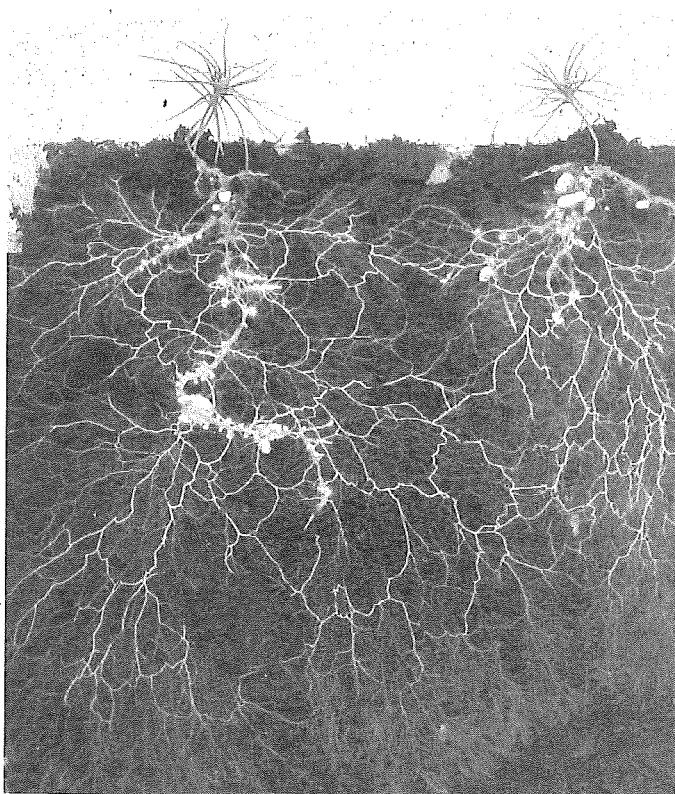


VÄXTSKYDDS- NOTISER

Nr 4 1998, Årgång 62



Tema: Mykorrhiza

Program

Växtskyddsnotiser vill stimulera kunskapsuppbryggnad, idéutbyte och debatt kring växtskyddsfrågor i vid bemärkelse.

Den vändar sig till en bred läsekrets med intresse för nordiskt växtskydd och med behov av att följa utvecklingen inom den tillämpade forskningen och försöksverksamheten.

Växtskyddsnotiser presenterar översiktartiklar om aktuella ämnen på växtskyddsområdet. Den förmedlar inblickar i pågående forskning och iakttagelser från odling, rådgivning och växtinspektion. Den refererar också doktorsavhandlingar, examensarbeten, konferenser, internationell publicering och ny litteratur.

Växtskyddsnotiser publicerar artiklar på de skandinaviska språken och på engelska. Vi vill gärna öka informationsutbytet över gränserna och välkomnar därför särskilt artiklar från våra grannländer.

Tidskriften utkommer med 4 nummer per år.

VÄXTSKYDDSNOTISER

Utgivna av Sveriges lantbruksuniversitet.

Ansvarig utgivare: Barbara Ekbom, prefekt vid institutionen för entomologi.

Manusredaktör: Prof. Jan Pettersson **Teknisk redaktör:** Fil. dr Mats W. Pettersson

Redaktionens adress: Institutionen för entomologi, SLU, Box 7044, 750 07 Uppsala

Telefon: 018-67 23 45 Telefax: 018-67 28 90 Datorpostadress: Mats.Pettersson@entom.slu.se

Prenumerationsavgift för 1999: 300 kronor exkl. moms.

Även lönsnummer kan beställas å 90 kronor exkl. moms och porto.

Prenumerationsrärenden: SLU-service, Publikationstjänst, Box 7075, 750 07 Uppsala.

Telefon: 018-67 11 00, Telefax: 018-67 28 54.

Omslagsbild: Många ektomykorrhizaarter producerar stora mängder mycel utanför rötterna - det kan vara upp till flera hundra meter hyfer per gram jord. Foto: Roger Finlay.

Mykorrhizasymbiosen - ett mångsidigt samspel

Roger Finlay

Hos de flesta landväxter sker det huvudsakliga näringssupptaget via symbiotiska associationer mellan rötter och svampar - mykorrhiza. Tidigare har mykorrhizans effekt främst undersökts på växtindividnivå men nya insikter vinnas om symbiosens roll i växtsamhället och vilka typer av näringssämnen som faktiskt tas upp under fältförhållanden. Molekylär metodik har gjort det möjligt att bättre identifiera de svampar som koloniseras växtrötter samt att undersöka den spatsiala fördelningen av olika metaboliska processer och interaktioner med andra mikroorganismer. Ett flertal nya studier tyder på att diversitet och sammansättning under jord kan vara mycket viktig för att bestämma produktivitet och diversitet ovan jord. Nya idéer om så kallade mikronäringskedjor i näringssomsättning och mykorrhizasvamparnas möjliga roll i biologisk vittring tyder på att gamla idéer om näringssomsättning snart kommer att ge plats för nya.

Inledning

Symbiosen mellan växter och olika mykorrhizasvampar är en nästan universell företeelse i terrestra ekosystem, och en omfattande forskning har bedrivits kring de positiva effekter dessa svampassociation har på värdväxternas näringssupptag och tillväxt. Stora framsteg har gjorts i vår förståelse av hur mykorrhizasymbiosen interverkar på enskilda plantor. Däremot är vår kunskap om mykorrhizasymbiosens betydelse på samhälls- och ekosystemnivå fortfarande rudimentär.

Ekologer, växtfysiologer, markvetare, agronomer, skogsvetare och miljövetare håller dock på att bli mer och mer medvetna om den centrala roll som mykorrhizasymbiosen spelar i många processer. Antalet forskare som medverkar i

vetenskapliga konferenser om mykorrhiza har sakta men säkert ökat. Juli-98 deltog nästan 600 delegater från mer än 50 olika länder i ICOM-2 (2nd International Conference on Mycorrhiza) i Uppsala, en konferens anordnad av Institutionen för skoglig mykologi och patologi, SLU. Många nya och spännande framsteg har på senare tid skett inom vårt forskningsområde och de presenterades i mer än 500 abstracts på konferensen (<http://www-icom2.slu.se>).

I detta nummer av *Växtskyddsnotiser* ger vi en kort introduktion till mykorrhizasymbiosen, beskriver de olika typer av associationer som förekommer och ger en bakgrund till deras strukturella och funktionella särdrag. Syftet med denna introduktion är inte att ge en omfattande be-

skrivning av de olika mykorrhizatypernas taxonomi och morfologi, utan att visa på funktionella skillnader samt nya och gamla trender inom forskningen. En mer fullständig beskrivning av mykorrhizasvamparnas biologi finns tillgängligt både i bokform (*Mycorrhizal Symbiosis*, Smith & Read 1997) eller i en mer populärvetenskaplig form i två svenska artiklar (Nylund 1993; Olsson 1994).

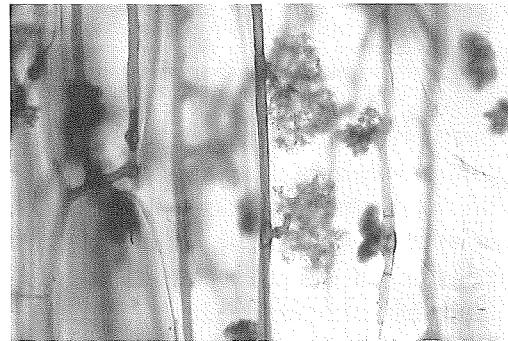
De tre artiklarna som följer beskriver forskningsområden som ger en viktig inblick i funktionen hos naturliga, brukade eller störda växtsamhällen. Den första tar upp framsteg i vår förståelse av samhällsstrukturen hos mykorrhizasvampar i marken, naturliga och antropogena faktorer som påverkar dessa samhällsstrukturer samt hur diversiteten av svampar under jord kan påverka strukturen hos växtsamhället ovan jord. I den andra artikeln diskuteras nya synsätt på mykorrhiza-associationens roll i näringssättning, med tonvikt på interaktioner med andra svampar. Den sista artikeln tar upp nya idéer om mykorrhizasvampar och även andra organismers roll i vittring av mineraler, samt betydelsen av skmikronäringsskedjor, och hur symbiosen kan reglera effekterna av antropogen stress, t ex försurning.

Bakgrund

Den tyska skogspatologen A. B. Frank var 1885 den förste att använda ordet mykorrhiza, mer än 100 år sedan, för att beskriva den modifierade rotstrukturen hos vissa skogsträd. Ordet, som betyder "svamp-rot", har sedan dess använts mer generellt för att beskriva den symbiotiska association som förekommer mellan svampar och de flesta landväxter. Mer än 95% av alla terrestra arter tillhör släkten som bildar mykorrhiza och att vara koloniserad av en mykorrhizasvamp är snarare en regel än ett undantag.

Baserat på de växt- och svamptaxa som är inblandade kan symbiosen delas in i tre huvudgrupper. Den vanligaste typen, **vesikulär-arbuskulär** mykorrhiza eller VA (ofta omnämnd som enbart arbuskulär mykorrhiza, AM) finns världen över på de flesta grödor, vilda växter och

träd men också på ormbunksväxter och mossor. VA-mykorrhiza har ett mycket gammalt ursprung och kan dateras så långt tillbaka i tiden som 400 miljoner år. Det är troligt att den typen av symbios i själva verket var en förutsättning för växternas kolonisering av land. Svamparna tillhör ordningen Glomales i Zygomycota och verkar vara helt beroende av sin symbiotiska värdväxt då de inte går att odla i renkultur. Trots den mångfald av växter som bildar denna typ av mykorrhiza är enbart ett fåtal svamparter inblandade. Svampen tränger igenom växtens rotceller och bildar fint förgrenade strukturer som kallas arbuskler (figur 1). De bildar också i många fall svullna, fetrika blåsor kallade vesikler.



Figur 1

Foto: Erland Bååth

En annan typ, **ektomykorrhiza**, bildas på rötterna hos vedartade växter och träd och är den mest viktiga formen i våra svenska skogar. Svampen, som tillhör Basidiomycota eller Ascomycota, bildar en mantel runt trädets kortrötter. Svamphyferna tränger vanligtvis inte i värdväxtens celler, utan bildar istället ett nätverk (Hartigskä nätverket) mellan cellerna i rotkortex. Nätverket utgör en yta där utbytet av näring mellan svamp och växt sker (figur 2).

En tredje grupp är den ericacé-mykorrhizan som bildas med växter av ordningen Ericales. Ordningen är i Sverige representerad av familjerna Ericaceae, Empetraceae, Pyrolaceae och Monotropaceae och de bildar mer specifika typer av mykorrhiza. **Arbutoid** mykorrhiza förekommer hos släktena *Arbutus* och *Arctostaphylos*, **monotropoid** mykorrhiza hos växter som tallört inom

familjen Monotropaceae, och **ericoid** mykorrhiza bildas hos de flesta arter av Ericaceae och Empetraceae.

Orkidéer bildar också mykorrhiza och tros vara helt beroende av svampkolonisationen vid grönningen av de mycket små fröna. Flera orkidéer och Monotropa saknar, delvis eller helt, klorofyll i delar av livscykeln och bildar mykorrhiza som skiljer sig från de andra typerna på det sätt att växten är beroende av kolhydrater som kommer från svampens nedbrytningsaktivitet.

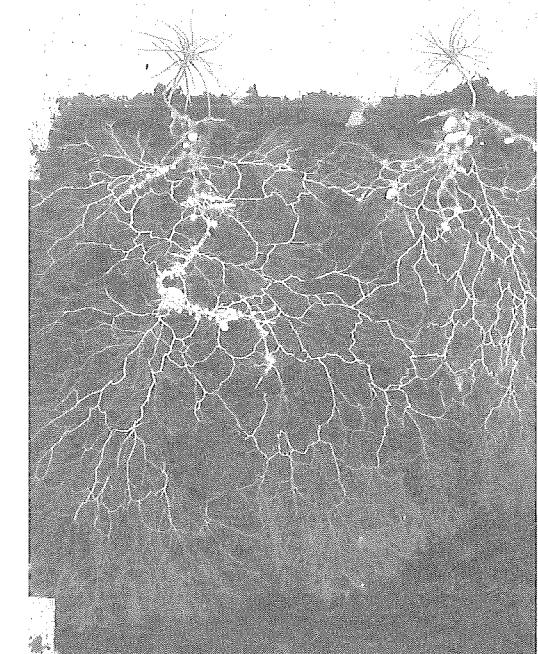
Mykorrhiza och näringssättning

I alla andra typer av mykorrhiza får svampen kolhydrater från den fotosyntetiskt aktiva värdväxten och de förs över från rötterna till svampmycelet. Växten får i sin tur minerala och organiska näringssämnena via svampmycelet som ökar på den effektiva upptagningsytan för näring hos rotssystemet. Beroende på vilket vegetationssystem vi tittar på varierar det vilka näringssämnena som är i nyckelfunktion. I Sverige är ekosystemen i den boreala skogszonerna dominerad av ektomykorrhizasvampar och kväve är det begränsande näringssämetnet i områden som inte är utsatta för kvävedeposition från atmosfären.



Figur 2

Foto: Roger Finlay



Figur 3

Foto: Roger Finlay

ämnena som är i nyckelfunktion. I Sverige är ekosystemen i den boreala skogszonerna dominerad av ektomykorrhizasvampar och kväve är det begränsande näringssämetnet i områden som inte är utsatta för kvävedeposition från atmosfären.

Många ektomykorrhizaarter producerar stora mängder mycel utanför rötterna (figur 3) - det kan vara upp till flera hundra meter hyfer per gram jord. Även arbuskulär mykorrhiza producerar ett mycel utanför som växer ut från rotssystemet och ökar kapaciteten för näringssupptag. Denna kvantitativa effekt på näringssupptaget är väl känd men mykorrhizan kan också ha en kvalitativ effekt genom att ta upp näring i former som i normala fall är otillgänglig rötterna. Många av svamparna kan utnyttja organiskt kväve som är svårutnyttjat för rötterna som saknar mykorrhiza. Det är en mycket viktig funktion i skogar där den största delen av kvävet föreligger i organisk form. Frank spekulerade om den möjligheten för nästan 100 år sedan och efter det har ektomykorrhiza-svampars förmåga att försa växterna med kväve från organiska källor, tex aminosyror, peptider och proteiner, visats i olika labförsök.

