



Mykorrhiza i trädgårdsodling

EN HANDBOK



Europeiska jordbruksfonden
för landsbygdsutveckling. Europa
investerar i landsbygdsområden

Författare: Siri Caspersen, Institutionen för biosystem och teknologi, Sveriges Lantbruksuniversitet
Camilla Oskarsson, Växa Sverige

Grafisk form: Mia Fallby, m-Dsign.com

Utgivare: Sveriges Lantbruksuniversitet

Utgivningsort: Alnarp

ISBN: 978-91-8046-713-1

DOI: <https://doi.org/10.54612/a.1ietj3ct15>

Finansiering: Handboken har finansierats av Jordbruksverket genom Landsbygdsprogrammet och Europeiska jordbruksfonden för landsbygdsutveckling

Bilder framsida: Upptill, vänster: klöver, foto: Camilla Oskarsson, upptill, höger: purjolöksplantor, foto: Camilla Oskarsson, nedtill: rot med arbuskler, foto: Siri Caspersen

© Författarna

Hänvisa till handboken på följande sätt: Caspersen S, Oskarsson C 2024 Mykorrhiza i trädgårdsodling – en handbok. Institutionen för biosystem och teknologi, Sveriges Lantbruksuniversitet.

Förord

För att kunna minska användningen och beroendet av såväl mineralgöd-sel som växtskyddsmedel behöver naturliga processer utnyttjas i högre grad i kommersiell odling. Symbios med svampar som bildar arbuskulär mykorrhiza kan bidra med olika ekosystemtjänster så som förbättrad växtnäring och ökad tolerans mot biotisk och abiotisk stress. Genom att bidra till stresståligare växter kan symbiosen även ge ökad motståndskraft mot klimatförändringar.

Kan vi utnyttja denna uråldriga symbios för att främja växthälsa och resiliens i hortikulturella odlingssystem? Vårt syfte med handboken är att ge odlare, rådgivare och andra intresserade en introduktion till symbiosen och dess potentiella betydelse för växten. Vi diskuterar även hur mykorrhiza-bildningen och mykorrhizasvampens effekt på värdväxten påverkas av miljö-faktorer och odlingsåtgärder, och föreslår strategier för att främja symbiosen. Vi vill dock understryka att mykorrhiza inte är någon "quick fix". Samspelet mellan växter, mykorrhizasvampar och andra organismer i rotzonen är mycket komplexa, och påverkas även av mark- och klimatfaktorer.

Jordbruksverket har finansierat rapporten med medel från Landsbygds-programmet och Europeiska jordbruksfonden för landsbygdsutveckling.

Författarna, januari 2024

Siri Caspersen

Camilla Oskarsson



Foto: Camilla Oskarsson



Foto: Jordbrukerveket

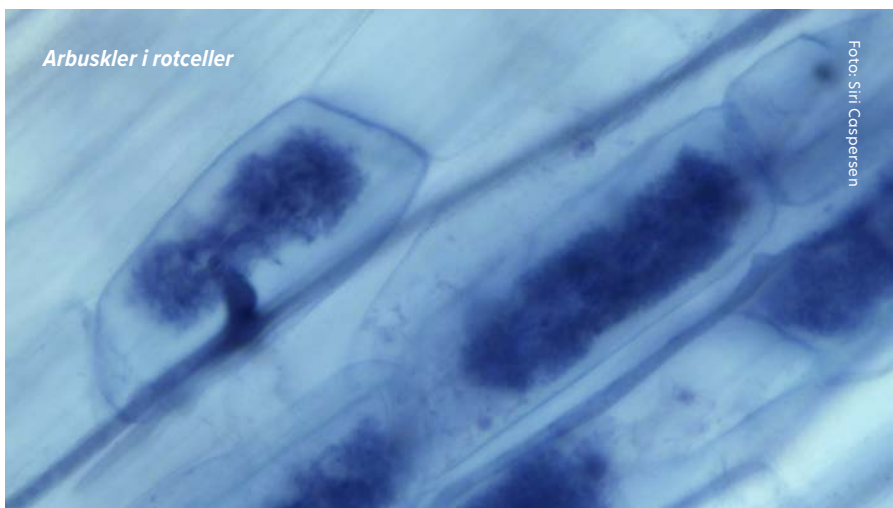
Innehåll

Förord	3
1 Vad är mykorrhiza?	6
Arbuskulär mykorrhiza	6
2 Hur påverkas växten av mykorrhizasymbios?	10
Stora skillnader mellan olika AM-svampar	10
Växtnäringsstatus	11
Markstruktur	12
Torkstress	12
Saltstress	13
Kvalitet	13
Angrepp av patogener och skadegörare	14
3 Inverkan av mark och klimat på mykorrhizasymbiosen	18
4 Inverkan av odlingsåtgärder på mykorrhizasymbiosen	20
Växtföljd	21
Jordbearbetning	26
Gödsling	28
Tillförsel av organiskt material	29
Växtskydd	30
5 Inokulum och ympning	35
När ympa?	36
Risker vid ympning	36
Metoder för ympning	37
Kommersiellt inokulum	37
Egen produktion av inokulum	38
6 Exempel från trädgårdskulturer	39
Lök	40
Potatis	42
Vindruvor	43
Referenser	45



Spor

Foto: Siri Caspersen



Arbuskler i rotceller

Foto: Siri Caspersen

1 Vad är mykorrhiza?

Mykorrhiza är en symbios mellan jordlevande svampar och växters rötter. Fynd av fossila svampsporer tyder på att mykorrhizasvampar var viktiga för växter redan för 460 miljoner år sedan och gjorde det möjligt för växterna att kolonisera land. Fortfarande lever de flesta växtarter i symbios med mykorrhizabildande svampar.

Mykorrhiza (svamprot) är *symbios* (samlevnad) mellan växters rötter och svampar i jorden. Mykorrhizasymbios påverkar oftast både svampen och värdväxten positivt (*mutualism*), men även *parasitism* förekommer, där kostnaden för den ena parten är större än de eventuella fördelarna.

De vanligaste typerna av mykorrhiza är ektomykorrhiza, orkidémykorrhiza, ericoid mykorrhiza och arbuskulär mykorrhiza (*tabell 1*). Denna handbok kommer att handla om arbuskulär mykorrhiza, som är den mykorrhizatyp som de flesta av våra trädgårds- och jordbruksgrödor kan bilda.

Arbuskulär mykorrhiza

Arbuskulär mykorrhiza (AM) bildas av svampar inom fylumet Glomeromycota. På svenska kallas dessa svampar *glomeromyceter*. Glomeromyceterna spelade troligen en viktig roll när växterna koloniserade land för 460 miljoner år sedan. Idag kan cirka 80 % av alla kärlväxter bilda symbios med arbuskulära mykorrhizasvampar (AMS).

Under evolutionen har några växtfamiljer, till exempel korsblommiga växter och amarantväxter, helt förlorat

Faktaruta

Mykorrhiza betyder "svamprot" och är namnet på symbiosen mellan växtrötter och mykorrhizabildande svampar.

Symbios betyder "samlevnad" och omfattar långsiktiga interaktioner mellan två olika typer av organismer som lever nära varandra.

Symbios omfattar såväl mutualism (positivt för båda organismer) och kommensalism (positivt för en organism medan den andra påverkas i liten grad) som parasitism (positivt för en organism, negativt för den andra).

Tabell 1 Översikt över svampar och växter som ingår i de vanligaste typerna av mykorrhiza.

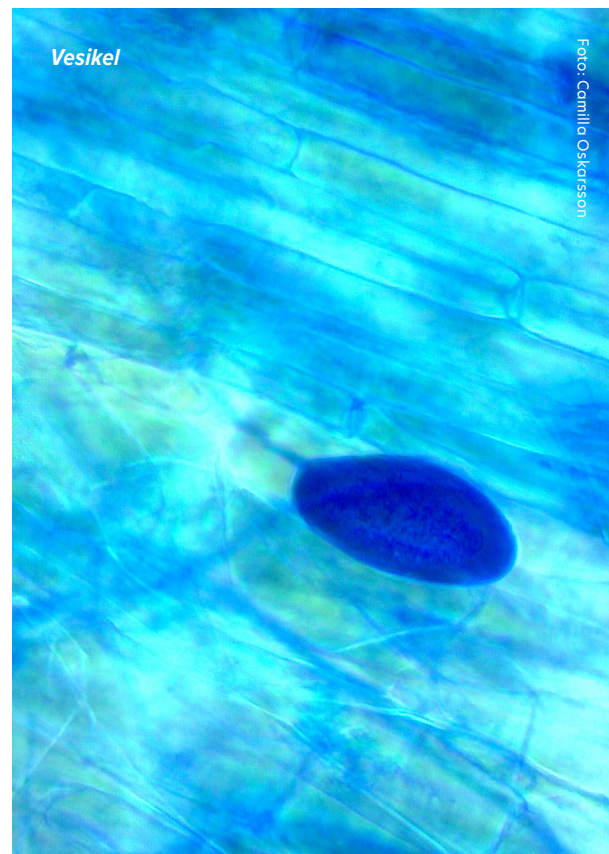
Mykorrhizatyp	Svampar (fylum)	Växter
Ektomykorrhiza	Basidiomycota, Ascomycota	Många träd (till exempel gran, tall, björk, bok, ek)
Orkidémykorrhiza	Basidiomycota, (Ascomycota)	Orkidéer
Ericoid mykorrhiza	Ascomycota, (Basidiomycota)	Ljungväxter (till exempel blåbär, tranbär, lingon)
Arbuskulär mykorrhiza	Glomeromycota	Örtartade växter, vissa träd, fräken-, ormbunks-, lummerväxter, mossor

förmågan att bilda mykorrhiza. Hos andra, som till exempel ljungväxter och orkidéer, har AM ersatts av andra mykorrhizatyper. I tabell 2 listar vi ett antal trädgårdsgöröror med tillhörande mykorrhizatyp.

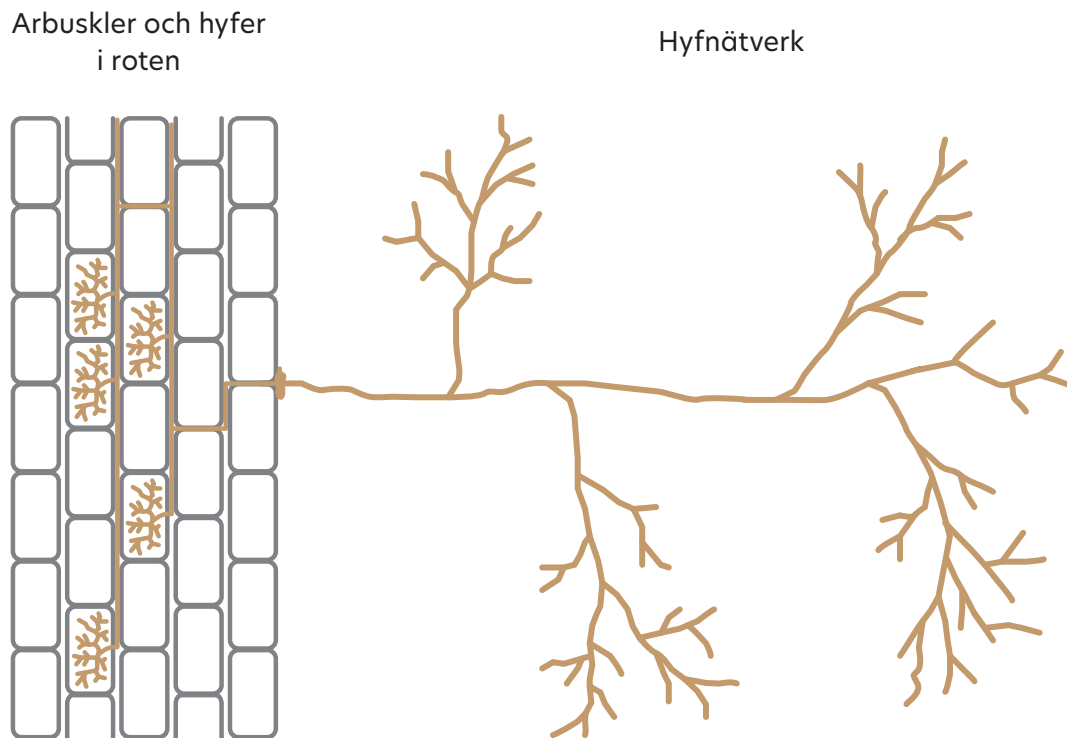
Sporena är AM-svamparnas spridningsorgan. De bildas oftast på svamptrådar (*hyfer*) i marken. Sporena kan vara vita, gula, röda, bruna eller svarta. Glomeromyceterna har relativt stora sporer och de allra största kan vara upp mot 1 mm i diameter. Storlek och färg skiljer sig mellan olika arter.

Sporgroning och hyftillväxt hos AMS främjas av signalmolekyler (strigolaktoner) som skickas ut från rötterna hos potentiella värdväxter, särskilt om växten har brist på fosfor (P). Groningshyfen växer mot roten, och det sker ett utbyte av kemiska signaler mellan svamp och växtrot som leder till att svampen växer in i och koloniserar roten. Hyferna växer genom cellväggarna i rotbarkens celler och förgrenar sig upprepade gånger till finförgrenade, trädlika strukturer som kallas *arbuskler* (figur 1). Efter hand bildar många AMS även lipidfyllda blåsor (*vesiklar*) på hyfer mellan rotcellerna.

Arbusklerna ger en mycket stor gemensam kontaktyta mellan svamp och växt. Här sker utbytet av näring mellan växt och svamp. Genom AM får växten vanligen mineralnäringssämnen, främst fosfor, från svampen. Svampen får lipider och kolhydrater från växten. Efter sporgroningen är svampen alltså helt beroende av att bilda mykorrhiza med en värdväxt för att kunna fortsätta växa och efterhand producera nya sporer.



Efter att AM-svampen har koloniserat roten bildar den ett stort nätverk av hyfer (*mycel*) i marken (figur 1). Hyfernas diameter (3–10 μm) är mycket mindre än rötternas.



Figur 1 Rotkolonisering med arbuskulär mykorrhizasvamp och hyfnätverk i jorden.

