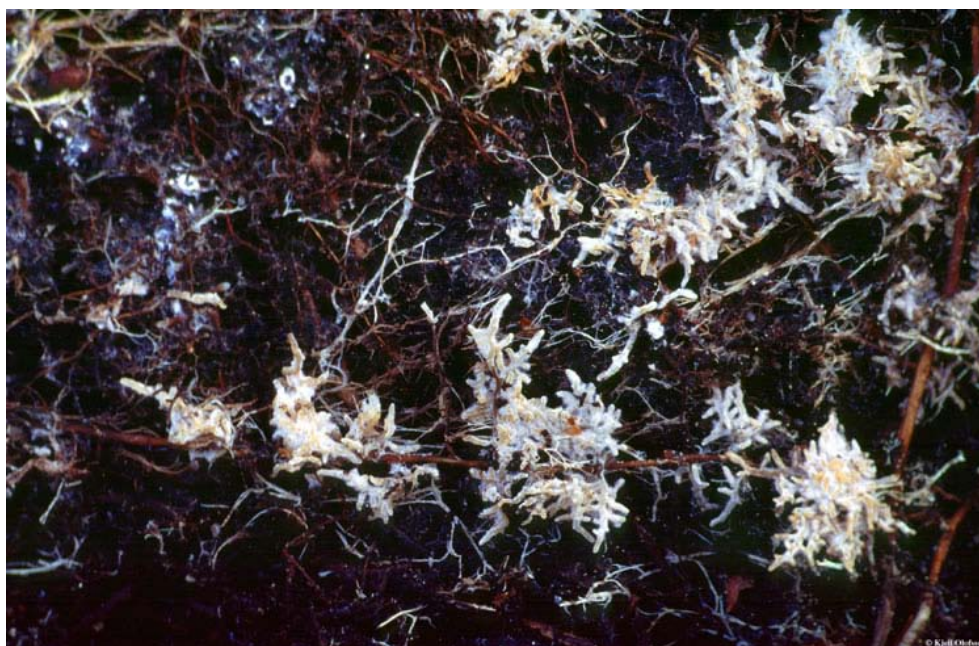


PETER HÖGBERG • MONA NORDSTRÖM HÖGBERG • TORGNY NÄSHOLM

Ektomykorrhizan minskar förluster av kväve från skogen



FIGUR 1. Rötter med ektomykorrhizasvamp. Lägg märke till de vita svampmantlarna runt trädens finrötter, och svampmycelet ute i marken.
Foto: Kjell Olofsson.

- Tillförsel av kväve till skogsekosystem i samband med gödsling, eller som luftföroreningar, leder till minskad fruktkropps bildning av svampar som bildar symbiosen ektomykorrhiza med skogsträdens finrötter, sannolikt beroende på minskad allokering av kol från träd kronorna.
- Med hjälp av den stabila kolisotopen kol-13 kunde vi visa att kvävetillförsel minskade allokeringen av kol till mykorrhizasvampar och andra markmikroorganismer med så mycket som 60 %.
- Undersökningar i ett antal skogar visar att kväveminaliseringen (produktionen av oorganiskt kväve genom nedbrytning av organiska kväveföreningar) är snabbare i skogsmarker med lite svampmycel men med stor andel bakterier.
- Överskott av oorganiskt kväve kan förorena grund- och ytvatten som nitrat, eller leda till produktion (via denitrifikation) av växthusgasen lustgas. Ektomykorrhizan förefaller att ha en nyckelroll i att minska sådana förluster.
- I ett långsiktigt försök, där skogen belastats med 100 kg kväve per hektar och år under 20 år, kunde vi påvisa en signifikant återhämtning av ektomykorrhizan under en tidsperiod av 15 år efter att kvävebehandlingen avslutades.