Utnyttjande av organiskt kväve i fält visades nyligen av Näsholm *et al.* (1998). Förmågan att utnyttja organiska föreningar är till och med mer utvecklad hos ericoida mykorrhizor. Ericoida växter förekommer i tundra områden och som fältskikt i boreala skogar där kvävet föreligger nästan uteslutande i organisk form, och är till stor del helt beroende av svamparnas förmåga att utnyttja denna kvävekälla. Den direkta omsättningen av näringssämnen från organiska föreningar via mykorrhizasvamp till växter är nu ett viktigt forskningsområde som diskuteras närmare i den kommande artikeln av Lindahl och Finlay.

Effekter på samhällsnivå

Under de första 100 åren av mykorrhizaforskning har tonvikten legat på tillsynen hos individuella plantor. Det är förhållandetvis sent som blickarna har vänts mot andra aspekter av växtbiologi och samhällsekologi, som t ex reproduktionsframgång (Lu & Koide 1994), överlevnad och diversitet (Grime *et al.* 1987, van der Heijden *et al.* 1998). Den här typen av experiment ger värdefull ny information ur samhällsekologisk synvinkel och har fått mycket hjälp av utvecklingen av molekylära metoder som en hjälp vid identifiering. Nu finns redskap för att undersöka mykorrhizasamhällets struktur och diversitet under jord, faktorer som påverkar dessa, och förhållandet mellan samhällsstrukturen ovan och under jord. Nya framsteg inom detta område diskuteras i artikeln av Fransson, Taylor och Finlay.

Vittring och reglering av antropogen stress

I artikeln av Rosling *et al.* tas mykorrhizans roll i reglering av markförsurnings effekter och dess möjliga roll i vittring upp. Många av de studier som har gjorts av effekter av föreningar på växter har inte tagit hänsyn till det faktum att rötterna finns i en mycket heterogen omgivning och i symbios eller nära interaktion med olika mikroorganismer. Effekter av föreningar på ektomykorrhizasvampar har undersökts i ett stort antal försök. Själva symbiosens inverkan på föreningarnas effekt på tillväxt hos växten har dock inte blivit lika väl undersökt. Vittring

av mineral ersätter baskatjoner förlorade vid markförsurning, och det är en viktig moteffekt till de negativa effekter markförsurningen har. Omfattningen av biologisk vittring och dess mekanismer är dock okända. Vid ett pågående samarbete med kollegor i Nederländerna har det visats att de vittringsbara mineralerna i podsolen och grunt liggande granit under europeiska barrskogar är genomkorsade av ett stort antal tubformiga porer av storleken 3-10 µm (Jongmans *et al.* 1997). Vissa av porerna innehåller svamphyfer och det är möjligt att de bildades av just mykorrhizahyfspetsar vilka utsöndrar komplexbildande, organiska syror av låg molekylärsvikt. Vittrade mineralnäringssämnen kan tas upp av mykorrhizasvampar från "microsites" som är avskilda från markvätskan i övrigt, och det är ett faktum som utmanar de konventionella idéer som finns om näringssupptag från markvätska, kritiska belastningsgränser vid surt nedfall i skogar och till och med podsoliseringprocessen.

Referenser

- Grime, J.P., Mackey, J.M.L., Hillier, S.H. & Read, D.J. 1987. Floristic diversity in a model ecosystem using experimental microcosms. *Nature* 328, 420-422.
Jongmans, A.G., Van Breemen, N., Lundström, U.S., Van Hees, P.A.W., Finlay, R.D., Srinivasan, M., Unestam, T., Giesler, R., Melkerud, P.-A., & Olsson, M., 1997. Rock-eating fungi *Nature* 389, 682-683.
Lu, X.H. & Koide, R.T. 1994. The effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytologist* 128, 211-218.
Nylund, J-E. 1993. Svampar och växter i symbios: ett urgammalt knep för överlevnad. *Forsking och Framsteg* 6, 4-9.
Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Höglberg, M., Höglberg, P. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392, 914-916.
Olsson P-A. 1994. Mykorrhiza – en taxonomisk och ekologisk översikt. *Svensk Botanisk Tidskrift* 88, 327-340.
Smith, S.E. & Read, D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*, (2nd Edition) Academic Press, San Diego.
Van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396, 69-72.

Författaren

Roger Finlay är professor i skoglig mikrobiologi vid Institutionen för skoglig mykologi och patologi, SLU, och leder en forskargrupp som arbetar med olika aspekter av mykorrhizasymbiosen. Mer specifika intressen hos gruppen är ekologi, samhällsdynamik, fysiologiska aspekter av symbiosen, näringssomsättning och vittring, antropogen stress och interaktioner med andra mikroorganismer. Ett företag med anknytning till institutionen är specialiserat på forskning kring odling av ätliga mykorrhizasvampar. Adress: Inst. för skoglig mykologi och patologi, SLU, Box 7076, 750 07 Uppsala.

Finlay, R. 1999. Mycorrhizal Symbiosis – A multifaceted association. *Växtskyddsnotiser* 62, 59-63.

Abstract

Mycorrhizal symbioses (mutualistic associations between fungi and plant roots) are an almost universal phenomenon in terrestrial ecosystems and considerable research has been focused on their generally beneficial effects on plant growth and nutrient uptake. Great progress has been made in understanding the effects of the symbiosis on individual plants but until recently our knowledge of the effects of these fungal associations at the community and ecosystem level has been rudimentary. New molecular tools have enabled us to identify with better resolution the mycorrhizal fungi colonising plant roots and to start to examine the spatial distribution of different metabolic activities, as well as mycorrhizal interactions with other microorganisms. New insights are now also being gained about the types of nutrients actually being taken up under field conditions. Several recent studies indicate that belowground mycorrhizal diversity and composition may be an important determinant of above ground production and diversity. New ideas emerging about the importance of nutrient recycling through "microloops" and the possible involvement of mycorrhiza in microbial weathering interactions suggest that conventional theories about nutrient cycling will soon have to be re-written.

Dynamik och samhällsstruktur hos mykorrhizasvampar

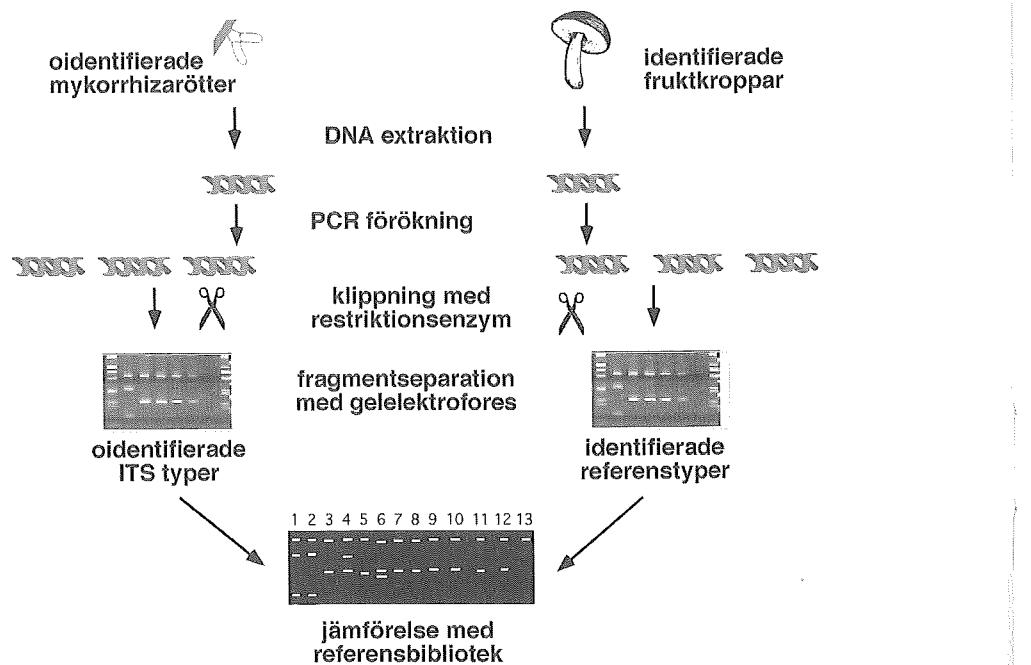
Petra Fransson, Andy Taylor & Roger Finlay

Inledning

Omfattande information om mykorrhizasvampars inverkan på tillväxt och näringssupptag hos enskilda växter har kommit fram under de senaste 100 åren. Flera viktiga frågor som fortfarande är obesvarade rör mykorrhiza-symbiosens betydelse på samhälls- och ekosystemnivå. Vilka faktorer bestämmer artsammansättningen och dymaniken hos svampsamhället? Speglar artsammansättningen ovan jord, i form av fruktkroppar, artsammansättningen av mykorrhizarötter? Påverkar

samhällsstrukturen och diversiteten under jord växternas diversitet eller produktion? Dessa frågor utgör basen i en del av den pågående forskningen och spänna framsteg kan ändra många av de vedertagna teorierna inom terrester ekologi.

Det totala antalet ekto- och ektendomykorrhiza svamparter i världen har uppskattats till någonstans mellan 5000-6000. Enbart i Sverige finns



Figur 1. Principskiss över artidentifiering av enskilda mykorrhizarötter med hjälp av PCR-RFLP och ett referens DNA-bibliotek från fruktkroppar. - Species identification of individual mycorrhizal roots using PCR-RFLP and a reference DNA-library from fruit bodies. Figur: Roger Finlay.

uppskattningsvis 500 arter som kan bilda mykorrhiza med våra vanligast förekommande skogsträd, gran, tall och björk. Dessa siffror är osäkra men kan förväntas vara underskattningar eftersom många svampar har fruktkroppar som är underjordiska eller svåra att hitta. I våra skogar finns en mycket stor del av diversiteten dold under markytan.

Artidentifikation

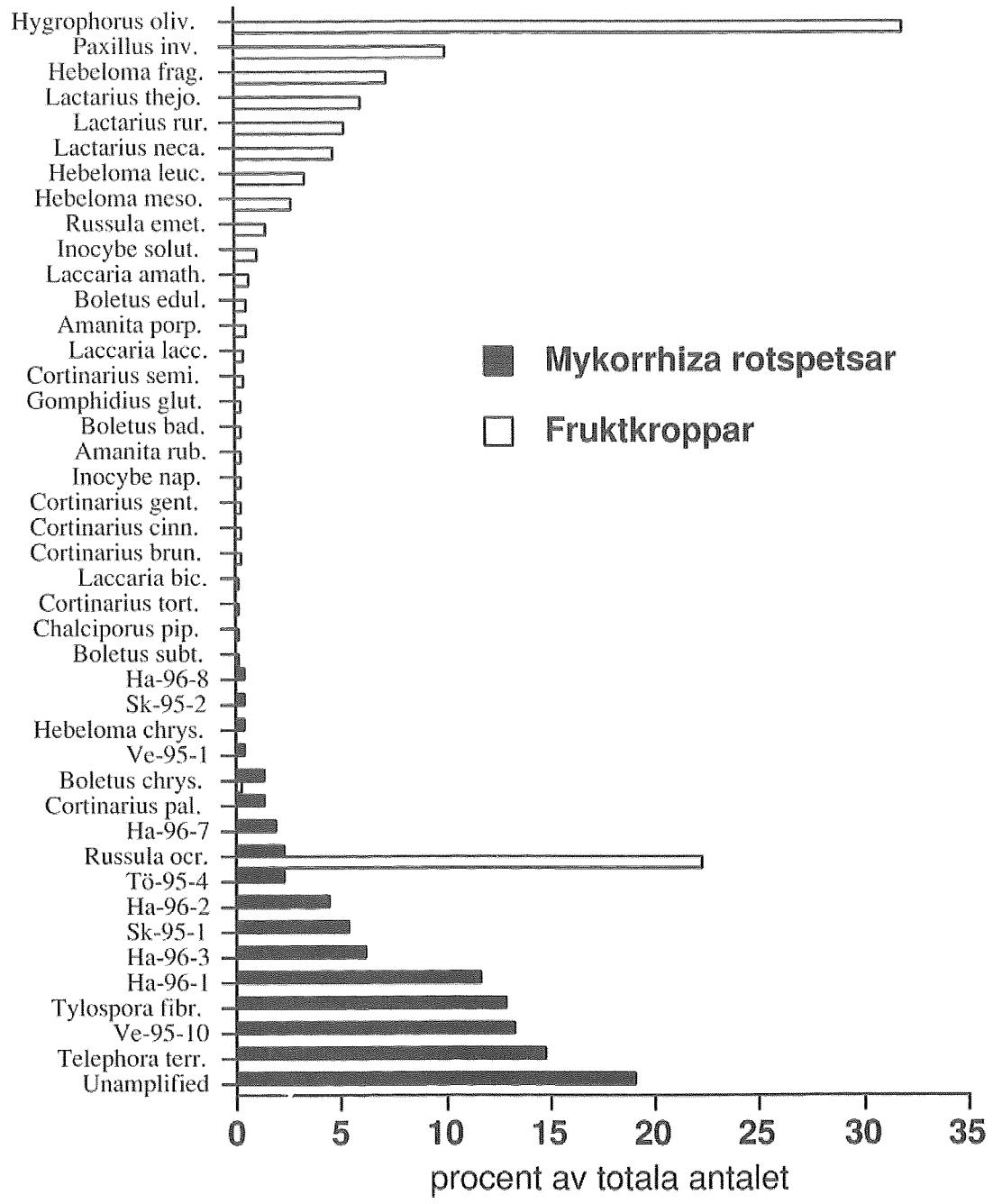
Mykorrhizarötter artidentifieras med molekylärbiologiska metoder. Genombrottet för att göra studier baserat på underjordiska mykorrhizarötter kom i början av 90-talet i och med tekniken med PCR (polymerase chain reaction) baserad DNA-identifiering (s k RFLP-klipp). Tidigare har man beskrivit och klassificerat mykorrhizarötter med hjälp av visuella karakterer, men enbart en liten del av arterna finns dokumenterade och svampidentiteten har inte gått att säkerställa hos många av mykorrhizarötterna. Tack vare de nya metoderna kan vi nu selektivt undersöka svampens DNA från enskilda mykorrhizer. DNA extraheras från enskilda rotspetsar, förökas med PCR och klipps med s k restriktionsenzym. Efter gel-elektrofores får man art- eller artgrupps specifika bandmönster. Arter eller artgrupper kan därmed identifieras mot ett referensbibliotek bestående av DNA från fruktkroppar som är identifierade och förvaras i allmäna herbarier (Kårén *et al.* 1997), (figur 1). Detta referensbibliotek innehåller för närvarande DNA-mönster från närmare 100 nordiska arter och utökas kontinuerligt. Metodiken med prov-tagning, utsortering av mykorrhizer, DNA-analys, och identifiering av DNA-mönster från gel fungerar nu så pass bra att vi gör ekologiska studier i större skala. Med skogsmarkens mycket höga antal mykorrhizarotspetsar och dessas artrikedom kommer vi, beroende på provtagningsstrategi, i första hand att få en bild av vilka som är de vanliga och dominanterade mykorrhizasvamparna. Dessa är förmodligen också de arter som är av störst betydelse för trädens näringssörsjning.