Eftersom hyferna är starkt förgrenade och därmed får en stor kontaktyta med jorden kommer svampen åt näring från ett mycket större område än vad växtens egna finrötter klarar.

Hyferna utsöndrar organiska ämnen, som kolhydrater, organiska syror och aminosyror. De producerar även en typ av glykoproteiner (*glomalinrelaterade proteiner*) som både har stor betydelse för markstrukturen och är en viktig källa till organiskt kol i marken. Glomalinrelaterade proteiner har en relativt lång omsättnings-tid i jord (uppemot 40 år).



Foto: Mike Guether, CC BY 3.0, Wikimedia Commons

Hyfosfären kallas det området runt hyferna där utsöndringen av organiska ämnen påverkar sammansättning och förekomst av mikroorganismer. Förutom bakterier som lever på och kring hyfer och sporer finns det även bakterier som lever inne i dessa strukturer. Mikroorganismerna i hyfosfären har stor betydelse för AM-svamparnas påverkan på värdväxten, vilket vi återkommer till i kapitel 4. I nästa kapitel ska vi titta vidare på hur växter påverkas av symbiosen med AM-svampar.



Tabell 2 Översikt över mykorrhizastatus hos några exempel på trädgårdskulturer. AM = arbuskulär mykorrhiza, ERM = ericoid mykorrhiza, IM = inte värdväxt.

Växtfamilj	Trädgårdsgröda	Mykorrhizatyp
Amarantväxter	Betor, Mangold, Spenat	IM ¹
Baljväxter	Bönor, Ärtor	AM
Flockblommiga växter	Dill, Fänkål, Morot, Palsternacka, Persilja	AM
Gurkväxter	Gurka, Pumpa, Squash	AM
Korgblommiga växter	Jordärtskocka, Sallat	AM
Korsblommiga växter	Broccoli, Brysselkål, Grönkål, Kålrot, Majrova, Rädisa, Rättika, Rödkål, Senap, Svartkål, Vitkål	IM
Ljungväxter	Tranbär, Trädgårdsblåbär	ERM
Lökväxter	Gräslök, Gul lök, Purjolök, Rödlök, Vitlök	AM
Potatisväxter	Aubergine, Chili, Paprika, Potatis, Tomat	AM
Ripsväxter	Krusbär, Vinbär	AM
Rosväxter	Hallon, Jordgubbe, Plommon, Päron, Äpple	AM
Sparrisväxter	Sparris	AM

¹Räknas inte som värdväxter men koloniserar ibland av AMS.

Faktaruta

Mucoromycotinian Fine Root Endophytes (MFRE) är svampar inom underfylumet Mucoromycotina (fylum Mucoromycota) som kan bilda AM-liknande strukturer i rötter. Tidigare räknades de som AM-svampar. Mykorrhiza med MFRE skiljer sig dock från mykorrhiza som har bildats av AMS genom att hyferna hos MFRE är tunnare och arbusklerna är mindre.



2 Hur påverkas växten av mykorrhizasymbios?

Mykorrhizasymbiosen påverkar värdväxten på många olika sätt. Växter med arbuskulär mykorrhiza har ofta en bättre fosforstatus, särskilt om markens fosforhalt är låg. Även upptaget av kväve och andra växtnäringsämnen kan påverkas av symbiosen. Ökad motståndskraft mot stress, så som torka, saltstress och patogenangrepp, är andra vanligt förekommande effekter av arbuskulär mykorrhiza för värdväxten. AM-svamparna är även viktiga för markens aggregatbildning och därmed för markstrukturen.

Stora skillnader mellan olika AM-svampar

När vi diskuterar möjliga effekter av arbuskulär mykorrhizasymbios i odling är det viktigt att ha i åtanke att olika arter av AMS kan ha helt olika effekter på värdväxten. En del AMS bidrar till exempel mer till växtens fosforupptag än andra. Andra AMS kanske skyddar bättre mot torkstress, eller ökar värdväxtens förmåga att motstå patogenangrepp.

Även inom samma art kan det vara stora skillnader mellan olika stammar i hur de påverkar värdväxten.

På samma sätt som olika arter och stammar av AM-svampar kan påverka värdväxten på olika sätt finns det skillnader i hur olika växtarter, och även olika sorter av samma växtart, koloniserar och påverkas av symbios med samma stam av mykorrhizasvamp. Både på grund av de stora skillnaderna i hur olika AMS påverkar värdväxten, och eftersom både olika

växtslag och sorter inom samma växtslag kan påverkas på olika sätt av symbios med samma stam, är det viktigt att på förhand testa den/de aktuella svampen/svamparna i kombination med värdväxten om man önskar att ympa (inokulera) med AMS i sin odling.

Växtnäringsstatus

Fosfor

För värdväxten är den kanske viktigaste effekten av AM-symbiosen ett ökat upptag av fosfor. Fosfor är svårslösligt i markvätskan och rör sig långsamt genom marken jämfört med många andra mineralnäringsämnen. I marklösningen närmast roten blir det därför lätt brist på fosfatjoner som växten kan ta upp. Svampens hyfnätverk kan täcka in en mycket större jordvolym, och kan därmed utnyttja fosfatjonerna i markvätskan bättre, jämfört med vad växtens rötter själva kan (figur 1). När hyferna har tagit upp fosfatjonerna från marklösningen kan de sedan transportera fosfor till arbusklerna där den kan överföras till växten. Eftersom svamphyferna är mycket tunnare än växtens rötter och rothår kan det alltså vara en bra investering för växten att använda en del av kolet från fotosyntesen för att bilda mykorrhiza när jordens innehåll av lättillgänglig P är lågt.

I många jordar finns en stor del av fosfor bundet i organiskt material. Hyfer från AM-svampar koloniserar ofta organiskt material i jorden, men i motsats till svampar som bildar ekto- eller ericoid mykorrhiza verkar AMS ha en begränsad förmåga att frigöra organiskt bunden fosfor. Bland mikroorganismerna i hyfosfären (hyfernas yta och närområde) finns det dock bakterier som kan utsöndra organiska syror och enzymer, så som fosfataser, som kan bidra till att frigöra organiskt bunden P. Vissa bakterier verkar, med hyfexudat som energikälla, även kunna förflytta sig i vattenfilmen längs hyfernas yta för att nå fram till ansamlingar av organiskt material i jorden där de kan frigöra fosfor.

Växter med relativt få och tjocka rötter med lite rothår, till exempel lökväxter, är generellt mer beroende av AM-symbios än växter som har ett välutvecklat rotsystem med många finrötter och mycket rothår. Medan det finns studier som har visat ett positivt samband mellan rotkoloniseringen och effekten på värdväxtens tillväxt och fosforupptag, är det vanligare att koloniseringsgraden och effekten på värdväxten inte är korrelerade. Hur mycket P som växten får via symbiosen verkar ha ett tydligare samband med hyfnätverkets storlek i marken än med hur stor andel av roten

som är koloniserad. Det är emellertid stora skillnader mellan olika AMS både i utvecklingen av hyfnätverket och i förmågan att ta upp och/eller överföra P till värdväxten. Olika arter och stammar av AMS har alltså olika inverkan på värdväxtens P-upptag.

Det är alltså först och främst när koncentrationen av P i marken är låg som växtens fosforupptag påverkas av svampen. Framför allt vid fosforbrist kan AM därmed påverka tillväxt och/eller skörd positivt. Ett stort antal krukförsök i jord med låg fosforhalt har visat högre fosforupptag och bättre tillväxt för växter som har ympats med AM-svamp jämfört med växter utan mykorrhizasymbios. Positiv effekt av AM på värdväxtens P-upptag och tillväxt har även visats i fältförsök, även om en positiv effekt av tillförd svamp inte är lika vanlig i fält som i krukförsök.

Växtarter som inte har mykorrhiza har utvecklat andra mekanismer för att öka tillgången på fosfor, så som "cluster roots" hos exempelvis lupiner, eller utsöndring av organiska syror hos exempelvis kålväxter och betor.

Kväve

AM-svampar kan ta upp kväve (N) både som ammonium, nitrat och som aminosyror. Svampen kan även överföra kväve till växten. Kväve är rörligare i marken än fosfor, och det är inte klarlagt hur stor betydelse AM-symbiosen har för växtens kväveförsörjning. Svampens överföring av kväve till växten varierar starkt mellan olika undersökningar.

Även när det gäller effekten av AM på värdväxtens kvävestatus är troligen samspelet mellan AMS och mikroorganismerna i hyfosfären av stor betydelse. AM-svampar har själva sannolikt ingen saprofytisk förmåga och kan därmed inte bryta ner organiskt material. Däremot har det visats att de kan ta upp kväve från organiskt material under nedbrytning. I krukförsök med näringsfattig jord kunde AM-svampens hyfer transportera kväve från grüngödsling under nedbrytning till värdväxten [1]. Hyfernas bidrag till vinplantans kväveupptag var dock obetydligt i jämförelse med kväveupptaget genom finrötterna.

I krukförsök gjorda i steril jord har AM bidragit till lägre kväveförluster, dels genom att en större växt har ett större rotsystem och tar upp mer kväve, dels genom reducerad nitrifikation, denitrifikation och emission av lustgas (N_2O). Dessa effekter är troligen relaterade till AM-svampens påverkan på sammansättningen av mikroorganismer i rotzonen.

Övriga växtnäringsämnen

Några andra ämnen som i likhet med P rör sig långsamt i marken är zink (Zn) och koppar (Cu). Även för Zn och Cu kan AM ha stor betydelse för upptaget i jordar med brist. Det finns även rapporter om ökat upptag av andra ämnen, till exempel av kalium (K) och svavel (S). Vilka ämnen som påverkas varierar från försök till försök, beroende på växtslag och AM-svamp samt på tillgången av olika näringsämnen i marken.

När värdväxtens tillväxt ökar, till exempel på grund av en bättre fosforstatus, kan den ökade tillväxten i sig bidra till att öka det totala upptaget av ett antal andra näringsämnen i växten. Om upptaget av något ämne inte håller jämna steg med tillväxtökningen kommer dock koncentrationen av ämnet i vävnaderna att "spädas ut" och därmed sjunka.

Markstruktur

AM-svampar spelar en viktig roll för aggregatbildningen i marken och bidrar till stabilisering av markstrukturen. Hyferna utsöndrar organiska föreningar (exudat) som kan klistra ihop lerpartiklar och organiskt material till mikroaggregat. Både hyfer och växtrötter bidrar dessutom till jordens struktur genom att binda ihop mikroaggregat, lerpartiklar och organiskt material till större aggregat.

De klubbiga glykoproteiner (glomalinrelaterade proteiner) som produceras av hyferna (se kapitel 1) är särskilt viktiga för aggregatbildningen i jorden. De glomalinrelaterade proteinerna fungerar som ett lim som klistrar ihop markpartiklarna till aggregat. De utgör även en stor del av det organiska kolet i marken.

Torkstress

Växter med AM-symbios har visat en bättre tolerans mot torka, och en bättre återhämtning från torkstress jämfört med växter utan mykorrhiza, i ett stort antal försök. Det finns flera orsaker till den positiva effekten av vissa AMS på värdväxtens förmåga att motstå torkstress. En vanlig orsak kan vara att värdväxten har en bättre mineralnäringsstatus och därför är större och har ett mer välutvecklat rotsystem som kan ta upp vatten från en större jordvolym, jämfört med växter utan AM. Svampen kan även öka växtcellernas förmåga att ta upp och hålla vatten genom att bidra till en ökad produktion av lösta ämnen som socker och aminosyror i cellerna. AM-svampar kan dessutom påverka aktiviteten av vatten-

transportörer (aquaporiner) i växtens cellmembran, något som kan bidra till att växter med AM ofta har ett mer effektivt vattenutnyttjande. Vid torkstress bildas reaktiva syreföreningar (syreradikaler) som skadar cellens membran. Växter med AM har ofta ett högre innehåll av antioxidanter som kan ta hand om syreradikalerna.

Vid sidan om de direkta effekterna av svampen på värdväxten kan även svampens inverkan på markstrukturen öka växtens tillgång på vatten. Genom en ökad aggregatbildning bidrar AMS till att jorden får en högre vattenhållande förmåga. Svampens hyfer kan komma åt vatten i porer som är för små för rötter och rothår. Eftersom hyferna är mycket tunna kan de troligen inte transportera så mycket vatten till värdväxten att det har någon större betydelse för växtens vattenförsörjning. Det finns rapporter om att vatten kan transporteras i hyfernas cellväggar, men hur stor betydelse det har för värdväxten är inte fastställt.



Foto: Helena Lens Strömblad

Saltstress

Ansamling av Na^+ (natriumjoner), Cl^- (kloridjoner) och andra joner i jorden kan göra att växter utsätts för saltstress. Dels kan en hög koncentration av lösta ämnen leda till osmotisk stress, dels kan både Na^+ och Cl^- vara toxiska för växter. Vid saltstress hämmas rotens upptag av vatten och även av mineralnäringsämnen som till exempel fosfor, kalium, kalcium (Ca) och magnesium (Mg). Liksom vid torkstress ökar bildningen av reaktiva syreföreningar och cellens membransystem skadas som följd av oxidativ stress. Samtidigt avtar cellernas produktion av viktiga organiska molekyler och både fotosyntes och tillväxt reduceras.

Växter med mykorrhiasymbios har ofta en högre tolerans mot saltstress jämfört med växter utan. Ett antal faktorer kan bidra till detta, och flera av mekanismerna är de samma som vid torkstress. Även under saltstress kan växter med AM ha högre nivåer av osmotiskt aktiva ämnen i cellerna, till exempel av vissa aminosyror och sockerarter, som kan motverka osmotisk stress.

AM-svampen kan dessutom reglera aktiviteten av vattentransportörer (aquaporiner) i cellens membran. Växter med AM-symbios visar ofta både ett mer effektivt utnyttjande av vatten och ett högre upptag av mineralnäringsämnen som exempelvis P, Ca och Mg vid saltstress.

Koloniserade växter kan även producera mer antioxidanter som kan ge skydd mot reaktiva syreföreningar. Vid saltstress har växter med AM ofta en mer intakt membranstruktur, samt mer klorofyll och en högre fotosyntes jämfört med växter utan symbiosen. AM-svampen kan också begränsa transporten av natriumjoner från roten till skottet, och skyddar därmed skottet mot toxiska effekter av Na^+ .

