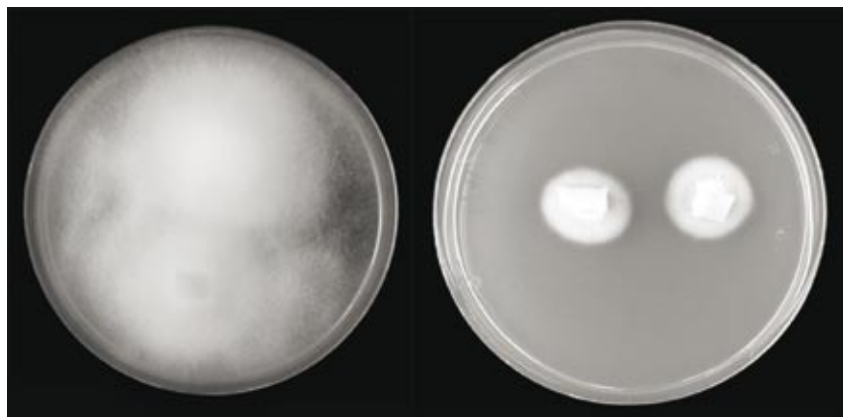
Framför allt är det kväve, följt av fosfor, som begränsar tillväxten i våra skogar. Merparten av kvävet och fosfor är dock hårt bunden till organiskt material i marken, men vissa mykorrhizasvampar förfogar över en stor arsenal av enzymer som gör att de kan komma åt näringen i de organiska föreningarna. Enklare kväveformer, t.ex. nitrat och ammonium, finns bara i mycket små mängder i våra näringsfattiga skogar.

Kunskapen om dessa svampars enzymatiska förmåga har hittills kommit från experiment med några få lättodlade och snabbväxande arter (pluggskivling, laxskivling, röd flugsvamp, fränskivling och

vissa soppar) medan vi har vetat ganska lite om de släkten som är vanligast på trädens finrötter (t.ex. spindlingar, riskor, kremlor och olika skinnsvampar). Svamparnas förmåga att ta upp olika näringsämnen i laboratorieförsök kan skilja sig åt avsevärt mellan olika arter, och även i fält kan man se att svampar hanterar näringsämnen olika. Vid skogsgödsling med ammoniumnitrat sker dramatiska ändringar i mykorrhizasamhällets artsammansättning; mineralkväve påverkar de flesta svampar negativt men andra blir mer vanligt förekommande (se Faktaruta).

### Att odla svamp på labbet – en utmaning

Idag baserar vi det mesta av våra kunskaper om mykorrhizasvamparnas näringsupptag på ett fåtal ”labbråttor” som är enkla att odla i renkultur. Eftersom de här arterna inte är särskilt vanliga på trädens finrötter är det svårt att dra några generella slutsatser om mykorrhizasvampars näringsupptag genom att bara undersöka dessa lättodlade svampar. Vår första utmaning var att försöka odla ett stort urval av vanliga mykorrhizasvampar från olika grupper i renkultur. Det visade sig vara mycket tålmodskrävande och i vissa fall krävdes över 100 försök innan svampen började växa. Särskilt arter från grupperna spindlingar, kremlor och trådingar var svåra att odla. Inga trådingar kunde fås att växa över huvud taget. Däremot var riskor, taggsvampar, musseroner och vissa skinnsvampar något enklare att odla. Gemensamt för nästan alla ekologiskt viktiga arter var att de växte mycket långsamt (se Figur 2).



Figur 2. Svampmycel som växer på en näringsplatta. Till vänster syns ett mycel från en röd flugsvamp som efter en månads odling täcker hela plattan. Mycelet till höger, mandelkremla, har bara växt några millimeter efter ett halvår. Foto: Cajsa Nygren.

## Förändringar i mykorrhizasamhället efter skogsgödsling

Våra svenska skogar gödglas oftast med ammoniumnitrat för att öka virkesproduktionen. Gödningen påverkar mykorrhizasamhällena drastiskt och fruktkroppar av arter som pluggskivling och vissa riskor, t.ex. pepparriska och småriska, kan bli extremt vanliga. Andra grupper påverkas negativt och fruktkropparna kan försvinna helt från gödslade ytor. De negativa effekterna är särskilt tydliga för gruppen spindlingar, men också trådingar och vissa soppar minskar efter gödsling. Även under jorden sker stora förändringar. Om man undersöker mykorrhizan på trädens finrötter kan man se att samhället har förändrats och att vissa arter blir vanligare medan andra minskar.