Rötterna hos våra skogsträd bildar symbioser med svampar. Den vanligaste symbiosen hos våra skogsträd är ektomykorrhiza, som kännetecknas av att svampen inte tränger in i växtens rotceller, men bildar ett nätverk mellan dessa och en mantel runt de minsta rötterna (Figur 1). Från manteln penetrerar svamphyfer vidare ut i marken. Svampen är mer eller mindre direkt beroende av kol (socker) från värdväxtens fotosyntes. I gengäld tar den upp och för över näringsämnen och vatten från marken till växten. I våra skogar begränsas tillväxten av tillgången på kväve. Mykorrhizans betydelse för skogsmarkens omsättning av kväve och trädens upptag av detta näringsämne är därför särskilt intressant. I det här faktabladet diskuterar vi främst ektomykorrhizans förmåga att ta upp mycket kväve och därmed förhindra förluster av kväve från skogsekosystemen genom utlakning av nitratkväve eller denitrifikation, som leder till produktion av den potenta växthusgasen lustgas (N_2O).

Det har en längre tid varit känt att mängden kol som träden skickar till sina rötter och till mykorrhizasvampar är hög vid låg tillgång på kväve i marken, men lägre vid hög tillgång. I försök med kvävegödsling såg man t.ex. en tydlig minskning av fruktkroppsbildningen av svampar som bildar ektomykorrhiza. En minskning av fruktkroppsbildningen hos dessa svampar observerades också i Centraleuropa, och misstänktes bero på kväveföreningar. Hur stor den kvantitativa effekten av tillförsel av kväve är på kolflödet till mykorrhizasvamparna har inte varit känt. Därmed är det även svårt att uppskatta hur kvävetillförsel påverkar mykorrhizans betydelse för att kvarhålla

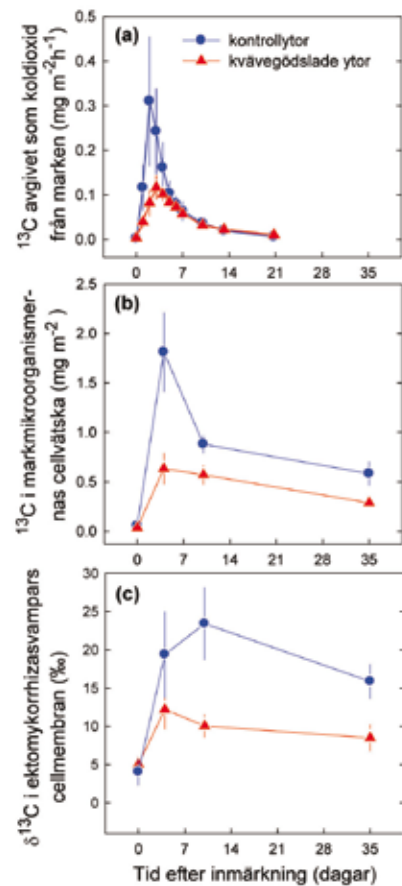
kväve i ekosystemet. Det har inte heller varit känt hur lång tid det tar för ektomykorrhizasvamparna att återhämta sig och återuppta sina ekosystemfunktioner efter en stor tillförsel av kväve. Detta har gjort det svårt att bedöma de långsiktiga effekterna av kvävededfall (kväveföreningar), och av gödsling med kväve i syfte att öka skogsträdens produktion.

Ett tekniskt genombrott

Frågorna kring kvävetillförselns betydelse för ektomykorrhizasvamparnas roll i skogsekosystemens förmåga att kvarhålla kväve har varit svåra att besvara. Man har studerat problemen i småskaliga försök på laboratorier, men det är osäkert om de effekter man då funnit kan översättas till en helt annan skala i fält. Vi bestämde oss därför att studera hur kvävetillförsel påverkar kolflödet från trädkronorna till trädrotter och mykorrhizasvampar direkt i fält. Vi använde oss av den stabila (icke-radioaktiva) kolisotopen ^{13}C . Denna utgör vanligtvis endast drygt 1 % av kolatomerna medan knappt 99 % är ^{12}C . Under några få timmar inneslöt vi 50 kvadrater stora ytor med 4–5 m höga tallar i tält av genomskinlig plast (Figur 2) och tillförde koldioxid med allt kol i form av isotopen ^{13}C (som då kom att utgöra flera procent av kolatomerna mot bara 1 % under naturliga förhållanden). Sedan tog vi bort tälten och lät träden ta upp vanlig ^{12}C -dominerad koldioxid. Under den s.k. inmärkningsen tog träden upp tydligt mätbara kvantiteter av ^{13}C , som vi sedan kunde följa i träden, från barren, ner genom trädstammarna, genom trädens rötter och ut till mikroorganismer i marken.



