

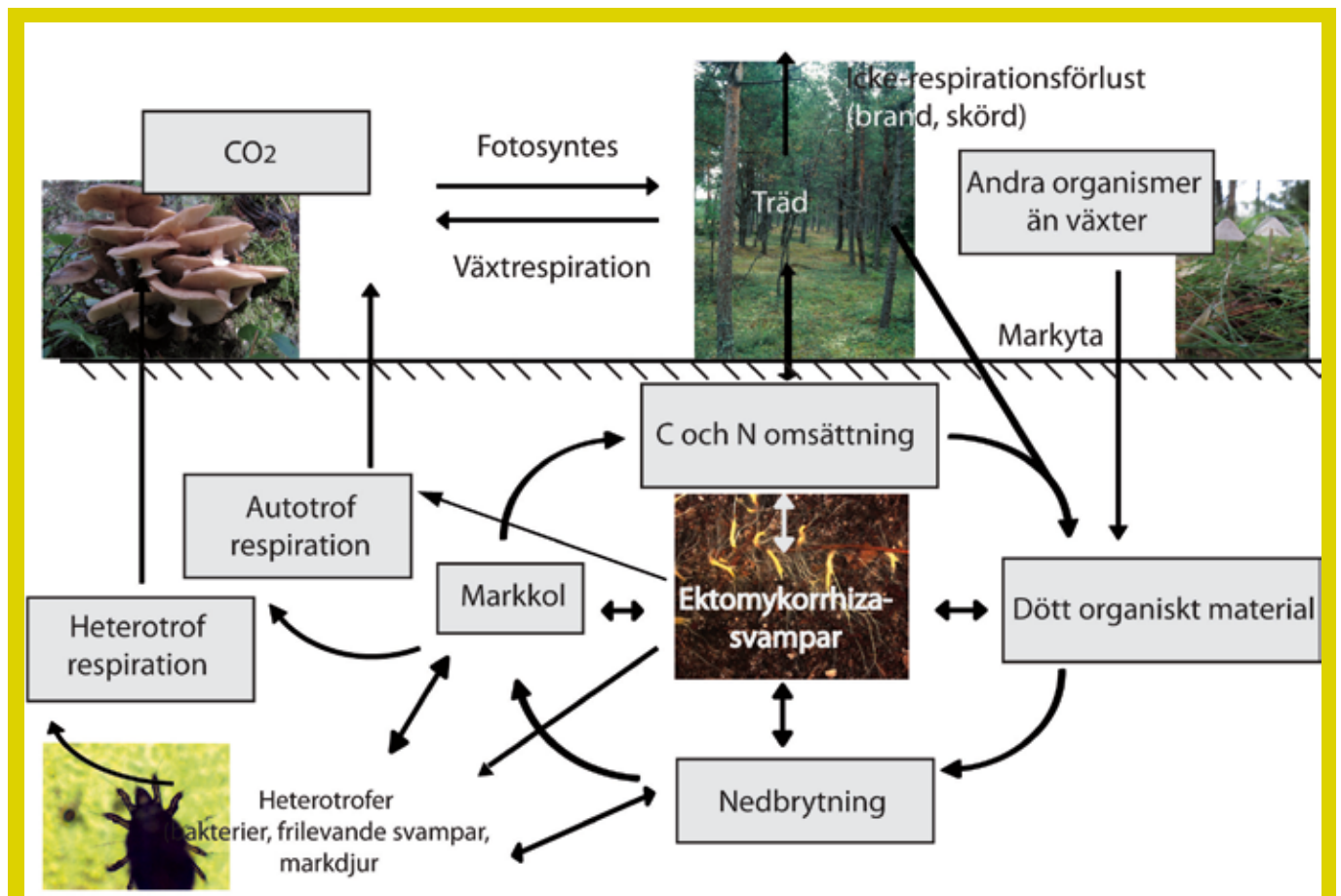
Petra Fransson ▪ Emma Johansson ▪ Roger Finlay ▪ Patrick van Hees



Figur 1. Vanliga mykorrhizasvampar i skogen – gulträdskeim, flugsvamp och sandsopp. Foto Petra Fransson.