Återigen är det skillnader mellan olika AMS vad gäller hur värdväxten påverkas vid saltstress. Stammar av AMS som är anpassade till höga salthalter i sitt naturliga habitat (levnadsområde) har ofta en bättre förmåga att skydda värdväxten mot stress orsakad av höga salthalter i jorden. I Sverige är risken för saltstress kanske mest aktuell vid odling i växthus med organiska gödselmedel då ledningstalet ibland kan bli högt.

Kvalitet

Oavsett om det finns en skördehöjande effekt eller ej, så kan symbiosen även ha inverkan på produktkvaliteten. Exempelvis kan innehållet av vissa mineralnäringsämnen förbättras och därmed göra skörden mer attraktiv som livsmedel. Plantans metabolism förändras av symbiosen, vilket kan leda till en ökad produktion av flera sekundära meta-



Foto: Siri Caspersen

boliter och antioxidanter som är positiva ur både smak- och hälsoaspekt.

Orsaker till ökningen i bioaktiva ämnen kan dels vara att växtens näringsstatus påverkas, dels att växtens försvarssystem påverkas i samband med att svampen koloniserar roten. Bättre kvalitet i växter med AM har visats för ett stort antal trädgårdsväxter, som till exempel jordgubbe, basilika, sallat, kronärtskocka, tomat, potatis och lök.

Angrepp av patogener och skadegörare

Det finns många exempel på att symbios med AM-svampar kan öka värdväxtens tolerans eller resistens mot angrepp av sjukdomsalstrande organismer, särskilt för rotpatogena svampar, bakterier och nematoder, samt för tuggande insekter. Effekterna på patogener som angriper ovanjordiska delar beror på patogenens levnadssätt och är därför mer varierande.

Effekten av AMS på sjukdomsangrepp varierar även mellan olika försök, och för samma art av patogen kan både skyddande, förstärkande, eller ingen effekt av symbiosen på angrepp förekomma. Smittotrycket spelar roll; om patogenangreppet är kraftigt är chansen mindre för att mykorrhiza har en skyddande effekt. En annan viktig faktor som påverkar utfallet är vilken AM-svamp som används eftersom olika AMS har olika förmåga att främja tolerans eller resistens mot sjukdom. Symbiosen kan dessutom påverka patogenangrepp i olika grad hos olika sorter av samma växtslag. Även yttre faktorer som typen av jord eller substrat och klimatet är faktorer som kan påverka både patogenen, värdväxten och AM-svampen, och därmed inverkan av mykorrhizasymbiosen på sjukdomsangrepp. Om värdväxtens fotosyntes har begränsats av till exempel låg ljusintensitet kan både AM-svampens och patogenens kolförbrukning bidra till att reducera tillväxten.

Etablering av mykorrhizasymbiosen i rötterna innan patogenangreppet är vanligen en förutsättning för en skyddande effekt. De flesta studier av samspelet mellan AM-symbios och patogener är gjorda som krukförsök i växthus. Växterna har i regel ympats med AM-svamp några veckor innan tillförsel av den sjukdomsalstrande organismen. Mer kunskap behövs om den skyddande effekten av AM i odling.

En av orsakerna till att växter med mykorrhiza ofta har en bättre sjukdomstolerans är en bättre näringsstatus. Värdväxten får därmed en högre förmåga att kompensera för angrepp genom ny tillväxt. Växter med mykorrhiza har dock visat högre motståndskraft mot sjukdomar även i försök där de har haft samma fosforkoncentration som växter utan mykorrhiza, så bättre näringsstatus är inte alltid förklaringen.

Mykorrhizasvampen kan även påverka patogenen direkt genom att konkurrera om plats och/eller näring. Efter koloniseringen av roten med AMS förändras mängden och sammansättningen av organiska ämnen som utsöndras av roten



Foto: Camilla Oskarsson

(rotexudat). Även svampens hyfer utsöndrar organiska ämnen. Den ändrade exudationen hos en växt med mykorrhiza påverkar mikroorganismerna i rotzonen eftersom exudaten fungerar både som näringskälla och som signalämnen. Det kan i sin tur påverka patogener indirekt genom konkurrens om plats eller näring, genom utsöndring av antagonistiska ämnen, eller genom parasitism. I försök har man sett exempel på att mikroorganismerna i rotzonen hos växter med mykorrhiza har större antagonistisk effekt mot vissa sjukdomar.

Mykorrhizakoloniseringen kan dessutom påverka växtens ämnesomsättning lokalt i roten och främja rotcellernas innehåll av ämnen som är involverade i växtens försvar, till exempel syreradikaler, fenoliska ämnen och enzymer, eller kallos och pektin som förstärker cellväggarna.

AM-svampar kan även stärka värdväxtens generella förmåga att försvara sig mot vissa typer av angrepp, oberoende av vilken del av växten som attackeras. När svampen koloniserar rötterna sker en övergående aktivering av värdväxtens

försvarssystem. Därmed kan växten reagera snabbare och starkare, till exempel genom förtjockningar i cellväggar och/eller ansamling av försvarsämnen, vid kommande patogenangrepp. Det kallas *mykorrhiza-inducerad resistens* (MIR). För att få den förstärkta försvarsreaktionen är det alltså viktigt att AM-svampen har hunnit kolonisera roten först, innan patogenen angriper. MIR fungerar främst mot patogener som ger nekrotiska skador, alltså död vävdad. Förmågan att inducera MIR hos värdväxten varierar mellan olika AMS.

Svampar som angriper roten

Sjukdomar där man ofta har sett en positiv effekt av AM är rotrotter orsakade av *Pythium*, *Phytophthora* och *Aphanomyces* samt vissnesjuka orsakad av *Fusarium*, *Rhizoctonia* eller *Verticillium* (tabell 3). För *Fusarium*, särskilt för olika former av *F. oxysporum* men även för *F. solani*, finns exempel på skyddande effekt av AMS mot angrepp för ett antal olika växtslag. Det finns dock även exempel på att växter med

Tabell 3 Några kombinationer av patogener och värdväxter där det finns exempel på lägre angrepp för växter med AM.

Patogen svamp	Växtslag
Rot	
<i>Aphanomyces euteiches</i>	ärt
<i>Cylindrocarpon destructans</i>	jordgubbar, persika
<i>Fusarium oxysporum</i>	tomat, sparris, nejlika, lin
<i>Fusarium sambucinum</i>	potatis (knölar)
<i>Fusarium solani</i>	brytböna
<i>Gaumannomyces graminis var. tritici</i>	vete
<i>Phytophthora fragariae</i>	jordgubbar, smultron
<i>Phytophthora infestans</i>	potatis
<i>Phytophthora nicotianae</i>	tomat
<i>Pyrenochaeta terrestris</i>	lök
<i>Pythium aphanidermatum</i>	tomat
<i>Pythium ultimum</i>	gurka, julstjärna, tagetes
<i>Rhizoctonia solani</i>	ärter, potatis, julstjärna
<i>Sclerotium cepivorum</i>	lök
<i>Sorokiniana bipolaris</i>	diverse arter
<i>Thielaviopsis basicola</i>	tobak, bomull
<i>Verticillium dahliae</i>	aubergine, tomat, bomull
Skott	
<i>Alternaria solani</i>	potatis, tomat
<i>Botrytis cinerea</i>	rosor, tomat
<i>Erysiphe pisi</i>	ärt
<i>Oidium begoniae</i>	begonia
<i>Oidium linii</i>	lin
<i>Phytophthora infestans</i>	potatis
<i>Puccinia laganophorae</i>	korsört



mykorrhiza kan få kraftigare *Fusarium*-angrepp. Effekten av AM på *Fusarium*angrepp kan även skilja sig mellan olika tomat sorter. För *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica* finns exempel på att tomatplantor med mykorrhiza har ett bättre skydd mot angrepp. Exempel på starkare angrepp finns även för *Phytophthora*.

Danska krukförsök har visat att pre-inokulering med AMS kan skydda ärter mot angrepp av *Aphanomyces euteiches*. I ett fältförsök såg man däremot ingen effekt av naturlig AM-kolonisering på förekomsten av sjukdomssymptom [2]. Produktionen av patogenens sporer var dock lägre i växter med mykorrhiza; orsaken var troligen konkurrens om näring mellan patogenen och AM-svampen.

I en undersökning av 37 växtarter sjönk infektionen av patogenen *Sorokiniana bipolaris* (syn. *Cochliobolus sativus*) i roten med ökande AM-kolonisering [3].

Svampar som angriper skottet

Växter med mykorrhiza kan ha ett bättre skydd mot vissa typer av sjukdomar på ovanjordiska växtdelar (tabell 3), troligen främst genom en snabbare och starkare försvarsreaktion (MIR). Effekten på skottsjukdomar beror emellertid på typen av angripare. För *nekrotrofa* patogener där angrepp leder till döda vävnadspartier aktiveras ofta

växtens försvarsreaktioner och då kan växter med mykorrhiza ha nytta av en förstärkt försvarsförmåga.

För *biotrofa* patogener som till exempel mjöldagg och rostsvampar, som behöver levande växtvävnad, ser man däremot ofta kraftigare sjukdomsangrepp hos växter med mykorrhiza. När man i vissa fall kan få en skyddande effekt av mykorrhiza även mot biotrofa patogener kan det röra sig om en ökad tolerans mot angreppet i form av ökad tillväxt på grund av bättre näringsstatus och/eller att växten har en större förmåga att kompensera för angreppet genom ökad fotosyntes. Bättre näringsstatus hos växten kan å andra sidan även göra växten mer attraktiv för angrepp.

I Belgien utfördes två fältförsök med potatisplantor som hade bildat mykorrhiza innan utplantering i fält [4]. Det första försöket utfördes under en varm och torr säsong med ett lågt infektionstryck av potatisbladmögel (*Phytophthora infestans*). Angreppet av *Phytophthora* var svagare och symptomen kom 10 dagar senare för plantor med mykorrhiza jämfört med plantor utan. När försöket upprepades påföljande år var fuktigheten hög och temperaturen relativt låg, i kombination med ett högt infektionstryck av patogenen. Det året var det ingen skillnad mellan växter med och utan mykorrhiza i sjukdomsangrepp. AM skyddade alltså mot angrepp när infektionstrycket av potatisbladmögel var lågt, men hade ingen signifikant effekt på potatisskörden något av åren.

Bakterier

Även för bakterier finns exempel på lägre sjukdomsangrepp för växter med mykorrhiza, till exempel för *Pectobacterium carotovora* (f.d. *Erwinia*), *Pseudomonas syringae* och *Ralstonia solanacearum* (f.d. *Pseudomonas*) på tomat.

Virus

Virus är biotrofa patogener som är beroende av levande växtvävnad för att kunna föröka sig och det är vanligt att växter med mykorrhiza uppvisar starkare virusangrepp i försök. Även lägre angrepp hos växter med AM har dock rapporterats.

För potatisvirus Y (PVY), som är en vanlig virussjukdom på potatis i Sverige, har AM gett starkare sjukdomssymptom hos potatisplantor infekterade med PVY i vissa fall, men ingen effekt på infektionen i andra. I ett försök i växthus/klimatkammare med hög ljusintensitet hade potatisplantor med både AM och PVY mer virus i bladen, dock i varierande grad beroende på arten av AM-svamp [5]. Plantorna med mykorrhiza och PVY hade dock en högre potatisskörd jämfört med virusinfekterade plantor utan mykorrhiza. Författarna drog slutsatsen att den positiva effekten av AM på skörden hos virusinfekterade plantor berodde på minskad oxidativ stress i kombination med en högre fotosyntes. Viruset hade en negativ effekt på rotkoloniseringen, men i olika grad för olika arter av AM-svamp.

Nematoder

För nematoder som lever som migrerande endoparasiter (parasiter inne i roten) har både ökning och reduktion av angrepp observerats för växter med mykorrhiza. För rot-sårsnematoder (*Pratylenchus* spp.) har ympning med AMS oftast bidragit till att värdväxten kan kompensera för nematodskadan genom ökad tillväxt [6]. Biokontroll-effekten av AMS på nematoder antas vara en kombination av ökad tolerans hos värdväxten, konkurrens mellan nematod och AM-svamp, och systemisk resistens. Några arter av AMS kan dock öka populationstätheten av *Pratylenchus* jämfört med andra AMS som tenderar att sänka den. Samspelet mellan AMS och *Pratylenchus* påverkas även av både arten och sorten av värdväxten [6]. Ökad populationstäthet sågs främst hos gräsarter medan ingen ökning av antalet nematoder påvisades i studier med träd eller örter. Generellt ökade värdväxtens biomassa när även AMS tillfördes jämfört med enbart nematoden.

Även för andra typer av nematoder finns exempel på påverkan av AM-symbios. Hos tomatplantor med mykorrhiza hade rotexudaten en hämmande effekt på rörligheten av rotgallnematoden *Meloidogyne incognita* i jorden, och färre nematoder penetrerade rötterna jämfört med kontrollplantorna utan symbiosen [7].

Kolonisering med AMS har även gett lägre förökning av vit potatiscystnematod (*Globodera pallida*) i krukförsök. AMS stimulerade kläckningen av äggen hos *G. pallida* genom ändringar i värdväxtens rotexudation [8]. Många av de juvenila nematoderna svalt troligen ihjäl eftersom färre nematoder lyckades infektera rötter med mykorrhiza. Kläckningen av gul potatiscystnematod (*Globodera rostochiensis*) påverkades däremot inte av ympning med AMS.

Insekter

Symbios med AMS kan även påverka insektsangrepp. Återigen beror resultatet av interaktionen på arten av både AM-svamp, värdväxt och insekt. Samspelet mellan arterna påverkas även av miljöfaktorer. Samtidigt som en bättre näringsstatus kan öka värdväxtens tolerans mot angrepp eftersom den har en bättre förmåga att kompensera för skada med ny tillväxt, är det även något som kan göra växten mer attraktiv för insekter och därmed mer utsatt för angrepp.