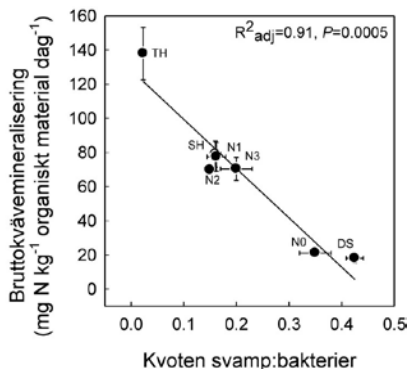
FIGUR 2. Inmärkning av trädens fotosyntesprodukter gjordes med den stabila (icke-radioaktiva) kolisotopen ^{13}C . Under någon – några få timmar exponerades träden i plasttälten för ^{13}C -koldioxid. Det märkta kolet kunde sedan spåras genom träden och så småningom till mikroorganismer och smådjur i marken. Foto: Mark Blackburn.



FIGUR 3. Allokeringen av kol (^{13}C) från trädens kronor till organismer i marken på ogödslade kontrolltytor (blått) och på kvävegödslade tytor (rött) över tiden. Inmärkningsen med ^{13}C (se Figur 2) avslutades vid dag 0. Figur 3a visar hur märkt kol respireras och avgår från marken, 3b visar hur abundansen av märkt kol i markmikroorganismernas cellvätska ändras, och 3c visar abundansen av märkt kol i en fettsyra ($\delta^{13}C$ beskriver avvikelser i kvoten $^{13}C/^{12}C$ relativt Vienna Pee Dee Belemnite-standard uttryckt i promille (Högberg, M.N. et al. 2010)) som är typisk för ektomykorrhizasvamparnas cellmembran.

Kvävetillförsel minskade allokeringen av kol till ektomykorrhiza

Det märkta kolet transporterades från trädkronorna till rötterna med en hastighet av ungefär 1 decimeter per timme i trädens innerbark. Efter två dagar nådde det rötterna och deras mykorrhizasvampar. Allokering av kol till mykorrhizasvamparna på kvävegödslade ytor var hela 60 % lägre än på ogödslade kontrolltytor (Figur 3). Dessa hade gödslats med 100 kg kväve per hektar och år två år i rad, vilket innebär en relativt stor tillförsel av kväve till den magra tallhed där experimentet utfördes.



FIGUR 4. Sambandet mellan kvävemineraliseringshastigheter och markmikroorganism-samhällets sammansättning längs en naturlig gradient av ökad kvävetillgång i marken från ett inströmningsområde till ett utströmningsområde för grundvatten (ytorna DS, SH och TH), och på ytorna i ett långsiktigt kvävegödslingsförsök (NO=kontrolltytor, N1=30 kg N per hektar och år, N2=2 x N1, N3=3 x N1, men har avslutats 13 år före mätning).

Mer fritt oorganiskt kväve i skogar med lite ektomykorrhiza – ökad risk för utlakning och lustgasbildning