Inventerar man skogars fruktkroppsförekomst under en följd av år påträffas ofta mellan 50-100 arter. Det senaste decenniets forskning har dock

visat att förekomsten av fruktkroppar dåligt avspeglar vad som finns i marken. Många arter bildar nämligen inte fruktkroppar eller har så små fruktkroppar att de inte upptäcks. De studier som gjorts i svensk skog pekar på att omkring 75% av mykorrhizamängden i mark utgörs av arter som förbises; framförallt skinnsvampar (*Corticiciacéer*), svartgryn (*Cenococcum geophilum*) och förmodligen sporsäcksvampar. Dessutom har mykorrhizasvamparna olika strategier för sin fruktkoppsbildning, två arter som är lika vanliga i marken kan därför ha mycket olika fruktkoppsproduktion. Kort sagt, fruktkroppar visar på att dessa arter förekommer men inte mycket mer. Mykorrhizastudier som syftar till att penetrera samhällets funktioner och betydelse i skogsmark måste därför identifiera de dominante arterna utifrån mykorrhizarötter (figur 2).

Kvävegödsling

Tillförsel av kväve i våra skogsmarker, i form av nedfall eller gödsling, har en stor effekt på fruktkoppsproduktionen hos mykorrhizasvampar. Under jord är förändringarna långsammare och i vissa fall svårtolkade. I ett näringsoptimeringsförsök i granskog i Västerbotten minskade inte artdiversiteten av den kontinueliga tillförseln av kväve och andra näringssämen. Inte heller antalet rotspetsar med mykorrhiza på blev färre av behandlingen. Däremot sker en förskjutning av artsammansättningen. *Piloderma*, en mycket vanlig art på kontrolltorna, minskade från att ha utgjort runt 40% av de levande rötterna till mindre än 10%. Vissa andra arter blev vanligare. Om det har en effekt på funktionen hos svampsamhället i ett längre perspektiv är fortfarande obesvarat. I andra fall med kvävegödsling, där dosen var större och gavs i få omgångar istället för kontinueligt med bevattning, har antalet mykorrhizarotspetsar så väl som antalet fruktkroppar minskat. Även där fanns en markant skillnad i artsammansättningen. I södra Sverige, där kväve depositionen är högst, har artsammansättningen på trädens rotspetsar troligen förskjutits mot kvävegynnade mykorrhizasvampar.



Figur 2. Artsammansättning av mykorrhizarotspetsar jämfört med fruktkroppars förekomst vid Hasslöv (1985 – 1992, Stig Jacobsson). - Species composition of mycorrhizal root tips compared with the occurrence of fruit bodies. Figur: Tina Jonsson.

Skogsföryngring

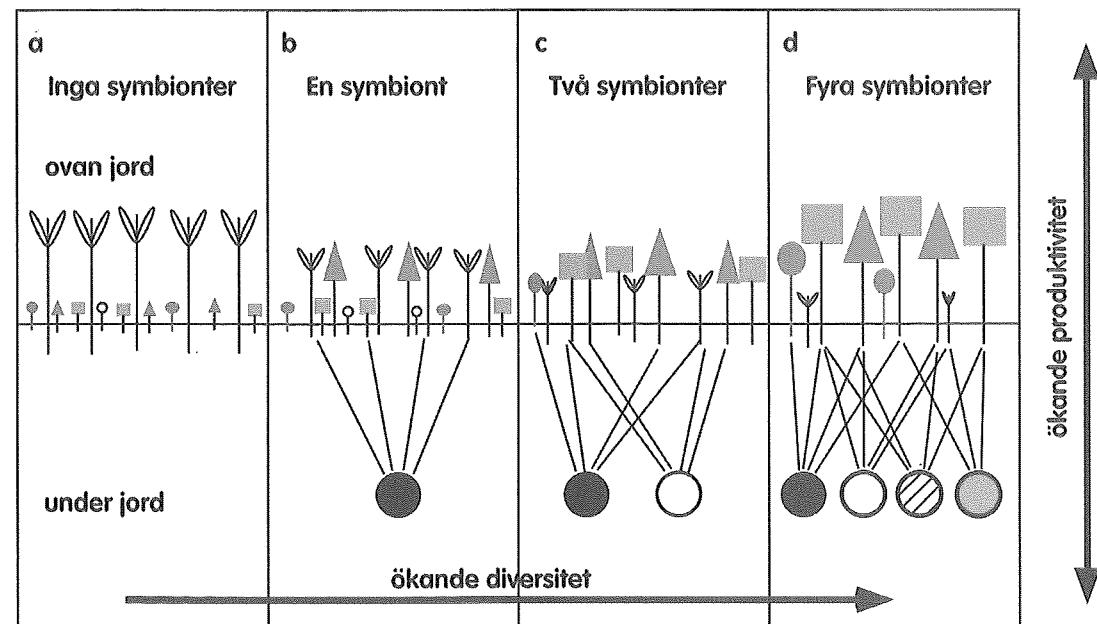
Tallungskogar som är skärmföryngade har en högre artrikedom än kalavverkade, planterade tallungskogar. Även artsammansättningen hos den förra påminner mer om den man finner i äldre, obrukad skog. En trolig förklaring är att skärmställningen gynnar arter som var vanliga innan dessa skogar föryngrades, genom att svamparna tillfälligt kan överleva på de gamla trädens rötter.

öka överlevnad och diversitet hos grässamhällen. Nyligen utförda försök med olika antal av kända mykorrhizasvampar (van der Heijden *et al.* 1998) pekar på att diversiteten hos svamparna under jord kan bestämma den floristiska diversiteten hos grässamhällen ovan jord. Skillnader i funktionell kompatibilitet mellan olika svamparter och värdväxter gör att om antalet svamparter ökar så växer plantorna bättre. Likartade funktioner kan även finnas i de boreala skogssystemen där ett nätverk av svampmycel påverkar resursallokeringen mellan växtarter.

Mångfald ger mångfald

Svampdiversiteten under jord påverkar växtsamhällets produktionen och diversiteten ovan jord (figur 3). Kunskapen om hur mykorrhizasvampar påverkar växtsamhället är fortfarande begränsad, men det finns en växande insikt om symbiosens roll i konkurrensen, överlevnad och diversitet hos växter i grässamhällen. Fram till nyligen har de flesta studierna använt sig av enbart en art eller oidentifierade artblandningar. Försök med mikrokosmer utförda av Grime *et al.* (1987) visade att VA-mykorrhizasymbiosen kan

Vilken inverkan ektomykorrhizasvamparna i själva verket har på dessa växt-växtinteraktioner har inte undersökts i mer än ett fåtal undersökningar (Perry *et al.* 1989). Överförsel av kol och mineralnäringsämnen kan ske via detta nätverk av svampar som binder samman växternas rotssystem (Simard *et al.* 1997) och allokeringen kommer att bero på sammansättningen av samhället och funktionen hos de svampar som är närvarande.



Figur 3. Modell över hur artrikedomen hos svampar kan påverka grässamhällets biodiversitet och produktion. - Model showing how mycorrhizal fungal diversity can influence the biodiversity and production of a grassland community. Figur: David Read.

Referenser

- Grime, J.P., Mackey, J.M.L., Hillier, S.H. & Read, D.J. 1987. Floristic diversity in a model ecosystem using experimental microcosms. *Nature* 328, 420-422.
- Hallingbäck, T. 1994. *The Macrofungi of Sweden*. Uppsala, Swedish Threatened Species Unit, SLU.
- Jonsson L, Dahlberg A, Nilsson M-C, Zackrisson O, Kärén O (1999) Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional Swedish boreal forests and composition following wildfire. *Mol Ecol* (in press)
- Kärén O, Höglberg N, Dahlberg A, Jonsson L, Nylund J-E (1997) Inter- and intraspecific variation in the ITS region of rDNA of ectomycorrhizal fungi in Fennoscandia as detected by endonuclease analysis. *New Phytol* 136:313-325
- Perry, D.A., Margolis, H., Choquette, C., Molina, R., Trappe, J. M. 1989. Ectomycorrhizal mediation of competition between coniferous tree species. *New Phytologist* 112, 501-511.
- Read, D.J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47, 376-391.
- Simard, S.W., Perry, D.A., Jones, M.D., Myrold, D.D., Durall, D.M. & Molina, R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388, 579-582.

Fransson, P., Taylor, A.F.S. & Finlay, R.D. Mycorrhizal community structure and dynamics. *Växtskyddsnotiser* 62, 64-68.

Abstract

The first 100 years of mycorrhiza research has produced a wealth of information about the effects of mycorrhizal fungi on the growth and nutrient uptake of individual plants. Important questions remain, however, concerning the role of mycorrhizal symbiosis at the community and ecosystems level. What factors determine the species composition and dynamics of mycorrhizal fungal communities? Does the composition of species seen as fruitbodies above ground mirror the species composition of the fungi inhabiting plant roots? Does the belowground fungal community structure and diversity have any influence on above ground plant species diversity or production?

These questions form the focus of much current research and exciting developments are starting to be made which may change many of the conventional assumptions within terrestrial ecology. Recent studies suggest that the species composition of fruitbodies visible above ground is a poor indicator of the species composition of fungi colonising mycorrhizal roots. In boreal forest the belowground fungal species diversity may greatly exceed the diversity of aboveground plant community but the effects of this diversity on production are still unknown. In grassland communities it is possible that mycorrhizal associations may influence survivorship and promote diversity and that belowground fungal diversity may even determine the above ground productivity and diversity of the plant community.

PÅGÅENDE FORSKNING - CURRENT RESEARCH

- Van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396, 69-72.

Författarna

Petra Fransson är doktorand, Andy Taylor är forskare och Roger Finlay är professor i skoglig mikrobiologi vid Inst. för skoglig mykologi och patologi, SLU. Petra Fransson arbetar med frågor som rör ektomykorrhizans kol-kväve interaktioner, Andy Taylor arbetar med ektomykorrhizaspars samhällsstruktur samt kväve metabolism. Address: Inst. för skoglig mykologi och patologi, SLU, Box 7026, 750 07 Uppsala.

Mykorrhiza och näringssättning

Björn Lindahl & Roger Finlay

Upptag av oorganiska joner från markvätskan.....

De flesta etablerade modeller för näringscirkulation i skogsmark bygger på nedbrytning av dött växtdmaterial av framför allt saprototiska basidsvampar. Under denna process frigöres mineralnäringssämnen till markvätskan i oorganisk form för att sedan tas upp av växterna igen. Växternas återupptag konkurrerar med mikroorganismernas immobilisering av mineralnäringssämnen och mängden tillgänglig näring beror både av nedbrytningshastigheten och immobiliseringshastigheten.

Denna modell bygger på att de nedbrytande organismernas aktivitet begränsas av andra resurser än mineralnäringssämnen i fråga, och att dessa i stället för att ansamlas i nedbrytarorganismerna utsöndras till markvätskan. En rad undersökningar har dock visat att mineralnäringssämnen (framför allt kväve och fosfor) är en bristvara under stora delar av nedbrytningen av såväl ved (Merrill & Cowling 1966; Thompson & Rayner 1982) som löv (Aber & Melillo 1980) och barr (Berg 1988). Vid sena nedbrytningsstadier translokeras mineralnäringssämnen ut ur resursenheten av de nedbrytande svamparna och kan transporteras över relativt stora avstånd (Boddy 1993) till områden av mycel med brist på dessa ämnen. På så sätt kan nedbrytarvampar överbygga spatiell och temporär heterogenitet i sin omgivning. Ett rimligt antagande är att en mineralnärigsfattig miljö såsom den boreala barrskogen borde selektera för organismer som, istället för att exudera näringssämnen till mark-

vätskan, använder dessa till att konkurrera om nya resurser. Också i den relativt kolfattiga mineraljorden har kväveimmobiliseringen visat sig vara mycket större än vad man tidigare trott (Stark & Hart 1997) och detta ökar intresset för andra potentiella näringssällor än oorganiska joner i markvätskan.

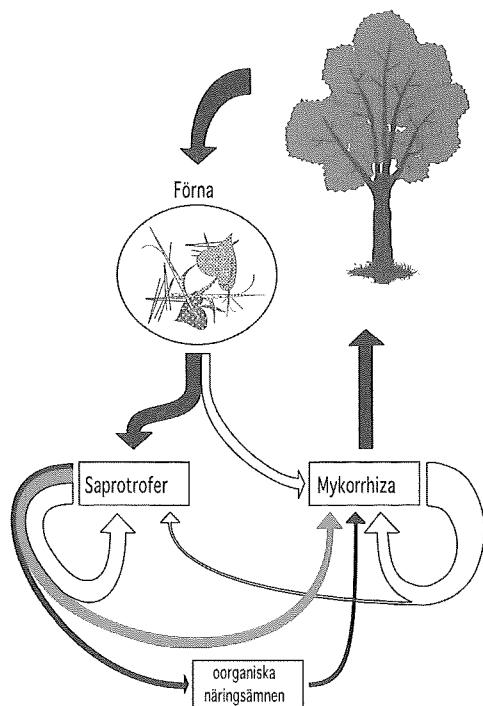
....eller direkt användning av organiska näringssällor?