Angrepp av insekter som lever på rötterna reduceras vanligen av AM. För insekter som angriper skottet finns rapporter om både minskade och ökade angrepp, beroende på insektens strategi. En skyddande effekt av AM har ofta rapporterats mot tuggande insekter, särskilt om de är generalister och kan angripa flera olika växtslag. Dessa insekter aktiverar värdens försvarsmekanismer som ofta är mer effektiva om växten har symbios med AMS. Till exempel har en skyddande effekt av AM mot angrepp av *Otiorynchus* (öronvivlar) observerats.

När sugande insekter som bladlöss, som ofta är väl anpassade till ett begränsat antal värdväxter, sticker in sin sugsnabel för att komma åt den sockerhaltiga vätskan i växtens floem (silvännad) gör de liten skada på växtens vävnader. Därmed undgår de att aktivera växtens försvarsmekanismer. Ökade angrepp av bladlöss på växter med mykorrhiza har rapporterats. En bättre näringsstatus kan vara en orsak till att växter med mykorrhiza upplevs som mer attraktiva av bladlössen.



3 Inverkan av mark och klimat på mykorrhizasymbiosen

Yttre faktorer som klimatet och jordens fysikaliska och kemiska sammansättning har stor betydelse för utbredningen av olika familjer och arter av AMS i naturliga livsmiljöer. Mark- och klimatfaktorer kan även påverka förekomst och funktion av mykorrhizasymbiosen i våra odlingsmiljöer.

Markens struktur, fuktighet, pH och näringsstatus är faktorer som kan påverka mykorrhizabildningen. Samtidigt kan olika AMS vara anpassade för olika miljöer och påverkas därmed på olika sätt av yttre faktorer. En studie från Australien visade att förekomsten av arter från Glomeromycota var högre i torrare områden, samt vid högre temperaturer och högre pH [9]. MFRE (se kapitel 1) var däremot vanligare i fuktigare områden med lägre temperaturer och lägre pH och föredrog odlingsjordar.

I flera studier har man sett att mykorrhizabildningen ökar med ökat pH. Responsen på pH varierar dock mellan olika typer av Glomeromyceter. I en stor europeisk undersökning visade sig pH vara den viktigaste faktorn som påverkade transporten av fosfor till värdväxten i jord från gräsmarker [10]. I det undersökta intervallet (pH 6–8) ökade överföringen av P med ökande pH.

En mycket viktig faktor för bildningen av AM är markens fosforstatus. Vid en god tillgång på fosfor ser man ofta en lägre rotkolonisering med AMS. Näst efter pH var jordens P-status (Olsen-P) den viktigaste faktorn som påverkade överföringen av P till värdväxten i jord från europeiska gräsmarker [10]. Överföring av P till värdväxten sjönk när jordens innehåll av P ökade. Vi återkommer till inverkan av fosfor-gödselmedel på AM-symbiosen i kapitel 4.

Torkstress har visats kunna reducera AM-svampars sporgroning, hyftillväxt, rotkolonisering och sporproduktion. Det är emellertid inte heller bra om markens fuktighet är för hög, eftersom AMS är känsliga för låga syrehalter. Till exempel var rotkoloniseringen hos potatis högre när rotsystemet utsattes för torka (ingen bevattning under sex dagar) jämfört med när det dagligen vattnades till krukcapacitet [11].

Temperaturen har en avgörande betydelse för sammansättningen av AMS-populationerna i naturliga livsmiljöer.

Ljus är en mycket viktig faktor att ta hänsyn till om man funderar på att använda AMS i växthuskulturer. AM-symbiosen innebär en kostnad för värdväxten eftersom det är växten som förser AM-svampen med kolföreningar. Växtens kostnad för AM-svampen anges ofta till cirka 5–20 % av fotosyntesprodukterna. Om tillgången på ljus är god kan växter med mykorrhiza vanligen kompensera för det ökade behovet av fotosyntesprodukter genom en ökad fotosyntes.

Det finns ett antal exempel på att den positiva effekten av AM-symbiosen på värdväxtens fosforupptag och tillväxt dock är lägre, eller helt uteblir, vid låg ljusintensitet. Även tillväxtreduktion kan förekomma om tillgången på ljus är dålig. En möjlig förklaring kan vara att växten inte längre kan kompensera för den kol-kostnaden som symbiosen medför. Om man vill ympa växthusodlade grödor med AMS är det alltså mycket viktigt att ljusstillgången är god. Risken för tillväxtreduktion är störst under höst, vinter och vår.



Foto: Karl-Johan Bergstrand



Foto: Caroline Johansson

4 Inverkan av odlingsåtgärder på mykorrhizasymbiosen

Både jämförande studier av ekologiska och konventionella fält och långliggande odlingsystemförsök har visat att förekomst och mångfald av AMS i jorden, såväl som mykorrhizabildningen i rötterna, är högre i ekologiska än i konventionella system. Ekologiska och konventionella odlingsystem skiljer sig först och främst i användningen av insatsmedel, så som löslösliga gödselmedel och kemiska bekämpningsmedel. Nedan kommer vi att gå igenom hur olika odlingsåtgärder inverkar på mykorrhizasymbiosen.

Tabell 4 Exempel på sexårig och åttaårig grönsaksväxtföljd.

År	Sexårig	Åttaårig
1	Gröngödsling	Gröngödsling
2	Lökväxter	Lökväxter
3	Flockblommiga	Flockblommiga
4	Gröngödsling/Baljväxter	Baljväxter
5	Korsblommiga	Korsblommiga
6	Gurkväxter/Betor	Gröngödsling
7		Gurkväxter
8		Betor

Växtföljd

En välplanerad växtföljd är ett viktigt verktyg för att gynna mykorrhizasymbiosen och kunna dra nytta av dess fördelar i odlingen. Växtföljder med hög artdiversitet är gynnsamt för populationen av mykorrhizasvampar. System med flerårig vall i växtföljden, som bidrar till mindre markbearbetning, kan också vara positivt för symbiosen. Under år med grödor som inte är mykorrhizabildande (korsblommiga växter, betor) så kan mykorrhizasvamparna inte uppföras i jorden. Därför bör man exempelvis inte odla lökväxter året efter kål i växtföljden. Tabell 4 visar exempel på sex- respektive åtta-årig växtföljd i grönsaksodling.

Samodling

Ett sätt att gynna mykorrhizasvamparna i sin odling kan vara att satsa på samodling under säsonger då man har grödor som inte bildar mykorrhiza. Att även odla en värdväxt ger möjlighet för uppföring av AMS under odlingsåret även om huvudgrödan inte är mykorrhizabildande. Ett bra exempel på detta är en japansk fältstudie, där kål odlades som förfrukt till höstvet [12]. Såväl rotkolonisering som skörd av vetet blev högre i de behandlingar där kålen hade samodlats med någon av de AMS-bildande grödorna rödklöver, vitklöver eller luddvicker. Skörden av vete efter samodling skilde sig inte från fält som istället för kål haft AM-bildande förfrukter. Författarna drog därför slutsatsen att samodling var effektivt för att upprätthålla populationen av AMS under år med icke-värdväxter. Ett test med senare sådd av den samodlade rödklövern visade att samodlingsgrödorna behövde sås ganska snart efter

utplantering av kålen för att man skulle se en signifikant effekt på den efterföljande veteskörden [12].

En annan fråga att ställa sig är hur skörden av kålen påverkas av samodling. I försöket ovan med kål som förfrukt till vete påverkades inte kålskörden signifikant av samodlingen [12]. I ett krukförsök där rädisa samodlades med gräset *Paspalum notatum* så minskade däremot rädisans biomassa [13]. Detta var inte bara en effekt av konkurrens, då minskningen var signifikant större i närvaro av AMS. Man kunde här visa att mykorrhizasvampen invaderade rötterna även på icke-värdväxten rädisa vid samodling med en värdväxt.

Samma sak visades i ett växthusförsök där broccoli samodlades med sesam, med liknande upplägg, men även om mykorrhizasvampen fanns närvarande påverkades biomassan hos broccolin i det fallet tvärtom positivt av samodlingen [14]. Även den totala koncentrationen av glukosinolater ökade, vilket tyder på att mykorrhizasvampen triggade försvarssystemet i broccolin, något som kan vara en fördel ur växtskyddssynpunkt. Båda dessa studier genomfördes i kontrollerade behållare med gemensamma utrymmen för rötterna av huvudgrödan och samodlingsgrödan. Man kan också fundera på det omvända – hur påverkas mykorrhizabildningen hos samodlingsgrödan av kålen? Koloniseringen hos sesam var bara 56 % vid samodling med broccoli, att jämföra med 81 % när sesam istället odlades ensamt [14]. En möjlig orsak kan vara utsöndring av rotexudat från kålen, som kan påverka både AMS och andra växter negativt.

Blomsterremsor ("flower strips") är en typ av samodling, som ofta anläggs för att gynna nyttoinsekter genom att erbjuda pollen och skydd. Samtidigt kan de också spela roll för förekomsten av mykorrhizasvampar i ett fält, på samma sätt som annan samodling.

I ett fältförsök undersöktes hur AMS påverkas av ånnuella respektive perenna blomsterremsor, jämfört med hur det ser ut i obrukade fältkanter [15]. Förekomsten av AMS i perenna blomsterremsor var i flera fall likvärdig med den i fältkanter. Hur en främjad AMS-population i dessa remsor inverkar på resten av fältet undersöktes inte. Det har föreslagits att fältkanter och blomsterremsor skulle kunna fungera som refuger för kolonisering vidare till resten av fältet, som ett sätt att öka mykorrhizapopulationen. Effekterna är emellertid inte klarlagda så fler fältstudier behövs. Den som funderar på att anlägga blomsterremsor exempelvis i kål för att minska skadetrycket genom biologisk bekämpning, kan dock göra klokt i att inkludera AMS-bildande arter i blomstermixen för att gynna mykorrhizasvamparna under säsongen med kål. Olika klöverarter, exempelvis blodklöver, är ett bra exempel.

Att samodla en icke AMS-bildande gröda med en AMS-bildande kan även bidra med fosfor till huvudgrödan eftersom hyferna tar upp fosfor och när hyferna sedan omsätts och bryts ner under säsongen så blir fosfor tillgänglig i markvätskan.

Samodling kan även vara aktuellt när man har en mykorrhiza-bildande huvudgröda, med till exempel en kvävefixerande gröda som kan bidra med kväve till huvudgrödan. I ett krukförsök med durumvete och åkerböna visades att AMS ledde till 20 % ökning av kvävefixering hos åkerbönan [16]. Mykorrhiza i samodling kan leda både till ömsesidiga fördelar eller till konkurrens mellan växtarter. I fallet med en kvävefixerande och en icke kvävefixerande art finns exempel där båda arter gynnas, där kvävefixeraren gynnas och där den icke kvävefixerande arten gynnas. I den tidigare nämnda studien med vete och åkerböna [16] gynnades vete, men inte på bekostnad av åkerbönan, utan den totala biomassan ökade med AMS. I ett växthusförsök med korn och åkerböna var det istället åkerbönan som gynnades och i det fallet på bekostnad av kornet [17]. Hur väl arter konkurrerar i olika sammanhang kan följaktligen vara svårt att förutse.



Mellangröda

En annan möjlighet är att inkludera mellangrödor i växtföljden, framför allt i ensidiga växtföljder kan det vara extra viktigt. Det är positivt för mykorrhizasvampen såväl med högre biologisk mångfald som att hålla marken bevuxen en större del av året. En sammanställning av resultaten från > 50 fältförsök från fem kontinenter visade att mellangröda över vintern ökade mykorrhizabildningen i rötterna hos efterföljande huvudgröda med nästan 30 % [18].

I en italiensk studie undersöktes hur olika mellangrödor vintern före tomatodling på friland påverkade kolonisering och sporförekomst efter mellangrödan samt vid tomat-skörden [19]. Luddvicker som mellangröda ledde till signifikant högre sporförekomst vid båda mättillfällena, medan sareptasenap från kåsläktet (*Brassica*) inte ledde till någon skillnad jämfört med kontrollen. En mix av sju olika grödor (majoriteten AMS-bildande) resulterade också i högre sporförekomst, men bara vid första mättillfället. Ingen effekt på koloniseringen uppmättes, men försöket genomfördes på ett fält som hade haft varierande växtföljd under lång tid och varit gräsbevuxen under sex år närmast före försöket. De inhemska mykorrhizasvamparna uppvisade vid undersökning mycket stor artrikedom, vilket kan ha gett ett annat resultat än om marken varit mer intensivt brukad.

Samma mellangrödor som i försöket ovan hade i en tidigare studie även testats med majs som efterföljande gröda [20]. Här var koloniseringen högst efter vicker, som också ledde

till högre majsbiomassa tidigt på säsongen och högre kolvvikt vid skörd. Sareptasenapen hade ingen negativ effekt på koloniseringen jämfört med att inte ha någon mellangröda alls. Å andra sidan fanns gott om ogräs från AMS-bildande växtfamiljer, vilket skulle kunna bidra till att motverka negativa effekter av korsblommiga växter. Att det inte blev några negativa effekter på koloniseringen i den efterföljande majsgrödan jämfört med efter träda överensstämmer med resultat från tidigare krukförsök med majs, där inbrukning av rapsrester i jorden inte påverkade koloniseringsgraden [21]. I det fallet hade rapsen dock inte växt i samma jord som användes i experimentet, utan skörderester som samlats in ute i fält brukades ner i krukjorden.

Ytterligare en studie som undersökt huruvida mellangrödor ur familjen korsblommiga växter, i det fallet rättika, kan ha negativa effekter på AMS-kolonisering i den efterföljande grödan jämfört med träda tydde på att så inte var fallet [22]. Däremot ökade koloniseringen efter råg som mellangröda jämfört med träda eller rättika. Just denna studie utfördes i ett plöjningsfritt system, vilket eventuellt skulle kunna påverka effekterna av en korsblommig växt som mellangröda. Korsblommiga växter innehåller ämnen som kallas glukosinolater, som i sin tur kan omvandlas till svamphämmande isotiocynater. Om växtresterna av rättikan hade brukats ner är det möjligt att dessa ämnen haft en större påverkan på AMS i jorden än när de som nu fick ligga kvar på ytan.



Tabell 5 Översikt över mykorrhizastatus hos mellangrödor. AM = arbuskulär mykorrhiza, IM = inte värdväxt.