Vi har funnit att skogsmark med lite svampmycel men relativt mycket bakterier omsätter kväve snabbare än skogsmark med mer svamp (Figur 4). En hög kvävemineraliseringshastighet ökar sannolikheten för den syrekrävande nitratbildningen (nitrifikationen), och därmed utlakning av den rörliga kväveformen nitrat. I och med utlakning av nitrat ökar risken att detta hamnar i syrefattiga miljöer och så även sannolikheten för bildning av lustgas genom denitrifikation, som sker i dessa. Under naturliga förhållanden sker dessa processer i utströmningsområden för grundvatten längst ned i sluttningar, där kvävetillgången och -omsättningen (Figur 4) är hög samtidigt som markmiljön växlar mellan syrerika förhållanden (gynnar nitrifikation) och syrefattiga förhållanden (gynnar denitrifikation). Under sådana förhållanden av hög tillgång på kväve så är också trädens allokering av kol till ektomykorrhizasvampar låg, vilket leder till låg kvot svampar:bakterier och därmed liten förmåga att kvarhålla fritt oorganiskt kväve. Stor och långvarig tillförsel av kväve genom deposition eller gödning skulle delvis kunna skapa de förhållanden som vi associerar med stor risk för kväveförluster, dvs. hög tillgång på kväve och låg kvot svamp:bakterier.

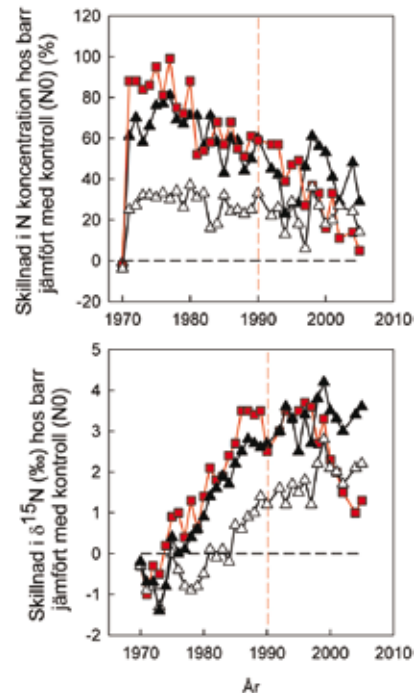
Ektomykorrhizan återhämtar sig om kvävebelastningen upphör

Det som sagts ovan kan inge farhågor för framtida effekter av fortsatt hög kvävedeposition och för skogsgödsling med kväve. Nya rön visar dock att kvävebelastade skogar relativt snabbt blir kvävebegränsade om kvävebelastningen upphör. Bra exempel på snabba minskningar i kväveutlakning kommer från experiment i Nederländerna och Tyskland där man med hjälp av tak avlett kvävedepositionen, så att den inte nått skogsmarken. Under taket har man vattnat ut ett renare ("förindustriellt") vatten och då redan inom ett fåtal år sett att kväveutlakningen nästan upphört.

Vi har studerat ett långsiktigt försök med extremt hög kvävebelastning av en tallskog i Norrliden ca 100 km från Umeå. I detta försök har man tillfört ca 100 kg kväve per hektar och år vid den högsta givan och två tredjedelar resp. en tredjedel vid två lägre givor. Dessutom finns det kontrolltytor, som bara mottar "bakgrundsdepositionen" som bara är några få kg kväve per hektar och år i detta område i Norrland. Som en jämförelse är kvävedepositionen som mest 15–20 kg per hektar och år i södra Sverige, och en konventionell gödslingsgiva i skogsbruket är 150 kg per hektar, vilket ges en eller ett fåtal gånger per omloppstid. Här, i vårt försök, gavs i det mest extrema fallet drygt 100 kg kväve per hektar och år 20 år i rad. Därefter stängdes den behandlingen av medan de lägre nivåerna på kvävebelastning fortsatte.

Hur påverkade då detta ektomykorrhizasvamparna och deras funktion? För att söka besvara den frågan har vi använt det faktum att ektomykorrhizasvamparna och deras mycel blir anrikade på den stabila kväveisotopen ^{15}N , medan det kväve som svamparna skickar vidare till sitt värdträd innehåller en lägre andel ^{15}N . Så fungerar det nämligen under de vanligt förekommande "kvävebegränsade" förhållanden, där ektomykorrhizan är en viktig komponent i trädens upptag av kväve från marken. Om ektomykorrhizan minskar, och dess betydelse vid upptaget av kväve därmed minskar, så borde trädskronornas kväve innehålla en allt större andel ^{15}N . Detta kunde vi observera på de kvävebelastade ytorna i försöket vid Norrliden där vi kunde följa ^{15}N i årsbarr från hela 35 år (Figur 5).