### Organiska kväve- och fosforkällor

När vi väl hade ett brett urval av ekologiskt viktiga arter att arbeta med, de flesta aldrig tidigare odlade, var nästa steg att utreda vilka näringsämnen de kunde tillgodogöra sig. Vi undersökte mykorrhizasvamparnas förmåga att utnyttja protein, nitrat och olika fosforkällor genom att odla svampmycel i renkultur och undersöka enzymaktiviteter. Det visade sig att i stort sett alla arter kunde utnyttja de kväve- och fosforkällor som användes i experimenten. Hur effektivt olika källor kunde utnyttjas varierade dock avsevärt mellan arterna.

Nästan alla svamparna kunde bryta ner proteiner med hjälp av särskilda enzymer – proteaser. Detta är inte särskilt överraskande, eftersom mycket av kvävet i marken finns i form av proteiner. Vi fann också att vissa arter utsöndrade flera olika proteinnedbrytande enzymer medan andra bara producerade en typ. Vidare kunde alla isolat också utnyttja flera typer av fosforkällor. Fosforkällorna som användes i studien var enkelt fosfor, fosfor bundet i en organisk förening och apatit. Apatit är ett vanligt mineral och finns som komponent i exempelvis granit, gnejs och järnmalm. Det var vanligt att svamparterna föredrog att använda en av de tre fosforkällorna framför de andra, men vilken det var varierade mellan arterna.

Vi tror att mykorrhizasvamparna har anpassat sin förmåga att använda olika fosforkällor beroende på var i jorden de

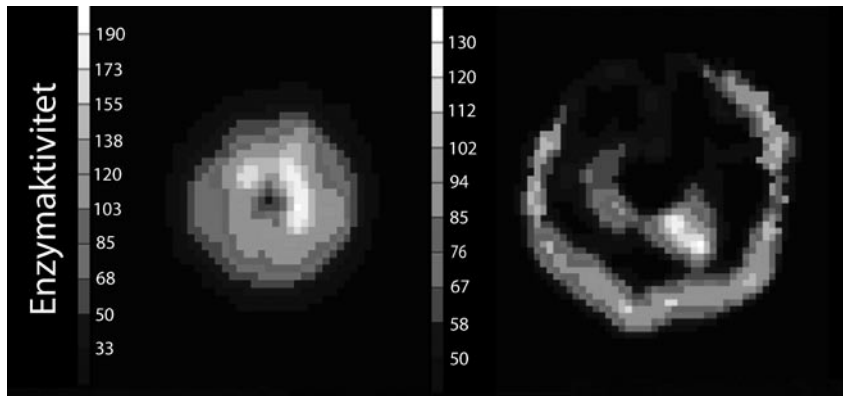
växer. Olika arter av mykorrhizasvampar växer nämligen i skilda delar av jordprofilen. Arter som förekommer mest i mineraljorden växer förmodligen bäst på mineralet apatit. Flera studier krävs dock för att säkerställa om det här sambandet existerar. Den här studien visar också att enzymet som bryter ned fosfor bundet i organiska föreningar oftast produceras i störst mängd i de äldre delarna av mycelet, eventuellt för att återvinna näring ur gamla hyfer. Några få arter hade den högsta enzymkoncentrationen i de nyaste delarna av mycelet. De arterna har gemensamt att de snabbt kan kolonisera nya ytor. Mer enzymproduktion i kanten av mycelet kan betyda att de är bättre på att konkurrera med andra arter om organiskt fosfor i marken (se Figur 3).

### Nitratanvändning

Svamparnas olika respons på gödning med ammoniumnitrat tyder på att de är olika bra på att använda de här minerala näringsämnen (se Faktaruta). Eftersom de flesta svamparna i vår studie växer bra på ammonium valde vi att undersöka deras förmåga att använda nitrat lite närmare. Vi fann att alla arter kunde utnyttja nitrat som kvävekälla och att gener för bildning av enzymet nitratreduktas var vanligt förekommande. Förmågan att tillgodogöra sig nitrat varierande mycket mellan arterna, och vissa svampar (flugsvampar och riskor) växte väldigt lite på nitrat som enda kvävekälla. Däremot växte spindlingar, soppar och musseroner mycket bättre (Figur 4). Det här var ett överraskande resultat eftersom de arter som växte mest är kända för att försvinna snabbast efter gödning med nitrat!

Vi tror att de här oväntade resultaten beror på att man måste ta hänsyn till hur de olika arternas mykorrhiza ser ut. De arter som växer bra på nitrat (t.ex. spindlingar) bildar i regel ett stort nät av vattenavstötande hyfer (Figur 1). Allt nitrat som transporteras genom svamparnas cellmembran till trädrotten måste byggas in i proteiner innan det kan transporteras till trädet. Detta är en dyr process som lägger beslag på mycket av det kol som trädet förser svampen med. Svampen blir kolbegränsad och kan inte avsätta kol till att bilda nya fruktkroppar och ny mykorrhiza.