Det har, under de senaste 10-15 åren, framkommit att ektomykorrhizaspars inte bara ökar rötternas näringssupptagande yta, utan också har tillgång till andra former av mineralnäringssämnen än vad trädens rötter har. En lång rad organiska föreningar kan utnyttjas av ektomykorrhizaspars såsom kväveinnehållande aminosyror och proteiner och fosforinnehållande fettsyror och nukleinsyror (Leake & Read 1997). Tidigare ej uppmärksammade pooler av mineralnäringssämnen blir därmed tillgängliga för mykorrhizaspars och deras världsväxter och nya modeller för näringscirkulation kan konstrueras där de traditionella cirkulationsvägarna via fria joner i markvätskan ersätts av snävare kretslopp (figur 1).

De tre stora organiska poolerna av mineralnäringssämnen i skogsmark finns i humusämnena, växtdmaterial i olika stadier av nedbrytning, och i mikrobiell biomassa. Dessa poolers storlek minskar i ordningen humus – växtdmaterial – mikrobiell biomassa, men näring inkorporerad i humus anses vara mer eller mindre otillgänglig

för mykorrhizasvampar. Försök har gjorts där växtmaterial har tillsatts till mikrokosm-system innehållandes ektomykorrhizasvampar med små plantor som värdträd och signifikant borttransport av kväve och fosfor från växtmaterialet kunde påvisas i relation till kontroller utan mykorrhizasvampar (Bending & Read 1995ab).

Mykorrhizasvampars dock halägre kapacitet till nedbrytning av växtmaterial än saprotrofiska svampar (Colpaert & van Tichelen 1996) och mineralnäringssämnen kan bli mer tillgängliga för mykorrhizasvamparna när de överförs från växtmaterial till mikrobiell biomassan genom saprotrofiska svampars nedbrytande aktivitet (Abuzinadah *et al.* 1986; Leake & Read 1997). Även om den mikrobiella poolen av näringssämnen är kvantitativt mindre än växtmaterials poolen, så kan en snabbare omsättning medföra att den är minst lika betydelsefull för näringssämnen.



Figur 1. Schematisk bild över näringssflöden i skogsekosystem med klassiska cirkulationsmodellen i svart och alternativa transportvägar i vit och grått. - Schematic diagram of nutrient flow in forest ecosystems. The classical circulation model is shown in black and alternative pathways of transport in white and grey. Figur: Björn Lindahl.

försörjningen hos mykorrhizasvampar och deras värdväxter.

Den mikrobiella biomassan består, till skillnad från växtmaterialet, åtminstone delvis av levande organismer. Dessa är i barrskogsmark med lågt pH framför allt svampar. I stabila miljöer som inte utsätts för plötsliga störningar, tex uttorkning, är det förmodligen ovanligt att hela svampmycel dör på en gång. Snarare dör enstaka hyfer åt gången i en process där näringssämnen transportereras över till mera aktiva delar av mycellet (Dowson *et al.* 1989). Man kan därför tänka sig att relativt stora delar av den mikrobiella näringsspoolen är inkorporerad i levande svampmycel.

Mikrokosmförsök med ^{32}P

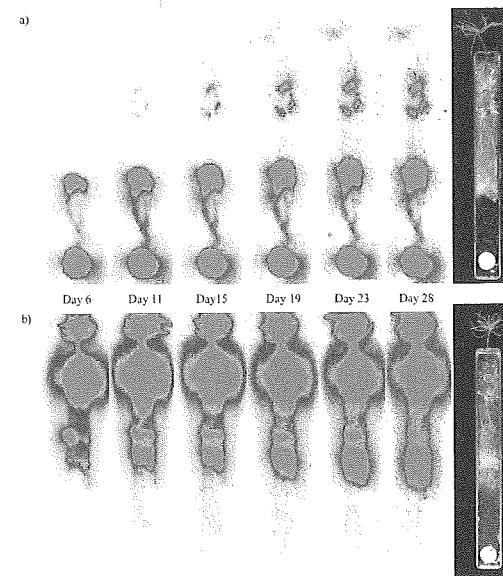
Vi har undersökt om mineralnäringssämnen, i det här fallet radioaktivt ^{32}P , kan tas upp av ektomykorrhizasvampar från levande mycel av en vednedbrytande svamp. Försöket utfördes i avlänga mikrokosmsystem fyllda med skogsjord (humus), små bitar av björkved som inoculerats med *Hypoloma fasciculare* (Svavelgul slöjskvilling) och små tallplanter inoculerade med två olika ektomykorrhizasvampar: *Suillus variegatus* (Sandsopp) eller *Paxillus involutus* (Pluggskvilling). *Hypoloma fasciculare* är en vanlig vandrare av lövved som sprider sig mellan resursenheter med hjälp av hyfsträngar i jorden.

För att kunna studera eventuellt näringsutbyte mellan de olika svamparna tillsattes ^{32}P i spärmlängder antingen till nedbrytarsvampen som en liten droppe på vedbiten eller till mykorrhizasvampen i en liten skål under rötterna. Radioaktivitetens spridning i systemet studerades sedan ickedestruktivt med hjälp av elektronisk autoradiografi i en Packard Instant Imager som snabbt ger en bild av radioaktiviteten i mikrokosmernas olika delar utan att skada de känsliga mycelstrukturerna.

Vi kunde med denna metod påvisa en transport av den radioaktiva isotopen från trädbiten, ut i nedbrytarsvampens jordmycel varifrån en del togs upp av mykorrhizasvamparna och transporterades vidare till värdväxtens rötter och

skott (grått i figur 1). Transporten i motsatt riktning, d v s från innmärkt mycel av mykorrhizasvamparna till nedbrytaren och trädbiten var påvisbar men en till två magnituder längsammare än transporten till mykorrhizasvamparna (figur 2).

Man kunde också se att mykorrhizasvamparna bildade "fläckar" av tätt mycel ovanpå nedbrytar-svampens mycel (figur 3), något som tidigare



Figur 2. Elektronisk autoradiografi av mikrokosmer som visar överföring av ^{32}P -inmärkt fosfor, a) från saprotrofiskt mycel, växandes från en innmärkt trädbit, via en mykorrhizasvamp till en tallplanta. b) Överföringen i motsatt riktning är mycket mindre. - Electronic autoradiography of microcosms showing transfer of ^{32}P a) from saprotrophic mycelium growing from a labelled piece of wood, via a mycorrhizal fungus to a pine seedling. b) transfer in the opposite direction is much slower. Figur: Björn Lindahl.

har iakttagits vid berikning av näring-fattiga substrat med mera näringrikt organiskt material (Unestam 1991; Bending & Read 1995).

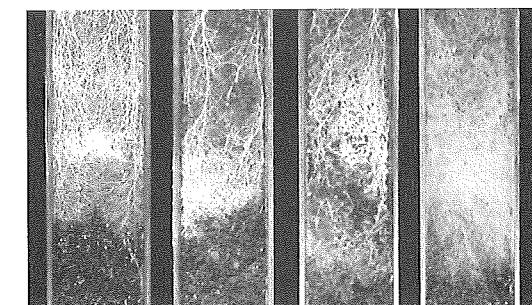
Detta försök visar att mykorrhizasvampar kan använda mycel av en levande saprotrofisk svamp som källa till mineralnäringssämnen, i det här fallet fosfor. Experiment med den stabila kväveisotopen ^{15}N är också planerade. Försöket visar dock bara en situation och kan inte generaliseras till att mykorrhizasvampar alltid agerar som

predatorer gentemot saprotrofiska svampar. Vi har tvärtom sett att saprotrofiska svampar givna andra förutsättningar kan dominera över mykorrhizasvampar vilket skulle kunna innebära en näringssförlust från mykorrhiza-växt systemet.

Den beskrivna näringscirkulationsvägen kan vara mycket betydelsefull i näringfattiga system med svårnedbrytbar förra. Försöket är också en indikation på att symbiotiska och saprotrofiska svampar har stora möjligheter att påverka varandra och båda grupperna samt deras interaktioner måste uppmärksamas i diskussioner rörande markbiologiska frågeställningar.

Referenser

- Aber, J.D., Melillo, J.M. 1980. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Canadian Journal of Botany* 58, 416-421.
- Abuzinadah, R.A., Finlay, R.D., Read, D.J. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants: II. Utilization of protein by mycorrhizal plants of *Pinus contorta*. *New Phytologist* 103, 495-506.
- Bending, G.D., Read, D.J. 1995 a. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants: V. Foraging behaviour and translocation of nutrients from exploited litter. *New Phytologist* 130, 401-409.
- Bending, G.D., Read, D.J. 1995 b. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants: VI. Activities of nutrient mobilizing enzymes in birch litter colonized by *Paxillus involutus* (Fr.) Fr. *New Phytologist* 130, 411-417.
- Berg, B., 1988. Dynamics of nitrogen (^{15}N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VI. *Canadian Journal of Botany* 66, 1539-1546.



Figur 3. Fläckar av tätt mykorrhizamycel som bildas i kontakt med saprotrofiskt mycel. - Patches of dense mycorrhizal mycelia created in contact with saprotrophic mycelia. Foto: Björn Lindahl.

- Boddy, L. & Watkinson, S.C. 1995. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Canadian Journal of Botany* 73(suppl. 1), 1377-1383.
- Colpaert, J.V., van Tichelen, K.K. 1996. Decomposition, nitrogen and phosphorus mineralization from beech leaf litter colonized by ectomycorrhizal or litter decomposing basidiomycetes. *New Phytologist* 134, 123-132.
- Dowson, C.G., Springham, P., Rayner, A.D.M., Boddy, L. 1989. Resource relationships of foraging mycelial systems of *Phanerochaete velutina* and *Hypholoma fasciculare* in soil. *New Phytologist* 111, 501-509.
- Leake, J.R. & Read, D.J. 1997. Mycorrhizal Fungi in Terrestrial Habitats. In: Wicklow DT, Söderström B. eds. *The Mycota, vol. 4: Environmental and microbial relationships*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 281-301.
- Merril, W. & Cowling, E.B. 1966. Role of nitrogen in wood deterioration. IV. Relationship of natural variation in nitrogen content of wood to its susceptibility to decay. *Phytopathology* 56, 1324-1325.
- Stark, J.M. & Hart, S.C. 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forest. *Nature* 385, 61-64.

- Thompson, W. & Rayner, A.D.M. 1982. Structure and development of mycelial cord systems of *Phanerochaete laevis* in soil. *Transactions of the British Mycological Society* 78, 193-200.
- Unestam, T. 1991. Water repellency, mat formation, and leaf-stimulated growth of some ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 1, 13-20.

Författarna

Roger Finlay är professor i skoglig mikrobiologi och Björn Lindahl doktorand vid Institutionen för skoglig mykologi och patologi, SLU. Adress: Inst. för skoglig mykologi och patologi, SLU, Box 7076, 750 07 Uppsala.

Lindahl, B. & Finlay, R.D. Interactions between ectomycorrhiza and saprotrophic fungi. *Växtskyddsnotiser* 62, 69-72.

Abstract

Traditional models of nutrient cycling in forest ecosystems are based on decomposition of dead plant material by saprotrophic fungi. During this process it is assumed that mineral nutrients are released into the soil solution primarily in inorganic form to be taken up again by plant roots. Saprotrophic fungi inhabit environments which are poor in mineral nutrients and have a well developed capacity for re-distribution of acquired nutrients within their own mycelia. Large scale release of nutrients by these fungi is therefore unlikely and increasing attention is being paid to the recycling of organic matter to plants via mycorrhizal fungi. Interactions between mycorrhizal and saprotrophic fungi have so far been almost totally ignored. Using electronic autoradiography it has been possible to follow interactions between intact ectomycorrhizal mycelial systems and the decomposer fungus *Hypholoma fasciculare* in laboratory microcosms. We were able to demonstrate significant transfer of ^{32}P from labelled *Hypholoma* mycelium to ectomycorrhizal mycelia of *Suillus variegatus* and *Paxillus involutus* and their host plants. These results suggest that conventional models of nutrient cycling need to be modified to take account of transfer processes between different microbial compartments. Such transfer may reduce immobilisation and allow transfer of nutrients between groups of organisms with different trophic modes in cycles which are tightly linked.

Mikrobiell vittring, mikronäringskedjor och mykorrhizasvampars inverkan på markförsurningens effekter

Anna Rosling, Björn Lindahl, Ulla Ahonen-Jonnarth,
Torgny Unestam & Roger Finlay

Traditionella modeller över näringscirkulation i skogsmark är baserade på relativt långa processkedjor av nedbrytning och mineralisering. På senare tid har mykorrhizasvamparnas upptag och direkta återförsel till växterna av näringssämnen i organisk form accepterats i ökande omfattning. Denna "kortslutning" av kvävens kretslopp reducerar de saprotrofiska mikroorganismernas immobilisering av kväve. Laboratoriexperiment nyligen utförda vid vår institution tyder på att liknande "mikronäringskedjor" också kan vara viktiga för upptag av mineralnäringssämnen genom mikrobiologisk vittring. Mikroskopering har visat att vittringsbara mineralkorn i podsolvjordar är genomborrade av fina porer som är koloniserade (och kanske producerade) av ektomykorrhiza-hyfer och deras associerade bakterier. Mobilisering och upptag av mineralämnen genom mikrobiologisk vittring i dessa porer, samt transport av näringssämnen genom ektomykorrhiza-mycelet till växten är processer som är separerade från markvätskan. Dessa iakttagelser tyder på att kriterier som används för att bestämma gränsvärden för kritisk belastning av försurande ämnen i skogsekosystem inte kan baseras på markvätskekemi.