Mellangröda	Kvävefixerande	Flerårig	Mykorrhizatyp
Alexandrinerklöver	X		AM
Alsikeklöver	X	X	AM
Blodklöver	X		AM
Blålupin	X		IM
Blålusern	X	X	AM
Bovete			IM/AM ¹
Cikoria		X	AM
Doftklöver	X		AM
Engelskt rajgräs		X	AM
Fodervicker	X		AM
Grävklöver	X		AM
Gul sötväppling	X	X	AM
Honungsört			AM
Humlelusern	X		AM
Italienskt rajgräs			AM
Kummin		X	AM
Käringtand		X	AM
Luddvicker	X		AM
Oljerättika			IM
Purrhavre			AM
Rödklöver	X	X	AM
Rödsvingel			AM
Sareptasenap			IM
Solros			AM
Sudangräs			AM
Svartkämpar		X	AM
Vitklöver	X	X	AM
Vitsenap			IM
Westerwoldiskt rajgräs			AM

¹Kan bilda mykorrhiza med AMS.

Som ett alternativ till att mäta koloniseringen i den efterföljande grödan kan man mäta inokulumpotentialen, som är ett mått på jordens potential för kolonisering. I studien där majs odlades efter olika mellangrödor [20] testades förutom koloniseringen även inokulumpotentialen. Här kunde man se att potentialen ökade med mellangrödan, men när denna plöjdes ner minskade potentialen signifikant för alla testade mellangrödor. Störst negativ effekt hade nedbrukning av den icke mykorrhizabildande sareptasenapen, möjligen på grund av just utsöndring av isotiocyanater.

I en amerikansk studie försämrades inte inokulumpotentialen av någon av de korsblommiga växter som testades, men man såg däremot positiva effekter av andra mellangrödor [23]. Studien genomfördes på jordar med mycket låg mykorrhizaförekomst i utgångsläget, så med en bra växtföljd skulle effekten sannolikt inte blivit lika stor. Havre var den mellangröda som hade störst positiv effekt på inokulumpotentialen, högre än till exempel vicker, sannolikt på grund av bäst tillväxt. Det är alltid viktigt med god etablering vid odling av mellangröda för att uppnå den effekt man önskar med kolinlagring och näringsupptag, men det är alltså även viktigt om man är ute efter en positiv effekt på AM-svamparna. Likaså kan en tidig etablering vara viktig för att AMS ska hinna uppföras.

Efter en huvudgröda som inte bildar AM kan mellangrödor vara ett verktyg för att uppföras AM-svamparna inför nästa säsong. Majs med kål eller trädgårdssalat som förfukt producerade i försök mer om mellangröda (solros eller havre) inkluderades efter kålen [12]. Majsskörden blev då inte sämre än när för-

frukten istället var en AM-bildande gröda. Av tabell 5 framgår exempel på mellangrödor som bildar respektive inte bildar AMS. Efter korsblommiga växter samt inför extra mykorrhizaberoende kulturer skulle luddvicker kunna vara ett exempel på en bra mellangröda för att öka sporförekomsten. Luddvicker tål ner till -15°C och är kvävefixerande även vid låga temperaturer. Tänk dock på att vicker inte bör användas i växtföljder där ärtor, brytböner eller bondböner ingår, eftersom de är värdväxter för samma rotrötter.

Även rödklöver kan vara ett bra alternativ efter tidiga korsblommiga kulturer, som mellangröda och grön gödsling, men kräver putsning. Sudangräs är en intressant mellangröda ur mykorrhizaperspektiv eftersom det ofta får en välutvecklad mykorrhizakolonisering och dessutom är snabbväxande och torktåligt.

Mykorrhizabildande mellangrödor kan alltså vara ett viktigt verktyg för att öka inokulumpotentialen i jorden både efter en huvudgröda som ej bildar AM samt efter höstplöjning. Tänk på att alltid kontrollera att mellangrödan du väljer fungerar med den övriga växtföljden och beakta risken för växtsjukdomar. Det är bättre att inte välja en mellangröda ur familjen korsblommiga växter (så som kålsläktet, senapsläktet, rättikor) inför en extra mykorrhizaberoende kultur. Även en mellangröda som inte själv bildar AM kan dock främja mykorrhizabildningen i nästa gröda jämfört med att inte ha någon mellangröda alls över vintern. Mykorrhizabildande ogräsarter kan också bidra till att underhålla populationen av AMS när ingen gröda växer på fältet.



Foto: Roebok Egertorbete, CC BY SA 3.0

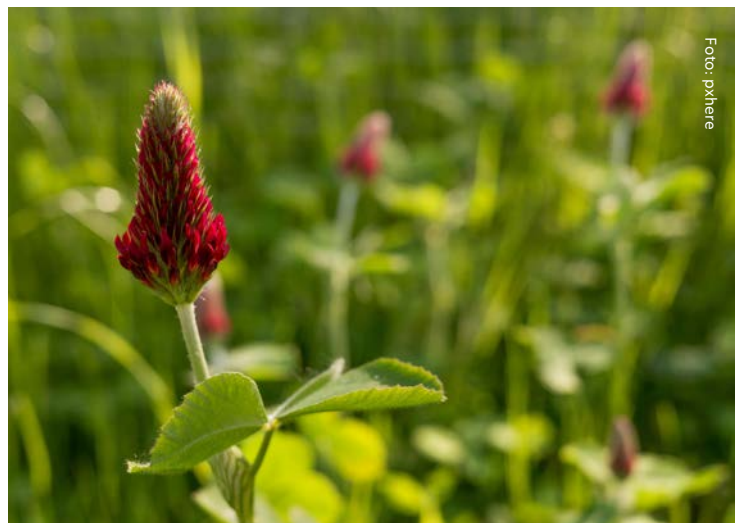


Foto: pxhere



Jordbearbetning

Ett antal fältstudier har visat att jordbearbetning har gett reducerad rotkolonisering och hyftillväxt av AM-svampar i jämförelse med jordar som inte har bearbetats mekaniskt. Förekomsten av sporer påverkas också ofta negativt av jordbearbetning. Färre hyfer och mindre produktion av glomalinrelaterade proteiner kan bidra till en lägre aggregatstabilitet i jordar som bearbetas med plog jämfört med jordar som inte bearbetas mekaniskt. Dessutom har minskat P-upptag i växten observerats vid konventionell jämfört med ingen mekanisk bearbetning, något som har förklarats med störningen av hyfnätverket.

Den negativa effekten av jordbearbetning på AM-svampar har troligtvis flera orsaker. Vid plöjning vänds jorden så att djupare jordlager, som har en lägre förekomst av koloniserade rötter, hyfer och sporer av AMS, kommer upp till ytan. Den övre delen av jorden, där mängden sporer, koloniserade rötter och hyfer vanligen är störst, hamnar därmed djupare ner.

En annan viktig orsak till de negativa effekter som har observerats till följd av mekanisk jordbearbetning är att hyfnätverket störs. Därmed kan det ta längre tid för nya

plantor att bilda mykorrhiza jämfört med om nätverket är intakt. Vid höstbearbetning kan störningen ge en försämrad övervintring av svampen och bidra till färre levande hyfer och en långsammare kolonisering av nästa gröda. Mekanisk bearbetning kan dessutom inverka indirekt på förekomsten av AMS genom effekter på markens temperatur och näringsstatus och på sammansättningen av mikroorganismer. Lägre rotkolonisering efter plöjning jämfört med obearbetade fält har i vissa fall observerats under flera år efteråt.

Flera studier har rapporterat en mindre negativ effekt av reducerad jordbearbetning på förekomsten av AMS, i jämförelse med konventionell plöjning. I en sammanställning av resultaten från > 50 fältstudier kom man fram till att vid reducerad jordbearbetning var AM-koloniseringen i rötterna hos påföljande huvudgröda i medel 27 % högre, och antalet AMS-arter 11 % fler, än vid konventionell plöjning [18]. Vid bearbetningsfri odling var koloniseringen 30 % högre än vid konventionell plöjning. Mykorrhizakoloniseringen vid odling på upphöjd bädd eller grund plöjning skilde sig inte signifikant från bearbetningsfri odling [18].



Strimbearbetning

Foto: David Hansson

Inverkan av olika typer av jordbearbetning på biomassan av hyfer av AMS undersöktes i långliggande försök med reducerad jordbearbetning på lerjordar (lerhalt > 40 %) i Lanna och Ultuna [24]. Plöjningsfri odling med grund bearbetning (harvning) ner till 8 cm jämfördes med årlig höstplöjning till 18–20 cm djup. Dessutom fanns en ”mellanbehandling” där reducerad bearbetning kombinerades med plöjning cirka vart åttonde år. Hyfbiomassan av AM-svampar var signifikant lägre vid plöjning jämfört med reducerad jordbearbetning. ”Mellanbehandlingen” skilde sig dock inte signifikant från de två andra behandlingarna.

Olika arter av AM-svampar är olika känsliga för störning, vilket betyder att ett jordbruk med intensiv plöjning kommer att förändra förhållandet av olika arter i jorden och gynna de arter som klarar störning bäst. Flera studier har visat att jordar som brukas intensivt har en lägre genetisk diversitet, alltså mindre artrika samhällen, av AMS jämfört med jordar som inte bearbetas mekaniskt. Eftersom förekomsten av sporer ofta påverkas i mindre grad av jordbearbetning jämfört med hyfnätverket kan mykorrhizabildningen hos nästa gröda förväntas påverkas i mindre grad för svamp-

arter som främst koloniserar rötter via groende sporer. Arter som i första hand koloniserar nya växter från intakta hyfnätverk kan alltså förväntas påverkas mer av jordbearbetning och ha en högre förekomst i jord som inte bearbetas.

En minimerad jordbearbetning kan alltså förväntas ge både högre rotkolonisering och en högre diversitet av AM-svampar jämfört med konventionell bearbetning. Även på jordar som inte bearbetas mekaniskt kan det dock finnas faktorer som kan begränsa förekomsten av AM-svampar. Risk finns för syrebrist, och även markpackning kan förekomma. Båda delar kan ha en hämmande effekt på tillväxten av både rötter och hyfer. En annan faktor som kan påverka förekomsten av symbiosen negativt i odlingssystem där jorden inte bearbetas mekaniskt är användningen av herbicider för ogräsbekämpning och avdödning av mellangrödor, som vi återkommer till senare i detta kapitel.



Foto: Vaxa Sverige

Gödning

Det är först och främst när växten upplever brist på fosfor som rötterna skickar ut signalämnen strigolaktoner som stimulerar sporgroningen och tillväxten av gröningshyfer hos AMS. Etableringen av symbiosen främjas alltså av en låg tillgång på fosfor. Om värdväxten har en god fosforstatus hämmas utsöndringen av strigolaktoner från rötterna till rotzonen. Även rotkoloniseringen begränsas vanligen om växten själv kan ta upp tillräckligt med fosfor. Både fosfatjonen i sig och andra signalämnen som till exempel växthormoner är troligen involverade i kontrollen av rotkoloniseringen.

Vad som är för mycket fosfor varierar både med värdväxt, svampart och jordtyp. Det är därför svårt att ange någon exakt gräns för vid vilken fosfornivå som mykorrhizabildningen hämmas. Medan rotkoloniseringen med svampar tillhörande familjen Glomeraceae ofta visar ett negativt samband med jordens fosforhalt, kan andra arter av AMS etablera mykorrhiza även vid högre fosfornivåer.

Markens innehåll av lättillgänglig fosfor påverkar även diversiteten av AMS. I ett fältförsök i Estland var före-

komsten och diversiteten av AMS i potatisrötter lägre när mineralkvävegödsel kombinerades med stallgödsel (40 ton/ha) än om enbart kvävegödseln tillfördes [25]. Stallgödseln ökade koncentrationen av lätt tillgänglig fosfor, mätt med P-AL metoden, från 4,4–5,6 (klass III) till 8,4–10,0 (klass IVa) mg/100 g. P-AL var den markfaktor som visade starkast samband med sjunkande diversitet av AMS.

Även kvävegödning kan ha inverkan på symbiosen, men effekten beror ofta på växtens fosforstatus. Om tillgången på både fosfor och kväve är låg har växten begränsad förmåga att kompensera för svampens kolförbrukning med ökad fotosyntes, och symbiosen ger troligen liten eller ingen tillväxtrespons. Vid kvävebrist finns det även risk för att konkurrens mellan svampen och växten om kväve kan ge tillväxtreduktion hos växten. Om tillgången på kväve är god, samtidigt som fosfor är begränsande, ökar sannolikheten för att symbiosen ska ha en positiv effekt på tillväxten. Är tillgången på både fosfor och kväve hög behövs inte svampen för växtens P-försörjning och risken är större för att symbiosen ger en reducerad tillväxt hos värdväxten.

Tillförsel av organiskt material

Tillförsel av organiskt material, till exempel torkat växtmaterial, skörderester eller kompost, har ofta resulterat i en högre rotkolonisering och/eller ökad sporproduktion av AMS. Det är dock inte alltid fallet. I en sammanfattning av resultaten från 36 studier kom man fram till att tillförsel av kompost påverkade rotkoloniseringen positivt i 51 %, men minskade den i 8 %, av fallen [26]. I hälften av fallen hade alltså tillförseln av kompost ingen signifikant eller negativ effekt på mykorrhizabildningen.

AM-svampar kan påverkas av organiskt material på olika sätt. De är inte saprofyter (nedbrytare), utan får sitt kol från värdväxten. Samtidigt har man ibland sett ökad produktion av hyfer och sporer i lokala ansamlingar av organiskt material i marken. När saprofytiska organismer bryter ner organiskt material frigges till exempel kväve och fosfor, som AM-svamparna behöver för sin tillväxt. Organiskt material kan dessutom främja eller hämma AMS genom att inverka på förekomsten av mikroorganismer eller växthormoner och andra signalämnen i rotzonen. Till exempel kan vissa fettsyror och flavonoider ha en positiv effekt på hyfutveckling och sporbildning. Även här är det skillnader mellan olika arter av AMS i känslighet. Positiva effekter av organiskt material på jordens struktur och vattenhållande kapacitet är också faktorer som kan främja AM-svamparnas tillväxt.