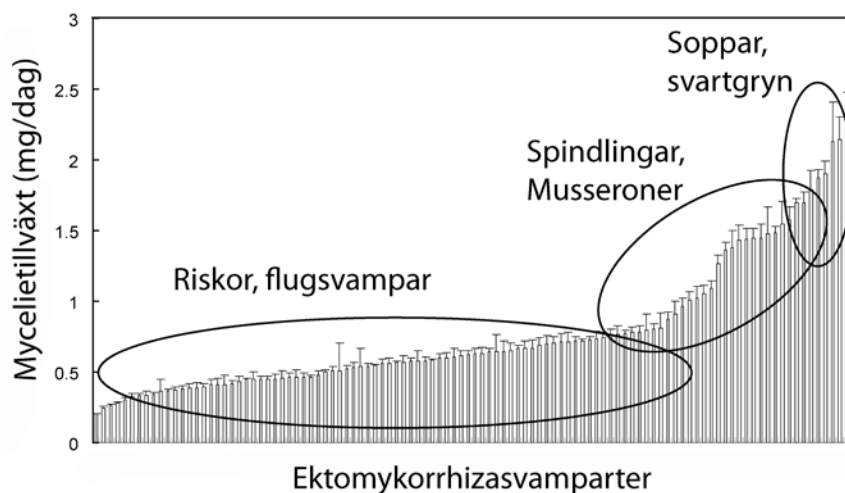
De arter som växer minst på nitrat (t.ex. riskor) bildar en helt annorlunda typ av mykorrhiza. De har knappt några myceltrådar som sträcker sig ut i jorden, utan



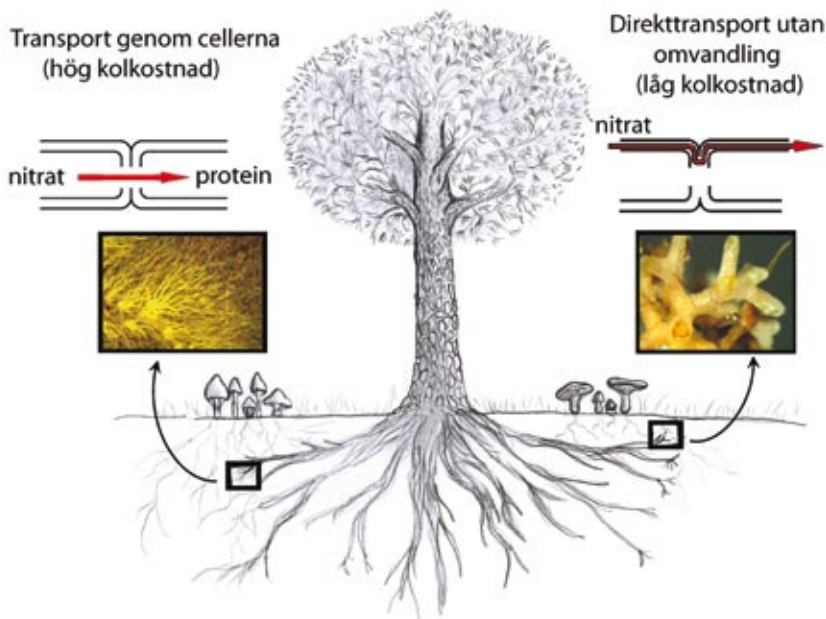
Figur 3. Mycel av röd flugsvamp (t.v.) och örsoopp (t.h.) som växer på näringsplattor med organiskt fosfor. Ljusare färg betyder att mycelet producerar mer av det enzym som bryter ned organiskt fosfor. De flesta svamparterna hade högst enzymaktivitet i de äldre delarna av mycelet, eventuellt för att återvinna näring ur gamla hyfer. Några få arter producerade däremot mer enzym i kanten av mycelet vilket kan betyda att de är bättre på att konkurrera med andra arter om organiskt fosfor i marken.

mycelet täcker trädets finrötter ungefär som en strumpa (Figur 1). Eftersom de här mykorrhizorna inte är vattenavstötande (tvärt emot spindlingarnas) är det möjligt att nitrat kan transporteras direkt genom "svampstrumpan" (manteln) till roten utan att ens tas upp av svampens celler. På så vis använder de här arterna mycket mindre kol än de som måste omvandla nitrat och får förhållandevis mer kol att tillverka fruktkroppar av. Vissa observationer tyder på att genen för enzymet som omvandlar nitrat hos riskor och flugsvampar inte är funktionell. Dessa svampsläkter har strumpliknande mykorrhiza och kan därför skicka nitrat direkt till rötterna utan att omvandla det. För en sammanfattning av den här teorin, se Figur 5.