Efter att den högsta kvävetillförseln upphört 1990 dröjde det ca 6 år innan

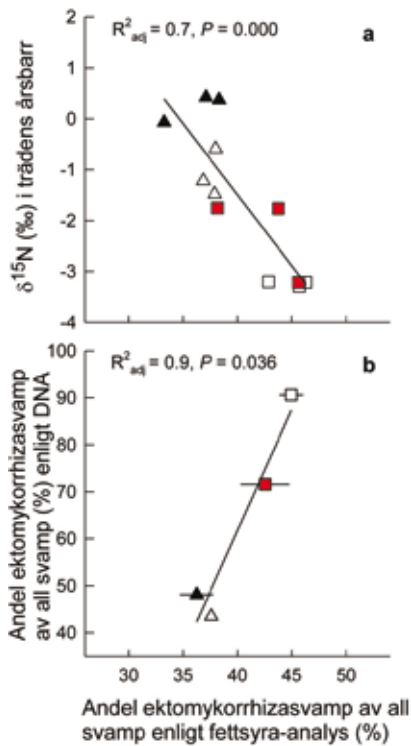


FIGUR 5. Kvävekoncentration (Figur 5a) och abundans av den stabila (icke-radioaktiva) kväve-isotopen ($\delta^{15}\text{N}$ beskriver avvikelser i kvoten $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ relativt den atmosfäriska N_2 -standarden uttryckt i promille (Högberg, P. et al. 2010) (Figur 5b) i årsbarr som insamlats varje år under tiden 1970–2005 från tallarna i försöket Norrliden. Både kvävekoncentrationen och abundansen av ^{15}N jämförs med den på kontrolltytor (de svarta streckade linjerna). Behandlade ytor är \triangle N1-tytor (ca 30 kg kväve per ha och år 1971–2005), \blacktriangle N2-tytor (ca 60 kg kväve per hektar och år 1971–2005), \blacksquare N3-tytor (ca 100 kg kväve per hektar och år 1971–1990, därefter ingen behandling, vilket markerats med röda streckade linjer).

koncentrationen av kväve och andelen ^{15}N började falla i trädens barr. Att detta högst sannolikt beror på att ektomykorrhizan återhämtat sig kunde vi verifiera på två sätt. Det ena var genom analyser av fettsyror som extraherats från marken; vi tittade särskilt på fettsyror som är associerade med svampar och bakterier. Det andra sättet vi använde var analys av DNA som extraherats från marken. Analyserna indikerade att förekomsten av ektomykorrhizasvampar på ytorna där kvävebehandlingen avslutats var mer lik den på kontrolltytor, jämfört med den på ytor som fortfarande belastades med kväve (Figur 6).

Slutsatser

Växtfysiologisk teori predikterar att träd minskar sin allokering av kol från kronornas fotosyntes till rötterna och deras my-



FIGUR 6. Indikatorer på kvoten ektomykorrhiza-svampar: alla svampar baserat på fettsyror eller DNA-sekvenser och funktion av ektomykorrhizasvampar ($\delta^{15}\text{N}$: låga värden indikerar att mykorrhizasvamparna har stor betydelse vid trädens kväveupptag) i försöket Norrliden 2004. Kontrolltyorna: □. Behandlade ytor är Δ N1-ytor (ca 30 kg kväve per ha och år 1971–2005), \blacktriangle N2-ytor (ca 60 kg kväve per hektar och år 1971–2005), \blacksquare N3-ytor (ca 100 kg kväve per hektar och år 1971–1990, därefter ingen behandling).

korhizasvampar om kvävetillgången ökar. Samtidigt bör mykorrhiza-symbiosens funktion som fälla för tillgängligt kväve i marken minska, vilket ökar risken för förluster av kväve och de negativa effekter på miljön som är förknippade med dessa förluster. Vad som inte varit känt i fallet skogsekosystem är 1) hur stor effekten av kvävetillförsel är m.a.p. effekten på trädens kolallokering till ektomykorrhizasvamparna, och 2) hur snabbt mykorrhizas roll återetableras i ett system som belastats med mycket kväve.