Foto: Helena Lans Strömblad

Som vi har sett ovan kan organiska gödselmedel som innehåller mycket fosfor ha en negativ inverkan på mykorrhizabildning och sporproduktion. Det kan till exempel vara fallet om mycket stallgödsel, rötrest eller fosforrik kompost tillförs. I jämförande studier där samma totala mängd P har tillförts har dock organiska gödselmedel ofta reducerat mykorrhizabildningen mindre jämfört med lättlösliga mineralgödselmedel, sannolikt eftersom frigörande av fosfor från de organiska gödselmedlen har varit långsammare med lägre koncentrationer av fosfor i marklösning och värdväxt som följd.

I ett krukförsök med vete odlad i en jord med låg fosforhalt tillsattes samma mängd fosfor (15 mg P per kg jord motsvarande 20 kg P per ha) i form av antingen mineralgödsel, kompost av hushållsavfall, svinggödsel med strö av halm, eller kycklinggödsel med strö av halm eller av sågspån [27]. I förhållande till den ogödslade kontrollen gav komposten ökad rotkolonisering, medan leden med kyckling- eller svinggödsel inte var signifikant skilda från kontrollen. Rotkoloniseringen med AMS reducerades starkt i ledet med mineralgödsel, där koncentrationen av tillgänglig P var mycket högre jämfört med övriga behandlingar.

I ett annat krukförsök, med tomat odlad i en blandning av sand och jord jämfördes tre fosformängder (10, 20 och 40 mg P per kg substrat) som tillfördes som mineralgödsel eller kycklinggödsel [28]. För mineralgödseln reducerades rotkoloniseringen kraftigt när mängden P ökade från 10 till 20 mg/kg. För kycklinggödseln reducerades koloniseringen signifikant först vid 40 mg/kg, något som gav ungefär 15 mg/kg tillgänglig P i substratet vid försökets start.

Hantering av skörderester (bortförsel respektive nermyllning/lämna kvar på ytan) har ofta haft liten betydelse för biomassa, diversitet och artsammansättning av AM-svampar på kort sikt. Studier av långliggande försök behövs för att få mer kunskap om effekten av skörderesthantering på jordens inokulumpotential under nordiska förhållanden. I svenska långliggande jordbearbetningsförsök i Lanna respektive Ultuna hade bortförsel av skörderester i de plöjda leden en positiv effekt på AMS [24].

Det finns även rapporter om positiva effekter av skörderester på förekomsten av AMS. När skörderester av majs lämnades på fältet ökade rotkoloniseringen och diversiteten av AMS, både i bearbetningsfritt system (bevarandjordbruk) och vid



konventionell jordbearbetning i majsodling i Zimbabwe [29]. Författarna föreslog att skörderesterna bidrog till att bevara markfukten och därmed främjade förökningen av AMS.

Tillförsel av biokol kan påverka både rotkoloniseringen och effekten av AM-svampen på växten. Det är dock svårt att dra någon generell slutsats om hur symbiosen påverkas eftersom både positiva, neutrala och negativa effekter har rapporterats från försök, beroende på typen av biokol. Biokol kan påverka både AM-bildning och växtens respons på symbiosen på flera olika sätt, exempelvis genom att ändra jordens pH och/eller tillgängligheten av mineral-näringsämnen som fosfor och kväve. Tillförsel av biokol kan även öka jordens vatteninnehåll och temperatur, samt inverka på vilka arter och mängder av mikroorganismer som finns i jorden.

För mer information om effekter av organiska restprodukter på AMS och AM-symbios hänvisar vi till Fabó (2018) [30].

Växtskydd

AM-svampar kan påverkas av pesticider under olika utvecklingsfaser. Det innebär att tidpunkten för när växtskyddsmedel appliceras kan ha betydelse för hur svampen och symbiosen påverkas. I den pre-symbiotiska fasen, innan symbiosen har hunnit etableras, kan negativa effekter av pesticider på groende sporer eller på gröningshyfens tillväxt bidra till minskad mykorrhizabildning i värdväxtens rötter. Vid jordapplicering av pesticider tidigt på säsongen finns alltså risk för att direkt kontakt mellan bekämpningsmedel och svamp kan hämma etableringen av symbiosen.

Även applicering av bekämpningsmedel efter att roten har koloniserats kan påverka symbiosen, till exempel kan spridningen av svampen i den växande roten, utvecklingen av hyfnätverket i marken, eller produktionen av nya sporer på hyfnätverket påverkas. Negativa effekter på hyfnätverket kan även reducera transporten av fosfor till värdväxten.

Utöver direkta effekter av aktiva substanser på svampen kan även indirekta effekter av pesticider förekomma. Om värdväxten skadas eller dör efter behandling med herbicider kan det bidra till att flödet av kol från växten till svampen reduceras eller upphör. Omvänt kan kolflödet till svampen öka om bekämpningsmedlet reducerar pågående patogenangrepp och därmed leder till minskad konkurrens. Dessutom kan effekter av aktiva substanser på markens mikroorganismer påverka AM-svampen och mykorrhizasymbiosens funktion.

Både negativa, neutrala och positiva effekter av pesticider på AM-svampar och mykorrhizasymbios har rapporterats. Det kan finnas flera orsaker till detta:

- Olika typer av bekämpningsmedel har olika aktiva substanser med olika verkningssätt och även tillsatsmedlen kan påverka resultatet.
- Dosering, appliceringsmetod och -tidpunkt kan vara avgörande för effekten på AMS.
- Jordtypen, markens pH, fuktighet, innehåll av organiskt material och sammansättningen av mikroorganismer påverkar tillsammans med klimatfaktorer hur snabbt aktiva substanser bryts ned.

- Olika arter av AM-svampar kan vara olika känsliga för det aktuella bekämpningsmedlet. Artspecifika effekter har rapporterats för både fungicider, insekticider och herbicider.
- Skillnader i resultat beroende på växtslag.
- Några studier har gjorts med patogenangripna värdväxter, andra med friska.
- Många studier är gjorda i sterila system (*in vitro*) eller i krukförsök, och resultaten av dessa är inte direkt överförbara till fält.

Många äldre försök är gjorda med aktiva substanser eller preparat som idag inte är tillåtna i Sverige. I exemplen nedan förekommer några av de preparat/aktiva ämnen som i skrivande stund är godkända i Sverige, men även aktiva substanser som idag inte är tillåtna finns med för jämförelsens skull. För att få en bättre bild av hur AM-symbiosen påverkas av bekämpningsmedel i verkliga odlingsystem behövs fler studier med rekommenderade doser av kommersiella preparat med olika grödor och under varierande förhållanden i fält.

Fungicider

Direkta effekter av fungicider på sporgroning och hyftillväxt har vanligen testats *in vitro* [31]. Till exempel hade azoxystrobin/Amistar och pencycuron/Monceren inte någon negativ effekt på sporgroning och kolonisering av den testade AM-svampen vid tröskelkoncentrationerna

(IC_{50} = 50 % av maximal inhibering) mot *Rhizoctonia solani* när rötter och sporer odlades *in vitro* på agar [32]. Även IC_{50} -koncentrationen av fungiciderna mot *R. solani* bestämdes *in vitro*. Monarch hade negativ effekt på rotkoloniseringen i motsats till den aktiva substansen flutolanil. Vid högre koncentrationer reducerade både de aktiva substanserna och de kommersiella preparaten sporgroningen såväl som rotkoloniseringen. Resultat från *in vitro*-försök kan dock inte överföras direkt till åkermark där aktiva substanser dels kan adsorberas till markpartiklar och dels troligen bryts ned snabbare än vad de gör i ett sterilt modellsystem.

Fröbehandling med fem systemiska och två kontaktverkande fungicider testades i ett krukförsök med ärt och kikärt i jord:sand (50:50) och rekommenderade doser [33]. Alla fem systemiska fungicider (aktiva ingredienser: metalaxyl, fludioxonil + metalaxyl, carbathiin + thiram, carbathiin + thiobendazol, trifloxystrobin + metalaxyl) gav lägre mykorrhizabildning och hämmade värdväxtens tillväxt och P-upptag.

Av de två kontaktverkande medlen hade kaptan antingen positiv eller negativ effekt på rotkoloniseringen, beroende på AMS-art, medan thiram inte påverkade koloniseringen [33]. Skillnaden mellan systemiska och kontaktverkande fungicider förklarades med att kontaktverkande fungicider antogs stanna kring fröet medan systemiska medel troligen kunde ge en hög koncentration av fungiciden även i rotzonen. Både kaptan och de tre systemiska medlen som innehöll metalaxyl påverkade artdiversiteten av AMS. Författarna drog slutsatsen att AMS-inokulum inte bör tillföras tillsammans med betade frön.



Effekten av 25 fungicider på rotkolonisering av AMS testades i ett krukförsök med purjolök odlad i ett substrat med kalcinerad lera och torv [34]. De flesta av fungiciderna, både systemiska och icke-systemiska, gav en signifikant reduktion av rotkoloniseringen vid bladapplicering såväl som vid jordapplicering. Ingen negativ effekt på koloniseringen påvisades dock för de två systemiska fungiciderna som innehöll chinisol eller propamocarb eller för kopparoxiklorid (icke-systemiskt). För fungicider med fosetyl-Al, fenhexamid och chlorothalonil gav jordapplicering, men inte bladapplicering, negativ effekt på koloniseringen. Författarna rekommenderade försiktighet vid behandling med bladfungicider eftersom kontamination av jorden kan ha negativ effekt på utvecklingen av AM-symbiosen. När dopning av rotsystemet testades för fungiciderna med azoxystrobin och flutolanil, gav medlet med azoxystrobin reducerad kolonisering.

En orsak till att fungicider ibland har haft en positiv effekt på rotkoloniseringen kan vara att sjukdomstryck/patogeninfektion har reducerats. AM-svampen har därmed upplevt mindre konkurrens om kol från värdväxtens fotosyntes. Ökad tillförsel av kol till roten var troligen orsaken till att behandling av vete som var starkt angripen av septoria (*Mycosphaerella graminicola*) med en fungicid som innehöll trifloxistrobin och tebuconazole gav ökad rotkolonisering och produktion av AM-sporer i ett fältförsök [35].



Herbicider

Det finns begränsat med information om hur AMS påverkas av herbicider. I en sammanställning av resultat från publicerade *in-vitro*-studier visade herbicider oftast en neutral eller positiv effekt på sporgroningen vid koncentrationer upp till den rekommenderade dosen [31].

För glyfosat finns det exempel på både negativa och neutrala effekter på rotkolonisering med AMS. Ett exempel är en kanadensisk fältstudie på vete där man inte såg någon reduktion av mykorrhizabildningen i rötterna efter behandling med glyfosat [36]. I kalla klimat går nedbrytningen av glyfosat relativt långsamt. I ett finländskt krukförsök behandlades jord från gräsmark med rekommenderad årlig glyfosatdos i början av oktober och krukorna fick sedan stå ute över vintern [37]. Påföljande sommar observerades reducerad förekomst av arbuskler i rötterna hos ängssvingel (*Festuca pratensis*). Orsaken skulle kunna vara direkta effekter av glyfosat på AM-svampen, eller indirekta effekter genom påverkan av glyfosat på jordens mikroorganismer.

Olika arter av AMS har visats vara olika känsliga för glyfosat. Artdiversiteten av AMS kan därför påverkas av herbiciden. Efter två bladappliceringar med Roundup i ett krukförsök ökade förekomsten av AM-svampar tillhörande familjen Glomeraceae, medan förekomsten av AMS tillhörande familjen Claroideoglomeraceae sjönk [38]. Om Roundup kombinerades med mekanisk störning reducerades även förekomsten av AMS från familjen Diversisporales. Ändringar i förekomsten av olika arter efter glyfosatbehandling har även observerats i försök i fält [36].

Om värdväxten skadas eller dödas av herbiciden har det naturligtvis stor betydelse för AM-svampen som är beroende av växten för sin kolförsörjning. Pikloram hade ingen negativ effekt på hyfbiomassa i ett *in-vitro* försök [39]. Avdödning av värdväxten sandklint (*Centaurea stoebe*) med pikloram i ett krukförsök gav däremot reducerad rotkolonisering hos sudangräs (*Sorghum sudanense*) som planterades efteråt i samma kruka [39]. När sudangräs istället planterades efter en pikloram-behandlad gräsart (*Elymus trachycaulus*), som inte påverkades av herbiciden, såg man ingen reduktion av rotkoloniseringen med AMS.

Det finns få jämförande studier av effekterna av kemisk respektive mekanisk ogräsbekämpning och avdödning av mellangrödor på AMS och mykorrhizabildning. I vinodling hade dock herbicider en mer negativ effekt på AM-koloniseringen jämfört med mekanisk ogräsbekämpning [40].

Insekticider

Effekterna av de biologiska insekticiderna spinosad, pyretrum, azadirachtin och terpenier på rotkoloniseringen med AMS utvärderades i kruk- och fältförsök med paprika (*Capsicum annuum* L) [41]. I krukförsöken reducerades koloniseringen något av spinosad och pyretrum. I fältförsöken gav däremot både spinosad, pyretrum och terpenier högre kolonisering jämfört med obehandlade plantor. En möjlig orsak kan ha varit negativa effekter av insekticiderna på markorganismer som konkurrerade med, eller parasiterade på, AMS. Azadirachtin, som är den mest aktiva komponenten i neemolja, påverkade inte rotkoloniseringen men ändrade sammansättningen av arter av AMS.

Fumiganter

Biofumigering av jord med grüngödsling bestående av någon av de korsblommiga arterna sareptasenap (*Brassica juncea*), senapskål (*Eruca sativa*) eller vitsenap (*Sinapis alba*) jämfördes med uppvärmning av jorden till 37 °C under 200 timmar [42]. Med undantag av *E. sativa* gav alla behandlingar lägre mykorrhizabildning i rötterna hos jordgubbar som var koloniserade med jordens befintliga AM-svampar. För plantor som även var ympade med AMS hade dock varken biofumigeringen eller uppvärmningen någon signifikant effekt på koloniseringen.