Mykorrhizasvampars bidrag till kolflöden i marken — påverkan av förhöjd koldioxidhalt i luften

- Mykorrhizasvampar binder samman atmosfär, träd och mark och står för en stor andel av koltransporten ner i marken. De lever i samspel med trädens rötter och är först efter trädet med att utnyttja växternas kol som fixeras i fotosyntesen.
- Få studier har hittills undersökt hur utsöndringen av organiska ämnen, s.k. exudation, påverkas av en ökad koldioxidhalt i luften.
- Vid fördubblad koldioxidhalt ökade produktionen av organiska syror, aminosyror och monosackarider hos tallplantor koloniserade med mykorrhizasvampar med upp till 250 %.
- Sammansättningen av exudaten, framför allt organiska syror, ändrades drastiskt för vissa av svamparterna när koltillgängligheten gick upp. Plantor som saknade mykorrhiza utsöndrade endast hälften så mycket totalt lösligt kol som plantor med mykorrhiza.
- Utsöndringen av organiska syror från mykorrhizakoloniserade plantor påverkades negativt av oorganiskt kväve (ammonium) jämfört med organiskt kväve (alanin), oberoende av koldioxidhalt.
- En ökad exudation kan leda till att artsammansättning, biomassa och aktivitet hos andra marklevande mikroorganismer kan förändras. Det snabba kolflödet i marken kan också leda till att koldioxid återvänder till atmosfären snabbare, när exudaten mineraliseras.



Figur 2. Kolflöden i skogen. Foto Petra Fransson.

■ Eftersom växter binder in koldioxid från luften genom fotosyntesen kan stora mängder kol röra sig mellan atmosfären och landecosystem som skogen. Under många års tid har forskare arbetat med att öka förståelsen för hur kolomsättningen regleras, och hur den påverkas vid ändrade miljöförhållanden. Marken är av stor betydelse, både för inlagring av kol (jämfört med i atmosfären finns det 2–3 gånger så mycket kol i marken) och för själva omsättningen (Figur 2).

Förhöjda koldioxidhalter i luften som orsakas av att vi människor bl.a. använder fossila bränslen leder till en ökad fotosyntes hos många växter och träd. Det leder i sin tur till att kolallokeringen ner i marken ökar, samt att produktionen av finrötter, markkol och markrespiration ökar. Det finns en grupp marklevande organismer som har stor betydelse för detta – symbiotiska svampar, eller så kallade mykorrhizasvampar. Mykorrhiza som bildas mellan svampar och trädens rötter är först efter trädets med att utnyttja växternas fixerade kol, och binder samman mark och träd. Svamparnas mycel, ett nätverk av svamphyfer, är i själva verket den huvudsakliga vägen för kol som transporteras ner i marken.

Kolet använder svamparna främst till att bygga upp sin egen biomassa och för att omsättas till energi. Energiomsättningen, eller respirationen, leder till att kol frisätts i marken i form av koldioxid som då kan återvända till atmosfären.