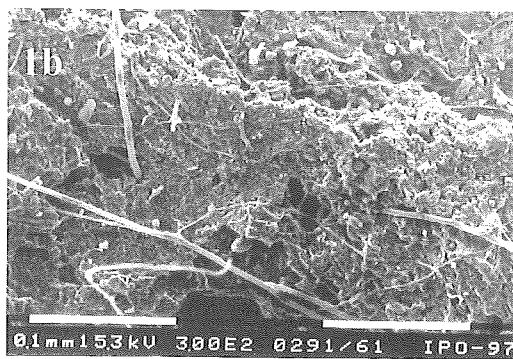
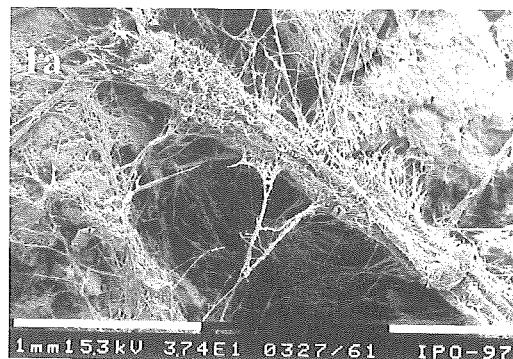
Inledning

Traditionella modeller över näringscirkulation i skogsmark har grundats på relativt långa näringsskedjor med organismer på olika trofiska nivåer som t ex bakterier, nedbrytarväxter och växtrötter. I dessa modeller frigörs näringssämnen genom nedbrytning och mineralisering till markvätskan, där de blir tillgängliga för växtrötterna. Det finns nu allt mer som tyder på att direkt återförsel av organiska ämnen till växterna via mykorrhizahyfer är en viktig process i skogsmarkens näringscirkulation (se Lindahl & Finlay

i detta nummer). Markvätskan skulle därför kunna spela en mindre viktig roll i växternas näringssuptag än man hittills trott.

Mykorrhiza som penetrerar sten

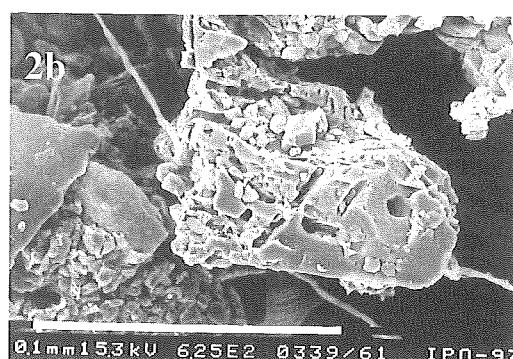
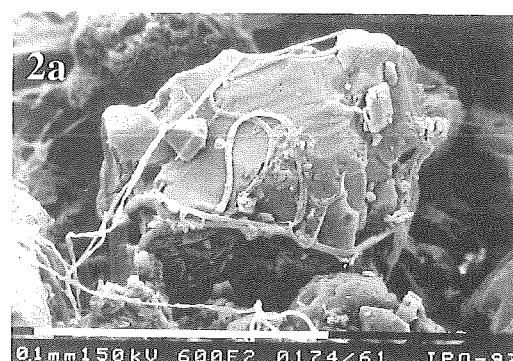
Granithällar under mossa och förna är i många svenska skogar täkta av tät mättor av svamphyfer, många tillhörandes mykorrhizasvampar (figur 1a,b). Närmare undersökning av stenytorna



Figur 1. a) Svepelektronmikroskopisk bild av en mykorrhizoröt som växer på en granityta under mosslagret i en hällmarksskog. Hyfer växer från mykorrhizamanteln och ner i sprickorna i stenytan. b) Stenyt täckt av en matta av svamphyfer. - a) SEM image showing a mycorrhizal root growing over a granite surface, under the moss layer in a mixed pine and spruce forest. Hyphae grow from the mycorrhiza mantle and down into cracks in the stone surface. b) Stone surface covered by a mat of fungal hyphae. Foto: Toine Jongmans.

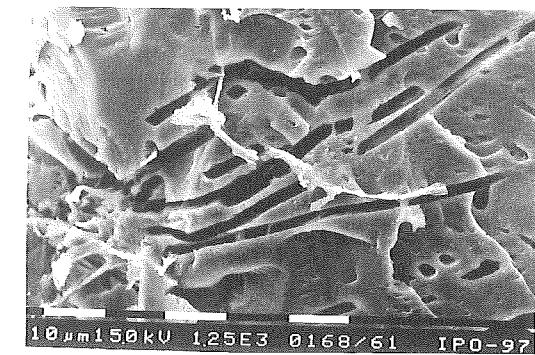
avslöjar hyfer som verkar penetrera ytan genom små hål. I ett samarbetsprojekt med svenska och holländska forskare (Jongmans *et al.* 1997) har vi nyligen upptäckt att vittringsbbara mineralkorn och ytliga berghällar i podsoljordan är genomborrade av massvis med fina, tubformade porer med en diameter på 3-10 µm och att en del av dessa porer är koloniserade av svamphyfer. I E-horizonten är korn av kvarts inte genomborrade, men mer lättvittrade fältspatskorn verkar vara rika på tunnlar (figur 2a,b). Dessa tunnlar tycks vara tubformade med släta väggar och rundade ändar (figur 3). Uppskattningsvis 150 m per dm³ av sådana tunnlar skulle kunna bildas varje år.

Det är väl känt att såväl mykorrhizasvampar som saprototiska svampar utsöndrar organiska syror



Figur 2. Mineralkorn av a) kvarts och b) fältspat. Hyfera penetrerar inte kvartskornen men fältspatskornen är genomborrade av tubformiga porer med samma diameter som svamphyfera. - Mineral grains of a) quartz and b) Ca feldspar. The hyphae do not penetrate the quartz but grains of calcium feldspar are penetrated by tubular pores with the same diameter as hyphae. Foto: Toine Jongmans

vid hyfspetsarna och mikro- till millimolära koncentrationer av succinat, citrat, oxalat, formiat och malat har uppmätts i markvätskan. Koncentrationerna av dessa syror är troligtvis högre



Figur 3. Insidan av en kaliumfältspartikel. Partikeln är genomborrade av porer, 3-10 mikrometer i diameter. - Interior of a crushed Ca feldspar grain showing tubular pores 3-10 micrometers in diameter. Foto: Toine Jongmans.

av klibbig tejp kunde tydliga spår av vittring ses där hyferna tidigare vuxit (figur 4c, 4d). Det fanns också bakterier i slemet som hyferna utsöndrat.

Fastän det finns flera indirekta tecken på att mykorrhizasvampar har en direkt roll i vittring, så krävs det vidare forskning inom fyra områden:

- 1) svamparna som finns i tunnlarna och andra mikrohabitat i sten måste identitetsbestämmas,
- 2) det måste visas att det är svamparna som bildar tunnlarna,
- 3) hyfernas upptag och translokation av olika ämnen från mikrohabitat i olika mineral måste mätas och
- 4) de mykorrhizassocierade mikroorganismernas roll i vittring måste undersökas. På vår institution har vi fokuserat oss på områdena 1, 2 och 4.

DNA analys

Vi har analyserat DNA från hyfer i sten, samlade från nygjorda brottytor i ett försök att identifiera svamparna som kolonisera detta mikrohabitat. Metoder liknande de som beskrivs i Fransson *et al.* (detta nummer) användes. Restriktionsmönsster och DNA-sekvenser jämfördes med de som erhållits från mykorrhitzarötter i den omgivande jorden. En del överensstämmende mönster hittades med arter tillhörande släktet *Thelephora* eller *Tomentella*, men resultaten pekar mot att många andra mykorrhizabildande- och icke mykorrhizabildande svampar också växer i stenen.

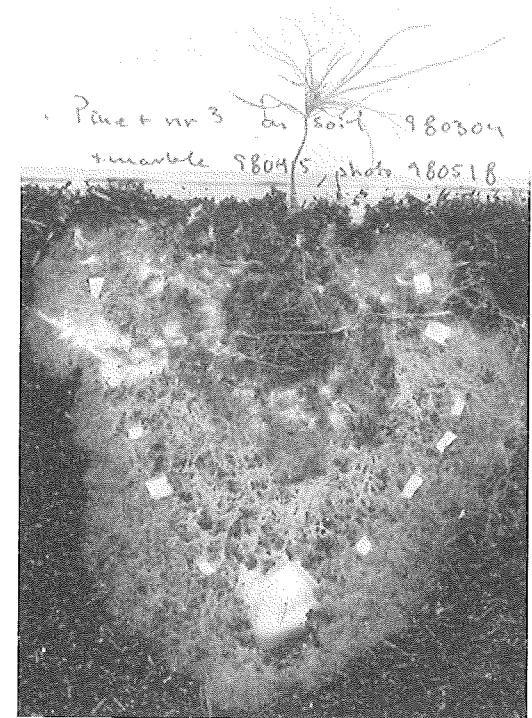
Mikrokosmförsök

Mikrokosmer tillverkades i laboratoriet med tallplantor inkulerade med en oidentifierad mykorrhizasvamp – förmodligen *Hebeloma longicaudum*. Svampmycelet växte ut över en jordyt och små bitar av polerad marmor placerades efter 10 dagar vid mycelfronten (Fig 4a). Mycelet fick växa i kontakt med de polerade marmorytorna i 12 veckor varefter stenarna avlägsnades och undersöktes i svepelektronmikroskop. Detta avslöjade långa ”diken” med hyfer i (figur 4b) vilket tyder på att marmorn hade eroderats i närheten av hyferna. Efter att hyferna avlägsnats från marmorytorna med hjälp

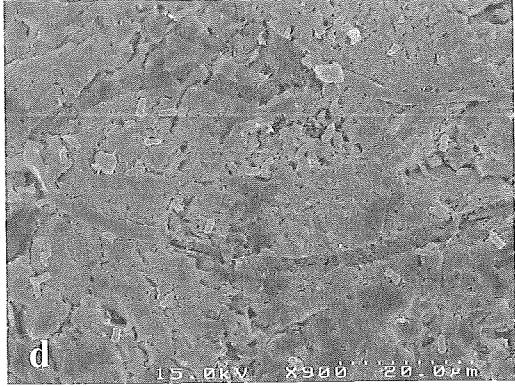
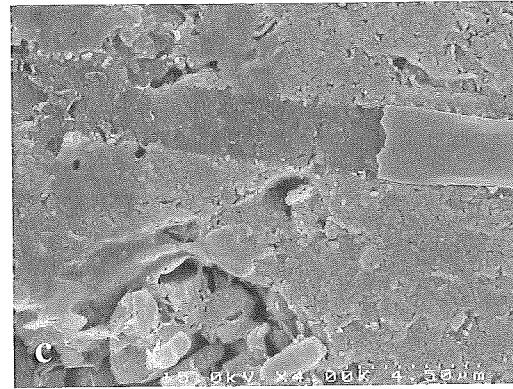
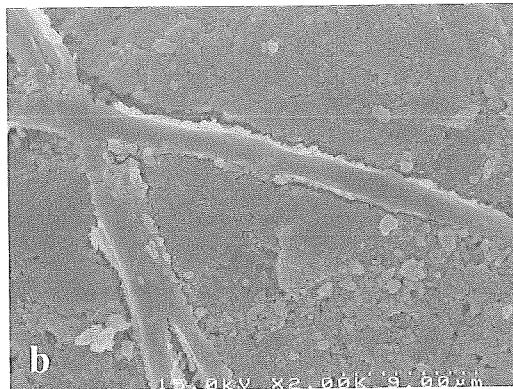
av klippig tejp kunde tydliga spår av vittring ses där hyferna tidigare vuxit (figur 4c, 4d). Det fanns också bakterier i slemet som hyferna utsöndrat.

Mikrobiella interaktioner och mikronäringskedjor

Förhållandet mellan mykorrhizamycel och de bakterier och mikrosvampar som är associerade med detta är fortfarande inte klarlagt, men det har föreslagits att föreningar som utsöndras från hyferna skulle kunna vara näringssällor för andra mikroorganismer och att slemproduktion eller vattenexudering från hyferna kan möjliggöra näringsutbyte mellan mykorrhizasvampen och dess associerade mikrober (Sun *et al.* 1999). Sådana mikronäringskedjor kan antagas vara mycket mer energetiskt effektiva än längre kedjor av nedbrytning med många steg. Många bakterier isolerade från mikrohabitat i sten uppvisar hög



Figur 4a. Mikrokosmsystem med tallplanta och jord. Mykorrhizamycetet breder ut sig över jordytan och små polerade marmor bitar. - Microcosm with pine seedling and soil. The mycorrhizal mycelium spreads over the soil surface and small pieces of polished marble. Foto: Anna Rosling.



Figur 4 b-d. b) svepelektronmikroskopisk bild av marmorytan efter 12 veckor. Svamphyferna tycks ha grävt sig ner i marmorytan. c-d) Ytan efter borttagning av svamphyferna - b) SEM image of the marble surface after 12 weeks. The fungal hyphae seem to have etched the marble surface. c-d) marble surface after removal of the fungal hyphae.

Foto: Anna Rosling & Geoffrey Daniel.

vittringskapacitet *in vitro* och det är kändt att saprototfiska svampar också exuderar organiska syror. Om mineralytor är koloniserade av mikrobiologiska samhällen bestående av mykorrhizabildande- och icke mykorrhizabildande svampar samt mykorrhiza-associerade bakterier, alla med olika vittringskapacitet, skulle konkurrensen om näring och överföring av näringssämnen mellan mykorrhizahyfer och andra mikroorganismer kunna vara en viktig determinant för växternas näringssupptag från mineraler. Mykorrhizahyfernas unika egenskap är att de är väl försedda med energirikt växtassimilat och att de utgör en direkt väg för upptag och transport av vittrade mineraler till växtrötterna.