Tillväxthämmare

Kort- och långtidseffekten av retarderingsmedlet/fungiciden paklobutrazol på AMS undersöktes i mangoodlingar i Brasilien där medlet hade använts i 3, 9 eller 15 år [43]. Användning av paklobutrazol under längre tid gav signifikant lägre förekomst och diversitet av AMS. I de äldre odlingarna (> 9 år) hittade man dock AMS som visade resistens mot paklobutrazol.

Långtidseffekter av pesticider

Det finns relativt få studier av långtidseffekter av pesticider på förekomsten av AMS och mykorrhizasymbios. I en undersökning av jordar från 100 konventionella och ekologiska fält i Schweiz visade både den totala mikrobiella biomassan och förekomsten av AM-svampar ett negativt samband med mängden av pesticidrester i jorden [44]. Som beskrivits för de olika typerna av pesticider ovan har artspecifika effekter rapporterats både för fungicider, herbicider och insekticider. När vissa arter påverkas mer än andra kommer det på sikt även att påverka sammansättningen av AM-svampar i marken.



Det finns även begränsad kunskap om hur symbiosens inverkan på växten påverkas av pesticider. I en stor europeisk undersökning av åkermark [10] drog dock författarna slutsatsen att användning av fungicider var den faktor som hade störst negativ effekt på AM-svamparnas överföring av fosfor till värdväxten. Jordprov samlades in från 150 fält med sädeslag (vete, korn eller havre) längs en 300 mil lång gradient från norra Sverige till södra Spanien. Prov togs även från 60 närliggande, extensivt skötta gräsmarker. I krukförsök kunde man visa att fosforöverföringen till värdväxten fungerade bättre med AMS-samhällen från gräsmarker jämfört med AMS-samhällen från åkermark. Antalet bekämpningstillfällen med fungicider var den faktor som hade störst negativ inverkan på hyfnas förmåga att överföra P. Användningen av fungicider reducerade fosforupptaget med cirka 40 %, troligen på grund av ett lägre antal arter av AMS i åkermarken.

En annan typ av långtidseffekter kan vara effekter av herbicider på förekomsten av olika arter av värdväxter. Om herbicider främjar förekomsten av sämre värdväxter eller av arter som inte bildar mykorrhiza kan det reducera markens inokulumpotential, något som kan försena och eventuellt reducera mykorrhizabildningen hos påföljande gröda.



Foto: Camilla Oskarsson

Hur kan AM-symbiosen främjas genom odlingsåtgärder?

Odlingssystem: Ekologisk odling gynnar AMS och AM-symbiosen.

Växtföljd: Ha en varierad växtföljd! Odlar inte extra mykorrhizaberoende grödor året efter grödor som ej bildar mykorrhiza (korsblommiga, betor). Om det finns ställen i växtföljden där du inte markbearbetar, välj extra mykorrhizaberoende grödor det året, när hyfsystemet är intakt.

Mellangrödor: Mykorrhizabildande mellangrödor efter grödor som ej bildar mykorrhiza samt efter höstplöjning bidrar till att upprätthålla jordens population av AM-svampar. Tänk på att välja grödor som passar in i din övriga växtföljd för att inte få problem med växtföljdssjukdomar.

Växtskydd: Minimera användningen av kemiska bekämpningsmedel.

Jordbearbetning: Reducerad bearbetning gynnar hyfnätverket, men kan medföra ökat beroende av såväl herbi- som fungicider. Tänk på att det inte behöver vara allt eller inget, kanske finns det något ställe i växtföljden där du kan dra ner på bearbetningen?

Gödning: Begränsa tillförseln av fosfor, särskilt på fosforstarka jordar. Använd hellre organiska gödselmedel än mineralgödsel.



5 Inokulum och ympning

En relevant fråga för odlare som bättre vill utnyttja mykorrhizasymbiosen är huruvida det är bäst att satsa på att gynna befintliga mykorrhizasvampar eller om det är aktuellt att tillföra extra svampar till jord eller substrat. Vi har tidigare i handboken diskuterat hur man kan optimera odlingsmetoderna för att främja mykorrhizasymbiosen. På följande sidor diskuterar vi några metoder för ympning, inokulumkvalitet, och vilka risker som kan finnas vid tillförsel av inokulum. Vi ger även exempel på hur man själv kan producera eget inokulum.

När ympa?

AM-svampar kan sprida sig med hjälp av sporer, hyfer och koloniserade rötter. I de flesta jordar finns det spridningsorgan av AM-svampar. En jord som under längre tid har brukats med begränsad mekanisk bearbetning och begränsad användning av kemiska insatsmedel i kombination med en divers växtföljd kan dock förväntas ha en större och mer varierad inhemsk population av mykorrhizasvampar jämfört med en jord som har brukats intensivt med konventionell jordbearbetning, kemisk bekämpning och hög tillförsel av mineralgödselmedel. Även efter odling av grödor som inte är mykorrhizabildande, som kålväxter och betor, kan det vara en reducerad inokulumpotential av AM-svampar i jorden.

I ett stort antal krukförsök, där växter har odlats i steril eller delvis steril jord med låg fosforhalt, har ympning med AM-svamp gett en välutvecklad rotkolonisering och en positiv effekt på värdväxtens fosforupptag och tillväxt. Att direkt överföra resultat från ympningsförsök med enskilda växter i kruka till odling i fält är dock inte möjligt. En eventuell sterilisering av jorden påverkar både förekomsten av andra organismer och av växtnäringsämnen, beroende på vilken metod som har använts. Om man sedan ympar med ett osterilt AMS-inokulum kommer även tillförseln av mikroorganismer att påverka resultatet.

Färre försök har gjorts med ympning med AM-svampar i osteril jord i fält och resultaten är varierande. En viktig faktor för etableringen av tillförda svampar är konkurrensförmågan i förhållande till befintliga AM-svampar. En orsak till utebliven effekt av ympning i fält kan alltså vara att man redan har en divers flora av AM-svampar i jorden. Tillförda svampar kan därför ha svårt att etablera sig, eller så bidrar de inte med någon ytterligare positiv effekt för grödan. Vilka svampar som främst etablerar sig i rotsystemet avgörs i hög grad av vem som först hinner kolonisera roten, något som beror både på hur snabbt svampen växer och på de relativa mängderna av olika arter av AMS i rotzonen. Det verkar till exempel vara svårare för en introducerad AMS-art att etablera sig om jorden redan innehåller genetiskt liknande arter.

En sammanfattning av resultaten från tidigare ympningsstudier i fält visade att de tillsatta AM-svamparna fortfarande kunde påvisas i jorden från endast några få månader till flera år efter ympning [45]. Förekomsten av tillsatta svampar sjönk över tid i 60 % av fallen, medan de försvann helt i 30 % av studierna. Även om det totala antalet studier var lågt (10) indikerar resultatet att ympningen kan behöva göras om varje år eller med något/några års mellanrum.

Utebliven effekt av ympning kan även vara relaterad till dålig etablering av svampen på grund av mark- eller odlingsfaktorer. Till exempel kan en hög P-halt i jorden göra att rotkoloniseringen blir sämre och/eller att växten klarar sitt P-upptag lika bra på egen hand. I våra svenska jordar är innehållet av lättillgänglig P ofta ganska högt, något som reducerar sannolikheten för etablering och tillväxteffekt av symbiosen. Åtgärderna som diskuteras i kapitel 4 är naturligtvis lika aktuella för att främja symbiosen om man tillför AM-svampar genom ympning.

För lyckad ympning är det även viktigt att den svampart/stam som används är kompatibel med värdväxten. Samma isolat kan kolonisera olika arter och även sorter av värdväxter i olika grad. Ett inokulum som innehåller flera arter kan vara mer effektivt än en produkt som enbart innehåller en art; dock är det inte alltid fallet. Till exempel har den främjande effekten av enskilda AMS på värdväxtens resistens mot angrepp av skadegörare ibland uteblivit vid ympning med ett blandat inokulum. Om man vill ympa med AMS bör man först testa på den aktuella grödan i mindre skala. Även olika sorter av samma växtslag kan svara olika på ympningen.

Naturligtvis måste en avvägning också göras vid användning av en kommersiell produkt: hur mycket måste skörden öka för att kunna räkna hem investeringen? Om du tillreder ditt eget inokulum hamnar den ekonomiska frågan i ett lite annat läge.

Risker vid ympning

Det finns begränsad kunskap om de ekologiska konsekvenserna av att introducera främmande arter eller stammar av AMS. Mer information behövs om risken för att arter eller stammar av AMS blir invasiva. Dock vet man att introduktion av främmande arter av AMS kan leda till att befintliga arter av AMS ökar, minskar, eller till och med försvinner.

En sammanställning av resultaten från 23 genomförda fältstudier visade att ympning med AM-svamp ledde till minskad och ökad förekomst av jordens befintliga svampar i 38 % respektive 33 % av fallen [45]. I 19 % av fallen försvann några av de befintliga AM-svamparna helt. Det var endast i 10 % av försöken som förekomsten av de befintliga svamparna inte påverkades av ympningen.

Ympning påverkar också den befintliga mikrofloran. Dels kommer även mikroorganismer att tillföras om inokulumet inte har producerats sterilt, dels finns det många exempel på

att mykorrhizasvampar inhiberar, stimulerar, eller ändrar sammansättningen av bakterier i rotzonen. Om man använder inokulum som har producerats på växter som odlats i osteril jord eller annat osterilt substrat finns det risk för att oönskade organismer, så som patogener, följer med.

Metoder för ympning

Arbuskulära mykorrhizasvampar kan normalt inte odlas utan en värdväxt. Att producera inokulum är därför en relativt omfattande och kostsam process och kommersiella mykorrhizaprodukter är i regel ganska dyra i inköp. Därför är det sannolikt inte ekonomiskt lönsamt att sprida inokulum direkt i fält för direktsådda grödor.

Den vanligaste ympningsmetoden är att blanda in inokulum i form av sporer och/eller bitar av koloniserade rötter i jorden vid sådd i krukor eller i samband med utplantering. Vissa inokulumproducenter rekommenderar att inokulumet blandas upp med vatten som rötterna doppas i före plantering.

Kommersiellt inokulum

Mykorrhizasvampar som tillförs genom ympning för att öka växtnäringsutnyttjande, tolerans mot abiotiskt stress, skörd eller kvalitet, klassas som mikrobiella växtbiostimulanter enligt EUs förordning om gödselprodukter (EU) 2019/1009. Certifierade (CE-märkta) biostimulanter kommer att finnas på en särskild lista. CE-märkningen innebär bland annat att produkten uppfyller förordningens krav på gränsvärden för förorenande ämnen och humanpatogener. Även produkter som inte finns på EUs lista får dock säljas och användas i Sverige. På www.insatslista.se finns produkter som är godkända för ekologisk odling (KRAV, EU-ekologisk).

I nuläget finns det alltså ingen internationell standard eller obligatorisk kvalitetskontroll för mykorrhizaprodukter. Både innehåll och kvalitet kan därför vara mycket varierande. Många produkter innehåller även andra tillsatser förutom AM-svamparna, som till exempel keratin, kitin, algprodukter, tång, humus, vitaminer, aminosyror, bakterier, ektomykorrhizasvampar, *Trichoderma*, eller växtnäringsämnen som N, P, och K.

Studier som har gjorts av innehållet i kommersiella inokula har dessutom visat att de svampar som finns i inokulumet inte alltid överensstämmer med de AM-svampar som uppges

i produktbeskrivningen. I en undersökning av 11 inokula från fyra producenter fann man dålig överensstämmelse mellan producentens beskrivning och inokulumets faktiska innehåll [46]. I en av produkterna hittades inga AM-svampar överhuvudtaget. Samtliga av de 10 övriga produkterna innehöll AMS-arter som inte fanns med i producentens deklaration. Bara tre produkter innehöll alla de AMS-arter som fanns med i deklarationen.

Försök där olika kommersiella mykorrhizaprodukter (inokula) har jämförts visar också att kvaliteten är mycket varierande. I en undersökning med 25 kommersiella mykorrhizaprodukter från Europa, Australien och Nordamerika gav endast fyra mer än 20 % mykorrhizabildning i roten vid ympning i steril jord [47]. I osteril jord påverkades inte koloniseringsgraden i rötterna av någon av produkterna. Fem av produkterna gav ökad biomassa i steril jord, medan bara en hade positiv effekt i osteril jord.

Om man väljer att köpa inokulum finns ett antal frågor som det kan vara bra att ställa sig:

- Finns information om vilka svamparter som produkten innehåller? Är det en eller flera arter?
- Hur många spridningsenheter (till exempel sporer) finns det? Finns information om preparatets rotkoloniseringsförmåga?
- Vad är det för bärarmedium? Exempel på bärarmedier är expanderad lera, zeolit, vermikulit, torv och sand.
- Finns information om innehåll av andra organismer som till exempel patogener?
- Finns information om eventuella tillsatser så som gödselmedel, mikroorganismer eller humussyror? Är innehållet av växtnäringsämnen redovisat?
- Finns rekommendationer om dosering för olika typer av kulturer?
- Har effekten av preparatet på värdväxter dokumenterats? Har försöken i så fall utförts i kruka eller fält? I steriliserad eller i osteril jord?

Egen produktion av inokulum

Att själv producera sitt inokulum genom att uppföröka befintliga AM-svampar från den egna jorden kräver tid och arbete, men har flera fördelar jämfört med att köpa en kommersiell produkt:

- Befintliga AM-svampar är anpassade till lokala förhållanden
- Befintliga AM-svampar visar ofta bättre effekt än introducerade svampar i ympningsförsök
- Lägre risk för att få in invasiva arter av AMS

Befintliga svampar: Rötter från mykorrhizabildande växtslag, som växer i en jord som inte har odlats intensivt och som har en låg fosforhalt, kan användas för uppförökningen av eget inokulum.

Värdväxt: välj gärna växter som är relativt snabbväxande och vanligen får en välutvecklad AM-kolonisering, som till exempel majs eller sudangräs. För att minska risken för spridning av patogener bör värdväxterna inte vara besläktade med de grödor man avser att använda inokulumet till. Potentiella rotgräs bör heller inte användas för inokulumproduktion.