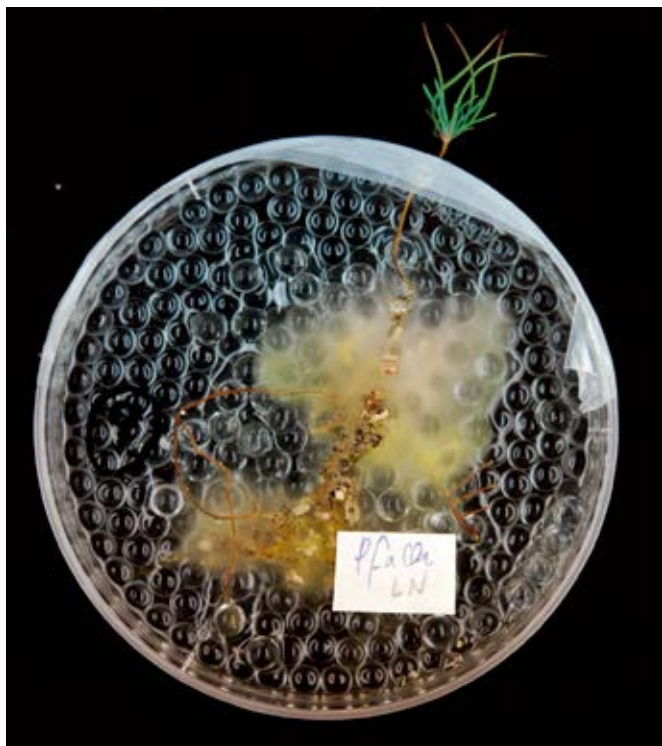
Inte bara kol – även näringsämnen

Skogar i den boreala zonen har utvecklats under kvävebegränsade förhållanden. Det finns en stor resurs av kväve i marken, men den är till största delen fastbunden i organiskt material som ansamlas vid markytan, och därför är kväve svårtillgängligt för växter och andra organismer. Förutom att ha en stor betydelse för själva kolomsättningen i marken förbättrar mykorrhizasvampar växtens närings- och vattenupptag. Mycelet är mer förgrenat än rotsystemet och kan utforska små utrymmen där rötterna når in. Ektomykorrhiza är den vanligaste förekommande symbiosen i skogen. Den ökar framför allt upptaget av kväve genom att svampen släpper ut enzymer som kan bryta ner organiskt material, t.ex. proteaser som bryter ner proteiner. Förutom enzymer producerar

svamparna även andra ämnen, så kallade exudat, vars funktion bland annat är att underlätta vittring av mineral och näringsupptag, samt skydda mot metaller och som även fungerar som näringsämnen åt andra mikroorganismer. Bland de lösliga ämnena är det vanligast med lågmolekylära ämnen som organiska syror, aminosyror, peptider och sockerarter, men svamparna kan även släppa ut små mängder av fettsyror, polymeriska kolhydrater och så kallade sideroforer vilka binder in järn för att underlätta upptaget av järn.

Koldioxid påverkar mykorrhizas artsammansättning, biomassa och respiration

En ökad koldioxidhalt i luften leder till att svamparnas artsammansättning, biomassa och aktivitet kan förändras. Med ett stort antal arter, och oklar funktion hos många av dessa, är det svårt att förutse vilken effekt ett förändrat svampsamhälle har på markens kol- och näringsomsättning. Det fåtal svamparter som har undersökts i detalj visar dock på betydelsen av arten, och att olika arter kan skilja sig mycket åt i hur de reagerar



Figur 3. Försökssystem. Foto Petra Fransson.

på ändrad kol- eller näringstillgänglighet. Trots artskillnader finns det tydliga mönster i koldioxideffekterna. Vanligtvis ökar mängden svampbiomassa på rötter och i mycelform, både i laboratorieförsök och i fält. Kolkrävande arter är dock överrepresenterade bland de arter som brukar användas för kontrollerade studier, vilket kan ha lett till en överkattning av biomassaresponsen.

Bortsett från biomassan påverkas även andra delar av kolflödet ner i marken. Svampens energibehov och respiration ökar, men det är mycket svårt att separera svampens respiration från rotens eftersom de bildar en nära symbios. Ett möjligt sätt för att mäta svamprespiration för mycelkomponenten är att exkludera rottillväxt i marken, t.ex. genom s.k. *trenching* (då rötterna skärs av) eller ringbarkning (då floemet hos trädet, och därmed kolflödet ner i marken, avbryts). Dessa metoder kan användas ute i skogen.

Plantor kan också odlas i en kruka som delas av med ett mycket finmaskigt nylonnät, där mycelet kan växa igenom men rötterna är avskärmade. På så sätt kan en del av svamprespirationen mätas separat. På grund av svårigheterna med att separera respirationens delar talar man istället ofta om autotrof respiration vilket motsvarar den del av markkolflödet som kommer från rötter och deras associerade mikroorganismer, till skillnad från heterotrof markrespiration vilken är respirationen från alla icke-

fotosyntetiserande organismer i marken (Figur 2). Markrespirationen (både autotrof och heterotrof) kan stå för så mycket som 80 % av den koldioxid som släpps ut av barrskogar, och vid förhöjda koldioxidhalter i luften ökar den totala markrespirationen med upp till 20 %.

Vad händer med exudationen vid förhöjda koldioxidhalter?