Ektomykorrhizasvampar kan alltså använda ett brett urval av organiska och minerala ämnen som källa till kväve och fosfor. Till och med nitrat, som förekommer mycket sparsamt i ogödslad skog, kan användas. Det här tyder på att mykorrhizasvamparna har behövt utveckla ett brett spektrum av enzymer för att kunna tillgodogöra sig olika näringskällor i den näringsfattiga, nordliga skogen. Genom att ta reda på mer om de här svamparnas näringsupptag får vi allt större möjligheter att förklara de ändringar i samhällsstruktur som man kan se efter störningar. Denna kunskap kan också användas till att förutsäga vad som kommer att ske i framtiden efter kvävedeposition eller klimatförändringar.



Figur 4. Mycelietillväxt av 106 olika mykorrhizasvamparter där nitrat har använts som kvävekälla.



Figur 5. En hypotes som skulle kunna förklara varför vissa svampar ökar i antal medan andra minskar efter kvävegödning. Svampar med ett stort nät av vattenavstötande hyfer (t.ex. spindlingar) måste ta upp nitrat i cellerna och omvandla det innan nitraten kan transporteras till trädet, en process som kräver mycket kol. Svampar med strumpliknande mykorrhiza (t.ex. riskor) kan transportera nitrat utan att ta in det i cellen. På så vis använder riskor och andra arter med strumpliknande mykorrhiza mycket mindre kol än de som måste omvandla nitrat och får förhållandevis mer kol att tillverka fruktkroppar av. Teckning: Cajsa Nygren.

### Ämnesord

Mykorrhizasvampar, symbios, näringsupp- tag, skogsgödning, enzymer

### Läs mer

Fransson, P. 2000. Skogsgödning och my- korrhizasvampar. Fakta Skog nr. 7.  
Nygren, C.M.R., Edqvist, J., Elfstrand, M., Heller, G. & Taylor, A.F.S. 2007. Detection of extracellular protease activity in diffe- rent species and genera of ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 17: 241-248.

Nygren, C.M.R., Eberhardt, U., Karlsson, M., Lindahl, B., Parrent, J. & Taylor, A.F.S. 2008. Growth on nitrate and occurrence of nitrate reductase genes in a phyloge- netically diverse range of ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 180: 875-889.  
Nygren, C.M.R. & Rosling, A. 2009. Locali- sation of phosphomonoesterase activity in ectomycorrhizal fungi grown on different phosphorus sources. *Mycorrhiza*. Under tryckning.

### Författare



Cajsa Nygren arbetar med svampar, enzymer och ekologi i mykorrhizagruppen, och har nyligen disputerat, vid institutionen för skoglig mykologi och patologi, SLU Box 7026 750 07 Uppsala.  
Tel: 018-671837, fax: 018-673599  
E-post: Cajsa.Nygren@mykopat.slu.se  
Internet: www.mykopat.slu.se



Björn Lindahl och Andy Taylor ingår i samma mykorrhizagrupp och arbetar med svampekologi respektive ekogeografi och miljöpåverkan. Björn arbetar vid institutionen för skoglig mykologi och patologi. Andy jobbade tidigare på samma institution men finns nu på Macaulay-institutet i Aberdeen, Storbritannien.  
Tel: 018-67 27 25 resp. +44-1224 395000  
E-post: Bjorn.Lindahl@mykopat.slu.se resp. A.Taylor@macaulay.ac.uk

### Fakta Skog – Om forskning vid Sveriges lantbruksuniversitet

Redaktör: Göran Sjöberg, SLU, Fakulteten för skogsvetenskap, 901 83 Umeå  
090-786 82 96 • Goran.Sjoberg@adm.slu.se

Ansvarig utgivare: Jan-Erik Hällgren, 090-786 82 38 • Jan-Erik.Hallgren@sfak.slu.se

Webb: www.slu.se/forskning/faktaskog

Prenumeration: 15 nummer per år för 340 kronor + moms.

SLU Publikationstjänst, Box 7075, 750 07, Uppsala, 018-67 11 00 • Publikationstjanst@slu.se

Elanders Tofters AB, Uppsala 2009

ISSN 1400-7789 © SLU



Universitetet som utbildar och forskar för livet