Bestämning av kritiska belastningsgränser

En avgörande egenskap hos de ovan diskuterade formerna av vittring är att aktiviteten och upptaget av näringssämnen är spatiellt avskilda från

markvätskan. Dessa isolerade mikrohabitat är alltså mindre känsliga för markförsurningens effekter. Många förorenings-modeller sätter upp kriterier för hur man skall bestämma kritiska belastningsgränser för deposition av försurande ämnen. Dessa är ofta grundade på förhållandet mellan koncentrationen av aluminium och baskationer i markvätskan. De ovan beskrivna observationerna pekar på att nu använda kriterier för bestämmning av kritiska belastningsgränser för deposition av försurande ämnen i skogsmark kan vara felaktiga. Direkt transport av mineraler från stenmaterial till växter via mykorrhizahyfer skulle kunna förklara varför produktiviteten hos Europas skogar inte har minskat trots långt gången markförsurning. Helt klart behöver förbättrade modeller utvecklas som tar i beaktande den mikrobiologiska komplexiteten i skogsmark och dess effekter på näringssupptag.

Referenser

- Lindahl, B., Stenlid, J., Olsson, S. & Finlay, R.D. 1999. Translocation of ^{32}P between interacting mycelia of a wood decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytologist* (submitted)
- Jongmans, A.G., van Breemen, N., Lundström, U., Finlay, R.D., van Hees, P.A.W., Giesler, R., Melkerud, P.-A., Olsson, M., Srinivasan, M. & Unestam, T. 1997. Rock-eating fungi. *Nature* 389, 683-684.
- Sun Y-P., Unestam T., Lucas S.D., Johanson K.J., Kenne L. & Finlay R.D. Exudation-reabsorption in mycorrhizal fungi, the dynamic interface for interaction with soil and other microorganisms. *Mycorrhiza* (In Press).

Författarna

Anna Rosling, Björn Lindahl och Ulla Ahonen-Jonnarth är doktorander vid Inst. för skoglig mykologi och patologi, SLU. Anna Rosling arbetar med interaktioner mellan bakterier och mykorrhiza. Torgny Unestam är professor emeritus och Roger Finlay professor vid samma institutionen.

Adress: Inst. för skoglig mykologi och patologi, SLU, Box 7026, 750 07 Uppsala.

Rosling, A., Lindahl, B., Ahonen-Jonnarth, U., Unestam, T. & Finlay, R.D. Microbial weathering, nutrient microloops and the role of mycorrhiza in mediating effects of soil acidification. *Växtskyddsnotiser* 62, 73-77.

Abstract

Traditional models of nutrient cycling in forest soils are based on relatively long pathways involving decomposition and mineralisation. More recently there has been increasing acceptance of the possible role of mycorrhizal fungi in direct recycling of organic matter to plants. This "short cut" in nitrogen cycling restricts immobilisation of nitrogen in saprotrophic microorganisms. Recent experiments conducted in our laboratory suggest that parallel short cuts (nutrient microloops) may also be important in the mobilisation of minerals through microbial weathering. Microscopic analyses suggest that weatherable minerals in forest podzols are penetrated by fine pores which are occupied (and possibly formed) by ectomycorrhizal fungal hyphae and their associated bacteria. Mobilisation of minerals in these sites through microbial weathering and subsequent uptake and translocation through the mycorrhizal mycelium effectively bypasses the bulk soil solution. These observations suggest that criteria for determination of critical loads of acidic deposition to forest ecosystems should take account of biological processes in the mycorrhizosphere and not simply be based on bulk soil solution chemistry.

Växtskyddsåret 1998 - jordbruk

Mats Lindblad & Peder Wærn

Inledning

Vintern 1997-98 var återigen mild och relativt snöfattig. Under senare delen av april och en bit in i maj var väderet varmt och vackert, med vissa kortare avbrott för regn. Mot slutet av maj, skedde en övergång till kallare och ostadigare väderlek, som varade ända in i september. Under juni och juli kom på många håll dubbelt så mycket nederbörd som normalt. Antalet regndagar var ovanligt stort och sommaren var dessutom en av de solfattigaste under hela 1900-talet.

Sammanställningen bygger på inventeringar och undersökningar utförda av personal vid Jordbruksverkets Växtskyddscentraler och avdelningen för integrerat växtskydd inom Institutionen för ekologi och växtproduktionslära samt rådgivare och jordbrukare i landet.

Stråsäd

Svampsjukdomar

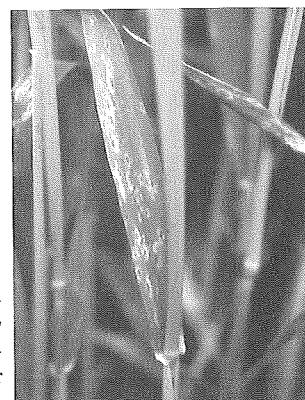
De höstsädda grödorna klarade övervintringen bra och inga nämnvärda skador av utvintringssvampar förekom.

Väderleken under våren var gynnsam för stråknäckarsvampens (*Pseudocercospora herpotrichoides*) sporulering och infektion i höstsäden. Trots detta var angreppen i de flesta fall relativt svaga under försommaren. Den blöta sommaren medförde dock att angreppen tilltog, men de blev inte så starka som befärlats. Sannolikt var det ytterst få fall där stråknäckaren var orsak till liggsäd. Graderingar som gjordes under juli styrker detta. Det var däremot vanligt med diffusa mörkfärgningar på stråbaserna och orsaken

bedömdes i många fall vara angrepp av stråfusarios (*Fusarium spp.*).

Även skarp ögonfläck (*Rhizoctonia spp.*) var vanligare än normalt i höstvetet, särskilt i västra Sverige och i Mälardalen. Angreppen av rotödare (*Gaeumannomyces graminis*) var också ovanligt starka på många håll, även i vårvete. Även på lerjordar fanns skador som ledde till betydande skördesänkningar.

Den regniga sommaren medförde att ovanligt starka angrepp av bladfläcksvampar utvecklades i såväl höst- som vårsäd. Vetets svartpricksjuka (*Septoria tritici*) förekom i mycket stor omfattning i många höstvetefält tidigt på våren. Angreppen bromsades upp under senvåren, men tog ny fart i samband med försommarregnen och blev särskilt starka i Sydsverige. Även vetets bladfläcksjuka (*Drechslera tritici-repentis*) (figur 1) var vanlig i många vetefält, speciellt i vetebelastade växtföljder och särskilt i Mellansverige. I höst- och vårvetefält där vete var för-



Figur 1. Vetets bladfläcksjuka (*Drechslera tritici-repentis*) på höstvete 1998. Foto: Peder Wærn.

frukt och det fanns mycket halmrester kvar i markytan noterades redan i bestockningsstadet extremt starka angrepp av bladfläcksjuka. I sådana fält kunde i stort sett alla blad vara angripna vid axgång. Brunfläcksjuka (*Stagonospora nodorum*) började också uppträda runt axgång och medförde bl a allvarliga axangrepp i många fält. Starka angrepp förekom också i vårvete, dock inte lika omfattande som i höstvetet.

Rågvete var 1999 betydligt mer angripet av bladfläcksvampar än tidigare år. Brunfläcksjuka och sköldfläcksjuka (*Rhynchosporium secalis*) dominerade.

Sköldfläcksjuka var också vanligt i råg men angreppen utvecklades förhållandevis långsamt. Även i värkornet fanns en del sköldfläcksjuka, men det var framförallt kornets bladfläcksjuka (*Drechslera teres*) som dominerade. I många fält blev angreppen mycket starka, framförallt i östra Mellansverige. De mest dramatiska angreppen utvecklades i fält där korn var förfukt eller där utsädet var obetat. I södra och i västra Sverige var angreppen av kornets bladfläcksjuka starka dock inte lika omfattande som i östra Mellansverige. Mycket starka angrepp av kornets bladfläcksjuka fanns däremot i en del höstkornfält. Vid sundhetstester av kärnskördens av värkorn konstaterade många kraftigt smittade partier, speciellt från Mellansverige.

Under sensommaren uppträdde ovanligt starka angrepp av axfusarios (*Fusarium spp.* och *Microdochium nivale*) i många fält, särskilt norr om Skåne. Analyser visar att *M. nivale* sannolikt var den dominerande svampen, men *F. culmorum*, *F. poae* och *F. avenaceum* fanns också med. Angrepp uppmärksammas framförallt i höstvete, vårvete och rågvete. Även i värkorn fanns angrepp men ej lika starka. Följden av axfusarios-angreppen blev stora grobarhetsstörningar i den tröskade vara som skulle användas som utsäde.

Angreppen av mjöldagg (*Erysiphe graminis*) varierade. I höstvete fanns starka angrepp lokalt i Sydsverige och framförallt i sorterna Ritmo och Pepital. Öland tycks vara speciellt utsatt vad gäller mjöldagg. I Mellansverige var angreppen



Figur 2. Mjöldagg (*Erysiphe graminis*) i havre 1998. Foto: Peder Wærn.

betydligt mindre förutom i vissa fält med sorten Ebi. I övrig höstsäd var mjöldaggsangreppen med något enstaka undantag svaga. I värkorn fanns starka angrepp i framförallt Sydsverige. Det var dock stor variation mellan olika sorter. Alexis, Scarlett och Svani är exempel på kornsorter som klarade sig förhållandevis bra. Även i Mellansverige fanns lokalt starkare angrepp än normalt i värkornet men bekämpningsbehovet var betydligt mindre än i sydligaste Sverige. I havre, där mjöldagg ibland uppträder sent under säsongen (figur 2), förekom i södra Sverige ovanligt tidiga angrepp som fick en stark spridning liksom föregående år. Även i Mellansverige förekom tidiga angrepp.

Brunrost (*Puccinia recondita*) förekom i liten omfattning. I Mellansverige utvecklades dock på vissa håll angrepp i en del råg- och höstvetefält men dessa kom sent och fick liten betydelse. Förekomsten av gulrost (*Puccinia striiformis*) var i det närmaste obefintlig. Bekämpningsbehov mot kornrost (*Puccinia hordei*) fanns i enstaka höst- och värkornfält i Sydsverige, men annars var angreppen små. I östra Mellansverige, speciellt söder om Mälaren, har angreppen av kronrost (*Puccinia coronata*) i havre varit starka under de senaste två åren. Så var det också 1998, men angreppen utvecklades sent och fick sannolikt liten betydelse. I övriga Sverige var förekomsten liten. Sena angrepp av svartrost (*Puccinia graminis*) noterades i många rågfält. Förekomst fanns även i havre och höstvete, framförallt i området norr om Mälaren.

Angreppen av såväl stinksot (*Tilletia caries*) som dvärgstinksot (*Tilletia controversa*) var svaga. Detta gäller även gulstrimsjuka (*Cephalosporium gramineum*).

Insekter och nematoder

Sommarens kalla väderlek medförde att insektskadorna blev mätliga, trots att det fanns förutsättningar för angrepp av vissa arter. Sädesbladlöss (*Sitobion avenae*) (figur 3-5) förekom allmänt och inflygningen till stråsädesfälten skedde ovanligt tidigt, redan i början av juni. Fångster i sugfallor på hög höjd visade också att årets vårflygning var stor, speciellt i sydöstra Sverige. Bladlössen förökades dock långsamt och antalet vid axgång blev mindre än man kunde ha befarat. Angrepp var vanligast i södra och sydöstra Sverige, där bekämpningströskeln överskreds i många vår- och höstvetefält.

Havrebladlöss (*Rhopalosiphum padi*) kunde hittas i många vårsädesfält, speciellt i havre och korn, men oftast i små eller mätliga mängder. Vårflygningen blev större än förväntat, med tanke på att förekomsten av ägg på vintervärden hägg var liten. Särskilt i Sydsverige fångades ett relativt stort antal havrebladlöss i sugfallor under juni månad. Liksom för sädesbladlössen medförde dock väderleken en långsam uppförökning och bekämpningsbehov förelåg endast i en mindre andel av fälten. Rödsot, som främst sprids med havrebladlöss, förekom i liten omfattning och orsakade inga skador.

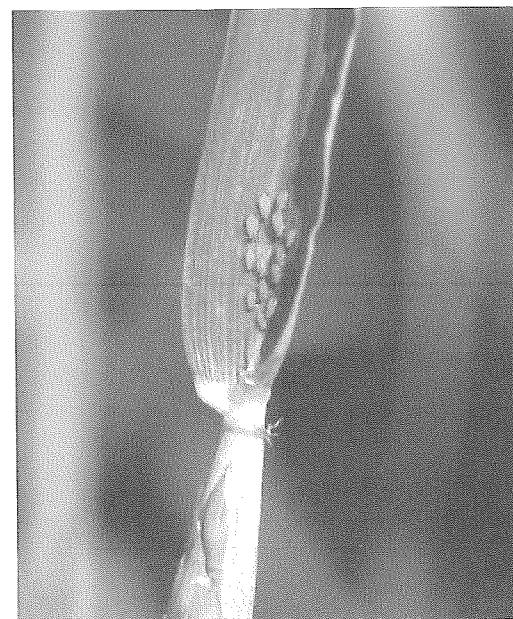
Fritflugans (*Oscinella frit*) inflygning till havrefälten började i mitten av maj, då temperatursumman 90 daggrader uppnåddes och de första flugorna konstaterades i blå fångstskålar. En sen vårsådd medförde att flertalet havrefält inte hade passerat det känsligaste utvecklingsstadet (1-2 blad) vid denna tidpunkt. Eftersom fritflugans äggläggning missgynnas av kall och regnig väderlek blev angreppen ändå små i de flesta fält. I de trakter av Småland och Halland som utgör riskområden, var dock starka angrepp vanliga.

Vetemyggor har de senaste åren utgjort ett problem i östra Mellansverige och i år blev

svärmening vid axgång stor, speciellt i fält med vete som förfrukt. Den kalla väderleken medförde svagare angrepp än förväntat, men i vissa höstvetefält blev upp till 25 % av kärnorna angripna. Skadorna orsakades främst av den gula vetemyggan (*Contarinia tritici*), medan angreppen av den röda (*Sitodiplosis mosellana*) var betydligt mindre. I övriga delar av landet var förekomsten av vetemyggor liten.

Angrepp över bekämpningströskeln av stora sädestripsen (*Limothrips denticornis*) förekom i omkring en tredjedel av råg- och rågvete fälten i Sydsverige. I Mellansverige var tripsförekomsten svag och inga fält behövde bekämpas. Minerarflugor, som vissa år orsakar skador i korn och havre, utgjorde i år inget problem. Angrepp av havrecystnematoder (*Heterodera avenae*) var vanliga i Västsverige, speciellt i havre, och förekom även i områden där de tidigare inte varit vanliga.