Forskare har länge ansett att exudationen (kolflödet av mera lättillgängliga ämnen från mykorrhizaroten till den omgivande marken) ökar vid förhöjd koldioxidhalt i luften när koltillgängligheten i växt-svampsystemet ökar. Detta har dock snarare antagits än uppmäts, och fram tills nyligen fanns det mycket få data publicerade. Det beror dels på att det är svårt att samla in exudat från skogen. Exudaten omsätts mycket snabbt av andra mikroorganismer (omsättningstiden kan vara mellan 1–10 timmar) eller tas upp igen av svamparna själva. Dessutom är analyserna svåra att göra. Även om exudation har studerats i många år i relation till näringsupptag och vittring av mineraler har det mesta arbetet gjorts på en liten del av exudaten, nämligen de organiska syrorna.

Vi undersökte nyligen hur utsöndringen av 12 organiska syror, 20 aminosyror samt monosackarider påverkades av koldioxidhalten. Det var första gången som flera delar av de lågmoleky-lära exudaten analyserats.

Våra frågeställningar var:

- 1) hur påverkas mängden exudat av förhöjda koldioxidhalter i luften?
- 2) hur påverkas sammansättningen?
- 3) är det någon skillnad mellan plantor som växer med eller utan mykorrhizasvampar?
- 4) är det någon skillnad beroende på vilken svampart som växer med plantan?
- 5) hur påverkar olika kvävekällor exudationen?

Detta studerades genom att vi odlade små tallar som antingen var koloniserade av enskilda svamparter (totalt åtta olika arter: *Amanita muscaria*, *Hebeloma velutipes*, *Paxillus involutus*, *Piloderma bys-sinum*, *P. fallax*, *Rhizopogon roseolus*, *Su-illus bovinus* och *S. variegatus*), eller helt okoloniserade. Plantorna fick växa i totalt sex veckor i normala (350 ppm) eller dubbla (700 ppm) koldioxidhalter i petriskålar fyllda med ett sterilt näringsmedium och glaspärlor (Figur 3). Efter fem veckor byttes näringsmediet ut, och efter en sista vecka samlades exudaten in för analyser.

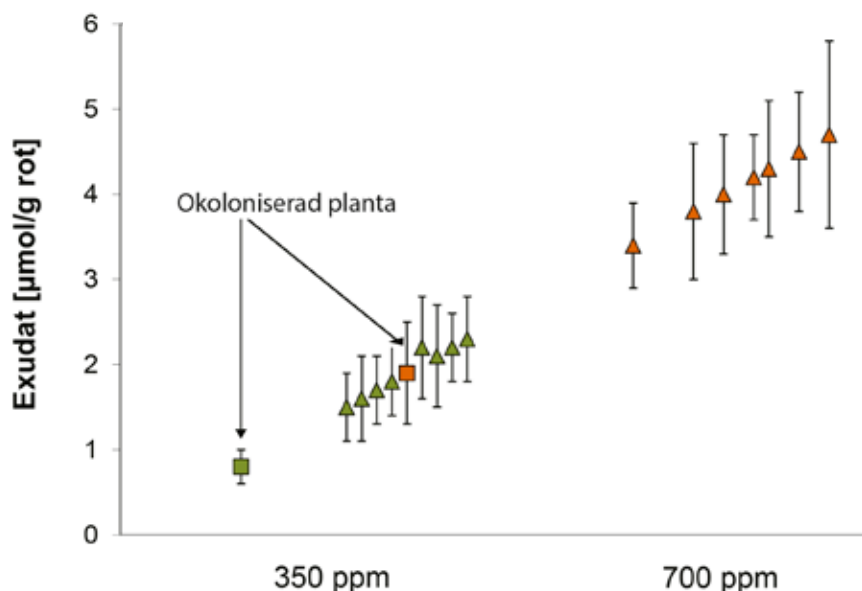
Koldioxidhalten hade en stor betydelse för hur mycket som utsöndrades (Figur 4). Vid fördubblad halt ökade organiska syror med 120–160 %, aminosyror med 250 %, monosackarider med 130–270 % och totalhalten av löst organisk kol (där de lågmoleky-lära ämnena utgör ca. 10 %) med upp till 220 %. Exudatens sammansättning (framför allt organiska syror) ändrades drastiskt för vissa av svamparterna när koltillgängligheten gick upp. Vissa ämnen ökade eller minskade, och andra förändrades inte alls. Eftersom experimentet utfördes sterilt kunde vi undvika att bakterier mineraliserade eller konsumerade exudaten. Försöksperioden var också begränsad, vilket minskade risken för återupptag av svamparna själva.