Vi har nu visat att effekten av kvävebelastning på trädens kolallokering till

ektomykorrhizasvamparna kan vara betydande, men också att dessa svampar och deras funktion i kväveupptaget återhämtar sig relativt snabbt om kvävebelastningen upphör. Vi vill i detta sammanhang betona att kvävebelastningen vi studerat varit extremt hög, speciellt med tanke på att lokalen vi studerat är belägen 64 grader nord, vilket innebär en kort växtsäsong och därmed betydligt mindre möjligheter för träden och mykorrhizasvamparna att binda kväve jämfört med på lokaler med längre växtperiod.

Framtida forskningsuppgifter

- Vi har studerat extrema förhållanden, dvs. effekterna av relativt höga kvävetillskott till nordliga skogsekosystem där växtsäsongen är kort, och därmed även tiden då kvävetillskottet kan bindas direkt till kol från trädens fotosyntes. Det skulle därför vara av stort intresse att studera effekter av lägre doser av kväve, som påminner om nivåerna på kvävedeposition i södra Sverige eller kvävetillförseln i samband med skogsgödsling, och även skogsekosystem med längre växtsäsong.
- Vi har bara studerat tillförsel av kväve, och vet inte om effekterna blir desamma om kväve kombineras med andra viktiga näringsämnen.
- Vi har bara studerat effekterna av kväve i form av de oorganiska formerna ammonium och nitrat. Effekterna kan vara andra om kväve tillförs i organisk form, t.ex. som aminosyran arginin.

Ämnesord

Ektomykorrhiza, kolallokering, kvävebegränsade skogar, kvävebelastning, kväveförluster, kvävemineralisering, markmikroorganismer, ektomykorrhizas återhämtning.

Läs mer

Högberg, M.N., Briones, M.J.I., Keel, S.G., Metcalfe, D.B., Campbell, C., Midwood, A.J., Thornton, B., Hurry, V., Linder, S., Näsholm, T. & Högberg, P. 2010. Quantification of effects of season and

nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist* 187: 485–493.

Högberg, P., Johannisson, C., Yarwood, S., Callesen, I., Näsholm, T., Myrold, D.D. & Högberg, M.N. 2010. Recovery of ectomycorrhiza after 'nitrogen saturation' of a conifer forest. *New Phytologist*, in press.

Vi har haft ovärderlig hjälp av våra kollegor Daniel Metcalfe (SLU Umeå), Sune Linder (SLU Alnarp), Vaughan Hurry, Catherine Campbell (båda Umeå universitet), Sonja Keel (Princeton, USA), Stephanie Yarwood, David Myrold (båda Corvallis, USA), m.fl. (Läs mer om projektet CANIFLEX på hemsidan <http://www.seksko.se>)

Författare



Peter Högberg är professor vid institutionen för skogens ekologi och skötsel, SLU, 901 83 Umeå. Tel. 090-786 83 53 E-post: Peter.Hogberg@sek.slu.se



Mona Nordström Högberg är docent vid institutionen för skogens ekologi och skötsel, SLU, 901 83 Umeå. Tel. 090-786 84 24 E-post: Mona.N.Hogberg@sek.slu.se



Torgny Näsholm är professor vid institutionen för skogens ekologi och skötsel, SLU, 901 83 Umeå. Tel. 090-786 82 05 E-post: Torgny.Nasholm@seksko.slu.se

FAKTA SKOG • Rön från Sveriges lantbruksuniversitet

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

Ansvarig utgivare: Tomas Lundmark, 090-786 82 38, Tomas.Lundmark@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@adm.slu.se

Davidsons Tryckeri AB, Växjö 2010

ISSN: 1400-7789 © SLU