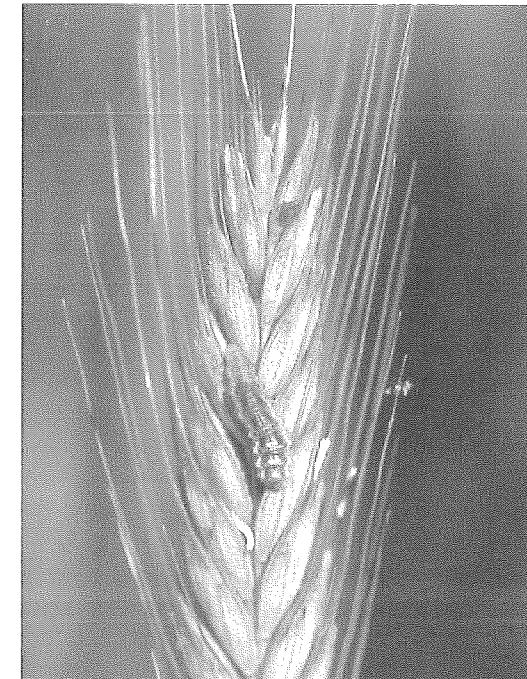
Vetedvärgsjuka, en virussjukdom i höstvete som överförs med den randiga dvärgstriten (*Psammotettix alienus*), förekom fläckvis i en del fält i Mälardalen och i Västergötland. Allvarliga skador fanns endast i ett fält. Jämfört med



Figur 3. Sädesbladlöss (*Sitobion avenae*) på höstvetets flaggblad 1988. Foto: Peder Waern.



Figur 4. Sädesbladlöss (*Sitobion avenae*) i rågvete 1998. Foto: Peder Waern.



Figur 5. En bladluspredator; larv av blomfluga (Syrphidae spp.) 1998. Foto: Peder Waern.

1997 innebär detta en stark minskning av sjukdomens utbredning, trots att det våren 1998 förekom nykläckta stritar och smittade plantor i många fält. Orsaken till de svaga angreppen kan vara att stritarna hade svårt att utvecklas och sprida smittan vidare i fälten på grund av kallt väder under maj och juni.

Oljeväxter

Svampsjukdomar

På grund av den regniga väderleken under sommaren bedömdes den regionala risken för angrepp av bomullsmögel (*Sclerotinia sclerotiorum*) som stor i såväl höst- som våroljeväxter. Nederbörden gynnade utvecklingen av apothecier (svampens fruktkroppar) och på många håll fanns dessa tidigt i fälten, redan före blomning.

Trots att risken för angrepp ansågs vara stor blev angreppen svaga i både höst- och våroljeväxterna i stora delar av landet. I Västergötland fanns dock enstaka fält med mycket starka angrepp. I området norr om Mälaren var situationen något annorlunda. Här visar inventeringar att det fanns

angrepp som motiverat bekämpning i drygt 30 % av våroljeväxtarealen och det gäller då framförallt vårrybs. Enstaka mycket starka angrepp fanns även i vårrapsen.

I Sydsverige kan orsaken till att det blev svagare angrepp än förväntat vara att värdet i samband med höstrapsens blomning blev torrare och stabilare, vilket kan ha förhindrat infektion. En annan tänkbar förklaring, som framförallt gäller för de senare blommande våroljeväxterna, är att det helt enkelt regnade för mycket. Den tidvis rikliga nederbörden medförde på många håll vattenmätnad i marken vilket gjorde att sklerotierna snabbt bröts ned och apothecierna dog. Kraftiga regn kan också ha sköljt plantorna rena från kronblad och därmed hindrat möjligheten till infektion.

Trots att förutsättningarna, med avseende på väderleken, var gynnsamma för angrepp av klumprotsjuka (*Plasmodiophora brassicae*) visar resultat från inventeringar att sjukdomen ej var vanlig. I Örebro län förekom dock en del angrepp. I vart tredje fält som undersöktes påträffades

smittade planter. Kransmögel (*Verticillium dahliae*) konstaterades i mycket stor omfattning i Skåne. I vissa fält i sydvästra Skåne var i princip alla höstrapsplantor infekterade. Även i Mellansverige fanns en del angrepp och speciellt i Västergötland och Östergötland. Anmärkningsvärt är att kransmögel förekom i många våroljeväxtfält i Västergötland vilket är mycket ovanligt. Angreppen här var dock små. Ovanligt stor förekomst av torröta (*Phoma lingam*) uppmärksammades i södra och sydöstra Sverige. Angreppen kom dock sent och fick sannolikt ringa betydelse. Starka angrepp av svartfläcksjuka (*Alternaria brassicae*) utvecklades i höstrapsen under slutet av odlingssäsongen.

Insekter

I södra Sverige började rapsbaggar (*Meligethes aeneus*) flyga in till höstoljeväxterna under andra hälften av april och i vissa fält överskreds bekämpningströskeln. I våroljeväxterna blev bekämpningsbehovet mindre än vanligt. Det förekom mycket jordloppor (*Phyllotreta* spp) och angreppen i våroljeväxter blev i många fall omfattande trots betning. Angreppen av skidgallmygga (*Dasineura brassicae*) var små.

Betningsbehovet mot rapsjordloppa (*Psylliodes chrysocephala*) i höstraps bedöms genom av ta plantprover under vintern. Förekomsten av övervintrande larver har varit liten de senaste åren och även vintern 97/98 var antalet larver per planta litet. Ingen betning av utsädet för hösten 1998 rekommenderades. En något högre larvförkomst i sydvästra Skåne samt delar av Öland och Gotland gav dock anledning till särskild uppmärksamhet i dessa områden. Inflygningen av rapsjordloppor till höstrapsfälten i södra Sverige följdes under hösten med hjälp av gula fångskålar. Fångsterna var som förväntat små, utom i de områden där vinterns provtagningar pekade på en större angreppsrisk. Här visade fångsterna att det fanns anledning att bekämpa vissa fält.

Lin

Svampsjukdomar

Bomullsmögel (*Sclerotinia sclerotiorum*) fanns i många odlingar i Mellansverige. I enstaka fält

fanns starka angrepp fläckvis, men sjukdomen fick inte någon allvarligare spridning.

Ärter

Svampsjukdomar

Betingelserna för markbundna svampar var gynnsamma under 1998 och många fält med strukturproblem drabbades av tidig nedvissning på grund av angrepp av bl a ärtrotrota (*Aphanomyces euteiches*) och andra vissnesjukesvampar (bl a *Fusarium oxysporum*). Även skador p g a ren syrebrist förekom. Angrepp av ärtbladmögel (*Peronospora viciae*) fanns lokalt. Även bomullsmögel (*Sclerotinia sclerotiorum*) uppträdde i vissa fält i Mellansverige, fast endast sporadiskt.

Insekter

Ärtbladlöss (*Acyrthosiphon pisum*) förekom allmänt, förutom i västra Sverige. Angreppen var mest omfattande i sydöstra och södra Sverige, där bekämpningströsklen överskreds i drygt hälften av fälten. I östra Mellansverige fanns fält med större mängder bladlöss främst söder om Mälaren, medan angreppen var svaga längre norrut. Ärtvivel (*Sitona lineatus*) uppträdde i stor omfattning. I Östergötland fanns fält som blev mer eller mindre kalättna. Dock repade sig plantorna, men det är oklart hur skörden påverkades av angreppen. Gnagskadorna orsakade i vissa fall försenad plantutveckling. Skadetröskeln för angrepp av ärtvecklare (*Cydia nigricana*) i foderärter överskreds inte i något fall, trots att det i vissa fält fanns gott om vecklare.

Potatis

Svampsjukdomar

På grund av kylvig väderlek mellan sättning och uppkomst blev det problem med groddbränna (*Rhizoctonia solani*) i många potatisodlingar i framförallt Mellansverige.

Det var gynnsam väderlek för spridning av bladmögel (*Phytophthora infestans*) under i stort sett hela odlingssäsongen. De första rapporterna om angrepp kom så tidigt som den 16 maj från vävtäcka färskpotatisodlingar i Kullabygden och dagarna närmast därefter i flera vävtäcka

fält på Bjärehalvön. Den tidiga förekomsten av bladmögel, samt att angrepp konstaterats på samma platser i fälten som tidigare år stärkte misstankarna om marksmitta. Förekomst av oosporer har också konstaterats på några håll i landet.

Redan i slutet av juni och början av juli förekom bladmögel i sommar- och vinterpotatisodlingar lite varstans i Syd- och Mellansverige. I slutet av juli fick angreppen en mer omfattande spridning, vilket är ett par veckor tidigare än normalt. Bladmögel uppträdde också senare allmänt i stora delar av Norrland ända upp till Luleå. De ekologiska potatisodlingarna drabbades särskilt hårt av angrepp. Potatisodlingarna i sydöstra Sverige klarade sig förhållandevis bra från bladmögelangrepp.

Trots omfattande angrepp av potatisbladmögel blev förekomsten av brunröta på knölarna mindre än förväntat.

Insekter

Direktskadegörande insekter i potatis orsakar ofta skördeföruster i södra Sverige. Inflygningen av stritar inleddes i år tidigt, redan i början av juni, och var stor fram till mitten av månaden. Det fanns också gott om bladlöss senare under säsongen och de totala skadorna blev stora. Även i Mellansverige fanns det ovanligt gott om stritar, bladlöss och stinkfly och bekämpning var lönsam i vissa fält. Fångsterna av jordfly (*Agrostis* spp) i feromonfallor var små i hela landet.

Spridningen av potatisvirus Y blev liten eller mättlig. Andelen smittkällor i årets utsäde var låg, och fångsterna i sugfällor av de vingade bladlöss som sprider viruset var relativt små under försommaren. Viss risk för virusspridning kan dock ha funnits i sent utvecklade fält och i fält där blastdödning utförts sent.

Sockerbetor

Svampsjukdomar

Redan i mitten av augusti noterades angrepp av betrost (*Uromyces betae*) i sydvästra Skåne,

vilket är ovanligt tidigt. Angreppen fick dock en begränsad spridning. Ramularia (*Ramularia beticula*) gymnades av sommarens regniga väderlek och i slutet av augusti fanns svampen i många fält. I försvagade betfält utvecklades ovanligt starka angrepp av Alternaria (*Alternaria alternata*). Betmjöldagg (*Erysiphe betae*) fick en viss spridning under september.

Insekter

En snabb uppkomst ledde till att betorna kunde växa ifrån angreppen av hoppstjärtar (*Collembola* spp), som annars förekom i stor mängd på vissa platser. I enstaka fält fanns det anledning att bekämpa betjordloppor (*Chaetocnema concinna*). Lilla betbaggen (*Atomaria linearis*) började tidigt uppträda men angreppen blev små. Inte heller betflugan (*Pegomyia hyoscyami*) orsakade några skador av betydelse. I vissa fält förekom angrepp av betbladlöss (*Aphis fabae*), men efter en snabb uppförökning i början av juli minskade populationen drastiskt i slutet av månaden.

Litteratur

Försöksrapport 1999/Försök i Väst. Hushållningssällskapet Skara.

Försöksrapport 1998/Östra Sverigesförsöken. Hushållnings- sällskapet Nyköping.

Växtodling 1999/Regionala försök i Svea-länen. Hus- hållningssällskapet Västerås.

Växtskyddsprognoser från SLU, nr 1-6 1998. Enheten för tillämpat växtskydd, SLU.

Växtskyddsåret 1998. Dalarna, Gästrikland, Hälsingland, Uppland, Västmanland. Växtskyddscentralen i Uppsala och Enheten för tillämpat växtskydd, SLU.

Växtskyddsåret 1998. Gotland, Småland, Öland, Växtskydds- centralen i Kalmar.

Växtskyddsåret 1998. Halland, Skåne, Blekinge. Växtskydds- centralen i Alnarp.

Växtskyddsåret 1998. Södermanland, Östergötland, Örebro län. Växtskyddscentralen i Linköping.

Växtskyddsåret 1998. Västergötland, Dalsland, Bohuslän, Värmland. Växtskyddscentralen i Skara.

Författarna

Mats Lindblad arbetar med tillämpat växtskydd vid SLU och Peder Wærn på jordbruksverkets växtskyddscentral i Uppsala.

Insektsskador i Svenska skogar under 1998 - en återblick

Åke Lindelöw

Väderlek

Årets sommar (maj-augusti) har varit mycket nederbörsrik och svalare än normalt i stora delar av landet. Enstaka soliga och varma dagar har dock förekommit. Markvattentillgången i skogen har varit normal eller större än normal. Årets väderlek har säkert varit ognynnsam för många insektsarter, särskilt larvutvecklingen har hos en del arter varit mycket utdragen. Hos andra insekter har den svala väderleken dämpat flygaktiviteten t ex har barkborrarnas svärmlining splittrats upp i perioder. Detta bör återspeglas i form av t ex lindrigare barkborreangrepp under nästa sommar. För andra året i rad har en storskalig bekämpning med *Bacillus thuringiensis* ägt rum från flyg då ett hårningsområde med barrskognunna i Östskåne behandlades.

Tallmätare

(*Bupalus piniaria*)

1996 drabbades medelålders och äldre tallskog på 7000 hektar på Hökensås i Västergötland av tallmätare med kalätning av en del bestånd som följd (se Växtskyddsnotiser Nr 3/97). 1997 behandlades drygt 4000 hektar med *Bacillus thuringiensis kurstaki* (Foray 48B). Under 1997 inträffade inga nya skador i behandlade områden. Trots en riklig svärmlining av tallmätare på många andra håll i landet under 1996/97 är det endast på Hökensås som skador noterats. Under 1998 har inga som helst angrepp av tallmätare iakttagits, varken på Hökensås eller annorstädes.

Barrskognunna

(*Lymantria monacha*)

Efter dispensgivning behandlades ca 1000 ha från helikopter i maj på Vittskövle och Borrestads ägor med *Bacillus thuringiensis*. Behandlingen var framgångsrik och inga påtagliga skador har noterats senare under sommaren.