Vi fann även tydliga skillnader mellan vissa svamparter. Plantor som saknade mykorrhiza utsöndrade endast hälften så mycket totalt lösligt kol som plantor med mykorrhiza, och detta helt oberoende av koldioxidhalten. Även vilken typ av kväve (organiskt eller oorganiskt) plantorna växte med påverkade exudationen drastiskt. Främst utsöndringen av organiska syror påverkades negativt av ammonium, oberoende av koldioxidhalt.

Konsekvenser av ökad exudation

Exudationen kan således öka som ett svar på ökad koldioxidhalt i luften. De lättillgängliga ämnen som släpps ut av

Mykorrhizasvampars bidrag till kolflöden i marken – påverkan av förhöjd koldioxidhalt i luften



Figur 4. Mängden exudat ökade med förhöjd koldioxidhalt.

svamparna fungerar som föda åt andra typer av mikroorganismer som lever runt rötter och mycel, t.ex. bakterier, arkéer och andra marklevande mikrosvampar. När exudationen ökar leder det i sin tur till att de andra mikroorganismerna påverkas, och artsammansättning, biomassa och aktivitet kan förändras. Eftersom det ökade kolflödet genom mykorrhizasymbiosen i form av exudation har en snabb omsättning i marken kan kolet återvända till atmosfären snabbare, istället för att bindas in i marken. I motsats till detta kan däremot en ökad svampbiomassa påskynda inlagringen av kol i marken, under förutsättning att mycelet och rötterna inte omsätts snabbt. Exudaten bidrar till att näringsämnen frisläpps från t.ex. mineral och förbättrar näringstillgången för träden. När trädutväxten ökar vid koldioxidförhöjning behöver även trädens näringsupptag öka för att bibehålla tillväxten. Mer exudation eller en änd-

rad sammansättning på exudaten kan därför potentiellt bidra till att skogsproduktionen förblir hållbar även under pågående klimatförändringar. Genom att öka förståelsen av de processer som är viktiga för kolbalansen kan vi även hitta lösningar för att motverka utsläpp av koldioxid.

Ämnesord

Mykorrhiza, kolomsättning, koldioxid, klimatförändringar, respiration, exudation, organiska syror.

Läs mer

Fransson P. 2012. Elevated CO₂ impacts ectomycorrhiza-mediated forest soil carbon flow: fungal biomass production, respiration and exudation. *Fungal Ecology* 5: 85-98.

Fransson, P.M.A. & Johansson, E.M. 2010. Elevated CO₂ and nitrogen influence exudation of soluble organic compounds by ectomycorrhizal root systems. *FEMS Microbiology Ecology* 71: 186-196.

Johansson, E.M., Fransson, P.M.A., Finlay, R.D. & van Hees, P.A.W. 2009. Quantitative analysis of soluble exudates produced by ectomycorrhizal roots as a response to ambient and elevated CO₂. *Soil Biology Biochemistry* 41: 1111-1116.

Plassard, C. & Fransson, P.M.A. 2010. Regulation of low molecular weight organic acid production in fungi. *Fungal Biology Reviews* 23: 30-39.

Författare



PETRA FRANSSON

Forskare
Institutionen för skoglig mykologi och patologi, SLU
Box 7026, 75007 Uppsala.
Petra.Fransson@slu.se



EMMA JOHANSSON

F.d. doktorand vid
Institutionen för naturvetenskap och teknik,
Örebro universitet



ROGER FINLAY

Professor
Institutionen för skoglig mykologi och patologi, SLU
Box 7026, 75007 Uppsala
Roger.Finlay@slu.se



PATRICK VAN HEES

Eurofins Environment
Testing Sweden AB
Sjöhagsgatan 3,
531 17 Lidköping
Patrickvanhees@eurofins.se
Patrick@Vanhees.se