Lindmätare

(*Erannis defoliaria*)

Omfattande kalätning av denna fjäril ägde rum under juni. 100-tals ekar i samhället och ute i betesmarkerna runt Österby bruk och Dannemora i Uppland var helt avlovade vid midsommartid (figur 1). Kajor, starar och andra fåglar försåg sig av larverna som i brist på föda var ute på vandring upp och ned för trädstammarna på jakt efter nya matställen. Dessa larver uppvaktades också livligt av parasitsteklar. I sin nöd hade många larver börjat äta av midsommarblomster och annan i deras tycke nödföda. Säkert svalt många larver ihjäl innan de nådde förpuppning. Trots många människors oro stod träden gröna igen med en ny bladskrud i augusti och spåren från försommarens kalätning var därmed bortsopade.

Guldgul frostmätare

(*Agriopsis aurantiaria*)

På många håll i Dalarna var björkbestånd i stort sett avlovade i mitten av juni. Många människor hörde av sig med förfrågning om vad som drabbat



Figur 1. 100-tals ekar i samhället och ute i betesmarkerna runt Österby bruk och Dannemora i Uppland var helt avlovade vid midsommartid 1998. Foto: Åke Lindelöw.

Granbarrstekel

(*Pristiphora abietina*)

Arten har varit allmän under detta år och skador har rapporterats från ett flertal unga granbestånd i bl a Skåne och Småland. Ofta har arten ätit av årsbarren under flera år i rad och skadade träd får ett mycket karakteristiskt utseende (figur 2 och 3). Det är framförallt bestånd anlagda på gräsrika, före detta jordbruksmarker som har drabbats. Uppenbarligen trivs granbarrstekeln i denna miljö och kan vara ett stort bekymmer för en del julgransodlare i södra Sverige som odalar vanlig gran (*Picea abies*) eller blågran (*P. pungens*).

Ättatandad barkborre

(*Ips typographus*)

I Småland bedöms skadorna av granbarkborre vara av ungefär samma omfattning som i fjol eller något mindre. Däremot har de ökat i Värmeland jämfört med i fjol. I båda regionerna har bekämpningsområde inrättats. Detta innebär bl a att skogsägare måste leta efter nyangripna träd

under sommarhalvåret och avverka och transportera ut dem ur skogen. Skogshygienen skärps och skogsägarna får då inte lämna grova färskar vindfällen av gran. Man rekommenderar vidare att gallring i äldre granbestånd undviks. Även under 1999 kommer man att bekämpa granbarkborre i dessa regioner. Lokalt förekommer också kraftiga skador i Uppland. Däremot visade en riktad beståndskantsinventering i Västernorrlands län att skadorna i huvudsak var måttliga trots lokala förekomster av grupper med döda träd.

Sammanfattningsvis kan år 1998 betecknas som ett ganska lugnt år med måttliga insektsskador i de svenska skogarna. Den blöta och svala sommaren innebär förmodligen att många insekter minskat i antal och det bör visa sig under 1999 i form av minskade skador. Så dramatiskt som efter sommaren 1987 blir det dock inte. Flera fjärilsarter, t ex påfågelöga, försvann då över stora delar av landet. Det dröjde nästan 10 år innan arten återtagit sitt ursprungliga utbreddningsområde.

Rapportera svamp- och insektsskador

Uppgifter om skador på skog förorsakade av svampar och insekter tas tacksamt emot av Asko Lehtijärvi/Elna Stenström på institutionen för skoglig mykologi och patologi samt Åke Lindelöw på institutionen för entomologi. Numera finns vi också på internet där man både kan diagnostisera och rapportera observerade skador. Systemet är under uppbyggnad och förfinas successivt. Adressen är <http://www.skogsskada.slu.se> Välkommen!

Författaren

Åke Lindelöw är fältentomolog vid Inst. för entomologi, avdelningen för skogsentomologi, SLU, Box 7044, 750 07 Uppsala, tel: 018-672337.



Figur 2. Larv av granbarrstekel (*Pristiphora abietina*).
Foto: Rune Axelsson.



Figur 3. Granar skadade av granbarrstekel (*Pristiphora abietina*) får ett mycket karakteristiskt utseende.
Foto: Åke Lindelöw.

Influence of volatile plant extracts on storage pathogens of carrots in vitro

Helena Hörberg

The following experiments were performed as part of a senior thesis at SLU, The Department of Agricultural Research for Northern Sweden, and have been presented in their complete form in 'Röbäcksdalen meddelar' report no 2, 1998, with the same title as this article. The aim of this work was to investigate the effect of the headspace of some essential oils on three carrot pathogens in vitro to evaluate their possible use as alternative fungicides. Supervisor of the project was statsagronom Ulla Bång.

The fungi and their host

Mycocentrospora acerina, *Fibularhizoctonia carotae* and *Sclerotinia sclerotiorum* are three of the most severe storage diseases on carrots in Sweden. The fungi have different strategies. Most of the infection by *M. acerina* occurs via clamydospores, that enter storage via infected carrots and plant debris (Rämert 1988). *F. carotae* on the other hand infects the carrot via mycelia in the field, and the symptoms can be seen after 2-3 months of storage (Rämert et al. 1990). Finally *S. sclerotiorum* infects the carrot by ascospores or mycelium (Twengström 1998). The carrot has some means of defending itself against these pathogens. It has been shown that the substance falcarindiol, produced by the carrot, can inhibit *M. acerina* (Garrod et al. 1978) but no inhibitory effect has been seen on *F. carotae* and only a minor effect on *S. sclerotiorum* (Olsson & Svensson 1996). Apparently another resistance mechanism is involved against the latter two

pathogens. Control of these pathogens has, so far, only been possible with fungicides and different cultivation practices (Cheah et al. 1997; Pritchard et al 1992; Ricker & Punja 1991; Rämert et al. 1990; Tahvonen 1984). As the use of fungicides is being prohibited around the world the search for alternative methods is increasing.

Why essential oils?

The word essential oil has been used for a long time and refers to a group of volatile components with a low boiling point that can be found in plants. Crops containing essential oils seem to have been cultivated for as long as mankind has had the practice of cultivation (Hay & Waterman 1993) and the oils have been widely used for various pharmacological and agricultural purposes (Duke 1987). The Incas used a herbal mixture called Muñja to prevent sprouting and insect attacks in potato stores (Aliaga & Feldheim 1985). The herbs proved to contain an essential oil called pulegon, and a similar component, carvone, has been found in many European plants. Among other characters carvone has been shown to have a growth inhibiting effect on some fungi tested in-vitro (Hartmans et al. 1995). In Swedish trials the headspace of different essential oils have been shown to affect different species of fungi differently, but garlic (*Allium sativum* L.) has proven to have a good and broad fungicidal effect on storage pathogens of potatoes in vitro and in vivo (Bång 1996a).

Material and methods

M. acerina and *S. sclerotiorum* was grown on the standard glucose agar, while *F. carotae* was grown on malt agar. The fungi were exposed to the vapours from the essential oils: caraway (*Carum carvi* L.), spear-mint (*Mentha spicata* L.), thyme (*Thymus vulgaris* L.), basil (*Ocimum basilicum* L.) and garlic, all obtained from Crearome AB, Gammelstad, Sweden. A four mm mycelial plug was placed in a hole in the agar of a 85 mm Petri dish. The Petri dish was turned upside down, the oils were then added on 10 mm filterpaper discs. The times of exposure as well as the amounts of essential oil used were varied. There were three replicates of each treatment, and those were put together in plastic bags, which were sealed and kept at +1°C. When the filterpaper discs were removed, the Petri dishes were put in room temperature to speed up growth. The growth of the fungi was measured as the diameter in mm once every week until they covered the surface or no changes had been registered for at least 2 weeks. Two sets of experiments were run, the second one with some reductions of concentrations and exposure times.

Results and discussion

The mycelial growth of all three carrot pathogens was completely inhibited, or almost so, by the vapours from garlic oil, added in amounts from 10-80 ppm, volume per volume empty containers. Various effects were obtained with basil oil, which was tolerated by *M. acerina* but not to the same extent by the other two fungi. Also, there were different reactions to the vapours from thyme oil, *F. carotae* being completely inhibited at all doses and exposure times, *S. sclerotiorum* at doses of 80 ppm or higher and *M. acerina* at 160 ppm and long exposure time. Spearmint and caraway had similar influence on all pathogens. They were rather inhibiting to all three pathogens at the highest or second highest amounts used.

An exposure time of 2 weeks was generally sufficient, provided the dose was high enough. The control of the fungi in these experiments seems to be more dependent on a momentaneous and sufficiently high dose than a long exposure time.

The results are in good agreement with data from experiments with potato pathogens performed at the Department of Agricultural Research for Northern Sweden. Garlic has then effectively controlled most storage diseases, other oils have had various effects against different pathogens, and 2 weeks exposure has sufficiently controlled the pathogens in vitro as well as in vivo (Bång 1996a, 1996b).

Some oils seem to be fungicidal in some replicates and fungistatic in others at certain concentrations. This effect might be due to this being a threshold concentration. That would mean that at this concentration, just a slight difference of the dose used or some physical factors, like the state of the fungus, decides whether the mycelium dies or is just temporally delayed in growth. If just enough mycelium has survived to start growing after removal of the oil, the entire plate will eventually be covered with mycelium.

For the future

From these experiments in vitro some conclusions regarding the effects of the oils on the mycelial growth of the pathogens can be drawn. As these fungi infect the carrots by mycelial structures coming into storage, this experimental system to some extent mirrors the practical situation. However, it is difficult to evaluate their full potential as fungicides or specify any suitable practical treatments without having studied the interactions in the entire hostpathogen/oil system. In future trials in situ, it would be interesting to study if the carrot responds in any way to the essential oils. In potatoes, some oil treatments have resulted in increased attack of pathogens although showing antifungal properties in vitro. A possible explanation is that the vapours have some disturbing actions on the defence systems of the host (Bång 1996b). Also, it is necessary to evaluate the dose and exposure times in situ. Maybe only a fungistatic action might be what is needed to give the carrot such an advantage over the pathogen that it can escape infection? Another aspect is, of course, possible influence of the oil treatments on the taste of the carrots. Could

carrots with a slight taste of garlic become popular?

References

- Aliaga, T.J. & Feldheim, W. 1985. Hemmung der Keimbildung bei gelagerten Kartoffeln durch das ätherische Öl der südamerikanischen Muñjapflanze (*Minthostachys* spp.). *Ernährung/Nutrition* 4, 254-256.
Bång, U. 1996a. Doftande växtdjur i potatis lagret. *Fakta mark/Växter* 10, Uppsala.
Bång, U. 1996b. Naturliga växtdjur mot lagringssjukdomar i potatis. *Ekologiskt Lantbruk* 20, 172-181.
Cheah, L.H., Page, B.B.C. & Shepherd, R. 1997. Chitosan coating for inhibition of sclerotinia rot of carrots. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 25, 89-92.
Duke, J.A. 1987. *Handbook of Medicinal Herbs*, CRC Press, Boca Raton, FL.
Garrod, B., Lewis, B.G. & Coxton, D.T. 1978. Cis-heptadeca-1,9-diene-4,6-diyne-3,8-diol, an antifungal polyacetylene from carrot root tissue. *Physiological Plant Pathology* 13, 214-246.
Hartmans, K.J., Diepenhorst, P., Bakker, W. & Gorris, L.G.M. 1995. The use of carvone in agriculture. Sprout suppression of potatoes and antifungal activity against potato tuber and other plant diseases. *Industrial crops and Products* 4, 3-13.
Hay, R.K.M & Waterman, P.G. 1993. *Introduction. In Volatile oil crops: their biology, biochemistry and production*, 1-4. Ed. R.K.M Hay & P.G. Waterman. Longman Scientific & Technical. New York.
Olsson, K. & Svensson, R. 1996. The influence of polyacetylenes on the susceptibility of carrots to storage diseases. *Journal of Phytopathology* 144, 441-447.
Pritchard, M.K., Boese, D.E. & Rimmer, S.R. 1992. Rapid cooling and field-applied fungicides for reducing losses in stored carrots caused by coryne soft rot. *Canadian Journal of Plant Pathology* 14, 177-181.
Ricker, M.D. & Punja, Z.K. 1991. Influence of fungicide and chemical salt dip treatments on crater rot caused by *Rhizoctonia carotae* in long-term storage. *Plant Disease* 75, 470-474.
Rämert, B. 1988. Lagringssjukdomar på morötter. *Växtskyddsrapporter, Trädgård* 5.
Rämert, B., Säll, C. & Åkesson, I. 1990. Lagringssjukdomar på morötter. *Faktablad om Växtskydd, Trädgård* 10.
Tahvonen, R. 1984. The prevention of *Botrytis cinerea* and *Sclerotinia sclerotiorum* on carrots during storage by spraying the tops with fungicide before harvesting. *Annales Agriculturae Fenniae* 24, 89-95.
Twengström, E. 1998. Bomullsmögel. *Faktablad om Växtskydd, Trädgård* 9.

Författaren

Helena Hörberg är doktorand i växtpatologi vid Inst. för Ekologi och Växtproduktionslära, Ultuna.

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

Mykorrhizasymbiosen - ett mångsidigt samspel	59
<i>Roger Finlay</i>	
Dynamik och samhällsstruktur hos mykorrhizasvampar	64
<i>Petra Fransson, Andy Taylor & Roger Finlay</i>	
Mykorrhiza och näringssättning	69
<i>Björn Lindahl & Roger Finlay</i>	
Mikrobiell vittring, mikronäringskedjor och mykorrhizasvampars inverkan på markförsurningens effekter	73
<i>Anna Rosling, Björn Lindahl, Ulla Ahonen-Jonnarth, Torgny Unestam & Roger Finlay</i>	
Växtskyddsåret 1998 - jordbruk	78
<i>Mats Lindblad & Peder Wærn</i>	
Insektskador i Svenska skogar under 1998 - en återblick	84
<i>Åke Lindelöw</i>	
Examensarbete	87