Substrat och gödsling: Fosforfattig jord, sand eller en blandning av sand och jord kan användas. Man kan även välja ett substrat som till exempel leca, vermikulit eller pimpsten för att minska risken för att få med patogener. Gödslingen anpassas till odlingsmedium och värdväxt. Kvävetillgången bör vara god medan tillgången på fosfor behöver vara låg. Vid odling i substrat reduceras fosforgivan i näringslösningen till exempelvis 10–20 % av rekommenderad dos. Använder man jord kan fosfor vanligen uteslutas. Istället för mineralgödselmedel kan man använda en liten andel (10–25 %) av till exempel park-/trädgårdskompost eller lövkompost i kombination med ett substrat som kan späda ut näringskoncentrationen, samtidigt som det ger en bra struktur. Organiska produkter som kan innehålla mycket fosfor, som till exempel rötrest eller kompost av matavfall eller stallgödsel, bör undvikas.

Odlingsperioden: Vid valet av odlingskärl är det bra att tänka på att rotsystemet bör hinna fylla ut krukans ordentligt under odlingsperioden för att ge en hög koncentration av koloniserade rötter i det färdiga inokulumet. Krukan fylls till 2/3–3/4 med jorden eller substratet och sönderklippta rötter med befintliga AMS blandas ner. Därefter fylls krukans upp med oympad jord eller substrat för att minimera risken för

önskad spridning av AM-svamparna. Under odlingsperioden bör substratet tillåtas att torka upp mellan vattningarna. Näringsbevattna försiktigt vid behov under odlingsperioden, men uteslut (vid odling i jord) eller minimera (vid odling i substrat) tillförseln av fosfor. För en odlare kan det kännas fel att växterna ser stressade ut – men det är bra om växterna har viss fosforbrist eftersom det främjar mykorrhizabildningen! Efter cirka tre månader (beroende på vilken värdväxt som används) avslutar man vattningen och låter substratet torka upp under några veckor. Därefter klipper eller skär man det torra substratet i småbitar och blandar väl. Detta är ditt färdiga inokulum.

Exempel

FIBL i Schweiz har tagit fram ett förslag på produktion av eget inokulum:

- Odlar i krukor eller spannar, beroende på hur mycket färdigt inokulum som behövs.
- Substrat: 1 del sand till 9 delar perlit eller vermikulit.
- Värdväxter: två arter odlas tillsammans i varje kruka/container, till exempel durra + korn, durra + lin, majs + korn eller purjolök + lin.
- Start-inokulum: 2 volymprocent inokulum blandas in i substratet.
- Gödsling: 100 mg kväve per kg substrat, till exempel i form av mineralgödsel och/eller mogen, patogenfri kompost.
- För användning av det färdiga inokulumet rekommenderas 100 ml per kruka. För utplanteringsväxter rekommenderas att 200 ml blandas ner i planteringshålet.



<https://orgprints.org/id/eprint/41888/1/41888-PA-SolACE-Symanczik-2019-mycorrhizal-funghi.pdf>

6 Exempel från trädgårdskulturer

Här presenterar vi resultat från fältstudier för några grödor av relevans för trädgårdsnäringen. Vi har valt lök, potatis och vindruvor eftersom vi bedömer att det är här det finns mest kunskap om samspelet med mykorrhizasvampar i fält.





Foto: Couleur via Pixabay

Lök

Lökväxter är som tidigare nämnts mer beroende av mykorrhiza än många andra växter på grund av sitt grova rotsystem och uppvisar också ofta hög respons på ympning med AMS. Ett stort antal krukförsök har utvärderat ympning i steril jord eller substrat och då visat en stor effekt på kolonisering och/eller biomassa. Att tillväxten ökar med inokulering i krukor med steriliserad jord säger dock inte mycket om hur effekten skulle bli i närvaro av befintlig mykorrhiza i fält. Responsen varierar kraftigt i olika studier, och det är komplext av flera skäl. Dels kan olika arter och sorter inom löksläktet reagera olika på samma behandling vid samma yttre förutsättningar medan samma lökart kan reagera olika vid olika förutsättningar och val av svampart och isolat. På friland spelar förstas inhemsk AMS såväl som jordens näringsstatus också stor roll. Som för andra grödor kan man förvänta sig skillnader i respons beroende på jordens P-status. I de följande avsnitten tittar vi närmare på några ympningsstudier som gjorts, dels på småplantor för utplantering och dels direkt i fält, som kan vara av intresse för att öka förståelsen för hur ympning med AMS i olika lökgrödor kan fungera i praktiken.

Ympning av småplantor för utplantering i fält

I slutet av 80-talet gjordes ett försök i Danmark där småplantor av purjolök ympades med AMS (mix av flera arter) tre veckor efter sådd [48]. Efter ytterligare tio veckor planterades de ut i fält, kontrollplantorna utan AMS hade då fått extra mineralnäring för att alla plantor skulle vara av jämförbar

storlek vid utplanteringen. Jorden i fältet var i olika rutor antingen obehandlad eller hade behandlats med en pesticid som tidigare hade visats vara effektiv mot AMS.

Efter 75 dagar hade de ympade plantorna i de rutor som behandlats för att minimera den naturliga AMS-populationen fortfarande högre P-innehåll än kontrollplantorna, medan den sista mätningen där det skilde sig åt i den obehandlade jorden var efter 22 dagar [48]. I den steriliserade jorden uppvisade de ympade plantorna en slutlig torrsvikt som var 5,7 gånger större än kontrollerna, men även i de obehandlade rutorna var torrsvikten 1,5 gånger högre i de inokulerade plantorna och de var också tidigare klara för skörd än kontrollplantorna. Detta tyder på att ympning av purjolöksplantor för utplantering även i praktisk odling kan vara av intresse, åtminstone med så låg P-tillgänglighet (Olsen-P 15,5–19,3 mg/kg) som i detta danska fält som inte gödslats med varken fosfor eller kalium på många år och där fosforbristen var tillväxtbegränsande.

Även i jord med högre P-innehåll har effekter av ympade plantor kunnat visas, exempelvis i en tjeckisk studie på lök där Olsen-P var 111 mg/kg [49] och där ympning var positivt också vid extra P-gödsling. Effekterna varierade mellan olika inokula.

Ytterligare en dansk studie med ympning i småplantor av purjolök visade positiva resultat [50]. I detta fall var Olsen-P 21–27 mg/kg i försöksfälten. Ympning gjordes vid sådd både

med enskilda AMS-arter, samt med jord från de aktuella fälten. Koloniseringen hos de utplanterade plantorna ökade signifikant efter ympning med en av AM-svamparna, medan fältjorden inte hade någon effekt på koloniseringen. Koncentrationen av P i växtvävnaden ökade signifikant med ympning, oavsett inokulum. När pluggplantor användes ökade även skörden (22 % högre torrsvikt) till följd av ympningen. Även i ett försök med piplök (*A. fistulosum*) [51] konstaterades att P-behovet minskar efter ympning. Piplöken uppnådde samma skörd vid tre gånger lägre tillgänglig P för ympade plantor.

En högre P-tolerans har visats hos AMS i lök gödslad med organiska gödselmedel jämfört med mineralgödselmedel [52]. En studie i Finland där småplantor av purjolök inokulerades och sedan planterades ut i fält visade att tillväxten och fosforupptaget från det organiska gödselmedlet benmjöl ökade som effekt av ympningen [53].

Man bör också vara medveten om att högre skörd inte är det enda incitamentet för insatsen. Exempelvis på torkkänsliga jordar skulle ympning under uppdragningen kunna vara ett sätt att stärka plantorna. I extremt torrt klimat i Iran ökade överlevnaden efter utplantering när småplantor av lök ympades och plantorna kunde även vattnas mindre med bibehållen skörd [54]. Även i försöket i Tjeckien såg man att ympningen hade större effekt i förhållande till kontrollen när plantorna inte bevattnades [49]. Risken för mer extrema väder med torka väntas öka även i Sverige i och med klimatförändringarna, och då skulle ympning med AMS möjligen kunna vara ett verktyg att ta till för att skydda högvärdesgrödor mot torkstress.

Ympning i fält

Det har gjorts få studier i klimat som är jämförbara med Sverige. En intressant studie gjordes 2020 i Tjeckien, där man testade hur AMS påverkade skörden av lök och vitlök [55]. Försöket utfördes i svartjord (chernozem), gödslades enligt rådande rekommendationer för lökodling och droppbevattnades. De plantor som ympades med AMS behandlades två gånger. Vitlöken inokulerades i november vid planteringen och i april vid lökbildningen. Löken inokulerades vid planteringen i slutet av april och i lökbildningsstadiet knappt en månad senare. Inokulumet som användes var en kommersiell produkt. Koloniseringen i de ympade plantorna ökade med mer än 300% och man såg signifikanta skördeskillnader. För vitlök ökade skörden från 11,5 till 16,1 ton/ha och för lök från 22,7 till 33,0 ton/ha.

I Egypten inokulerades AMS i fält under två år av lökodling [56]. Inokulumet tillreddes av jord från ett lökfält. Tre olika nivåer av fosforgödsling (17,5; 35; 52,5 kg P/ha) utvärderades med och utan AMS. P-tillgängligheten i jorden var 18 mg/kg. Man såg högst kolonisering i de ympade delarna av fältet vid mellersta P-nivån, men även vid högsta P-givan var AMS avgörande för att öka P-tillgängligheten i rotzonen. Vid högsta P-givan ökade inte skörden med ympningen, men för de två lägre nivåerna var skörden högre med än utan AMS, dessutom uppnåddes likvärdiga skördar med AMS för dessa båda nivåer som utan AMS för respektive högre nivå. Denna studie indikerar alltså att under liknande förutsättningar kan ympning vara ett sätt att kunna minska fosforgödslingen i lökodling.

I vitlök ympad med AMS har en positiv effekt på skörden visats i fältstudier. Till exempel: Vid P-gödsling med 40 kg P/ha eller mer fanns ingen skörderespons för plantorna med AMS jämfört med utan, men däremot var skörden för ympade plantor som bara fick 20 kg/ha på samma nivå som oympade plantor som fick 40–60 kg P/ha [57].

Hur stor effekt ympning kan ha i lökgrödor kommer alltså variera från fall till fall, beroende på en mängd faktorer. Vid låga P-halter och på torra jordar kan ympning av lök ha en skördehöjande effekt, såväl vid inokulering i småplantor för utplantering som direkt i fält. Befintliga AMS, mikroorganismer samt näringstillgången på platsen är avgörande och resultaten är svåra att förutse.



Potatis

Potatis har ett relativt grovt och grunt rotsystem och räknas som en fosforkrävande gröda. I både kruk- och fältförsök har potatis ofta svarat positivt på ympning med mykorrhizasvamp, särskilt om jorden har varit fosforfattig. Det finns exempel på att ympning med AMS har reducerat angrepp av patogener som till exempel *Rhizoctonia solani*, *Phytophthora infestans* och *Fusarium sambucinum*. Potatisplantor med mykorrhiza har dessutom visat reducerat angrepp av vit potatiscystnematod (*Globodera pallida*) i krukförsök.

Responser på ympning beror både på potatissorten och på vilken AMS som har använts. Mikroorganismerna som är associerade med AM-svampen kan också ha stor betydelse. Tio bakteriestammar isolerade från AMS-sporer hämmade patogenerna *Erwinia carotovora*, *Phytophthora infestans* och *Verticillium dahliae* och främjade även mykorrhizabildningen hos potatis [58].

När förekomsten av mykorrhiza har undersökts i kommersiella potatisodlingar har rotkoloniseringen ofta varit låg. I ett långliggande försök med konventionella och ekologiska växtföljder i Estland var rotkoloniseringen i potatisrötter lägre än 2 % [59]. En viktig orsak till den låga koloniseringen var troligen att P-AL värdena var relativt höga (P-AL klass IVa). Både rotkoloniseringen och jordens inokulumpotential var dock lite högre för ekologiskt än för konventionellt odlad potatis. De konventionella systemen hade generellt något högre P-AL och lägre tillförsel av organiskt material jämfört med de ekologiska. För de konventionella systemen kan även kemisk bekämpning ha bidragit till den mycket låga förekomsten av mykorrhizasymbios. Motsvarande kan användningen av höstraps som fånggröda över vintern ha reducerat inokulumpotentialen inför potatisgrödan i de ekologiska systemen. Eventuellt var även potatissorten som användes i försöket ('Reet') mindre mottaglig för mykorrhizasymbios.

Om ympning kan bidra till en snabbare etablering av mykorrhiza skulle det kunna ha en positiv effekt på fosforupptag och tillväxt tidigt under odlingssäsongen. En vanlig metod för ympning av potatis i försök är att doppa knölna i pulver eller lösning som innehåller inokulum av AMS. Flera fältstudier har visat att det finns en potential för skördeökning vid ympning.

En stor studie med över 200 fältförsök genomförd av europeiska och nordamerikanska odlare under 2011–2014 visade att ympning med AMS kan ha en skördehöjande effekt på potatis producerad med konventionella metoder [60]. Ympning av utsädet med en kommersiell mykorrhizaprodukt gav en genomsnittlig skördeökning av säljbar potatis (> 5 cm) på 3,9 ton per hektar, oberoende av år. Ökningen motsvarade nästan 10% av den totala skörden. Ympningen var lönsam redan vid en skördeökning på 0,67 ton/ha, något som uppnåddes i närmare 80% av försöken.

Responser på ympning beror även på potatissort. Ett fältförsök med ympning av tre potatissorter med AMS utfördes på två olika platser i norra Frankrike [61]. För sorterna Écrin och Fontane hade ympade plantor en större andel knölar i storleken 35–50 mm på den ena försöksplatsen. Ympade plantor av sorten Manitou visade däremot en förskjutning av storleken mot fler större knölar och gav en signifikant högre skörd med ett större ekonomiskt värde på båda försöksplatserna. Ympningen påverkade inte graden av rotkolonisering med AMS.

Yttre faktorer som plats och jordtyp kan också påverka den eventuella effekten av symbiosen på värdväxten. I ett italienskt fältförsök som utfördes på två platser ympades tre potatissorter (Mondial, Arizona, Universa) med AMS [62]. Upptaget av P, Cu, Mn och Zn i knölna ökade, men vilka ämnen som påverkades varierade både med potatissort och med plats/jordtyp.



Foto: Siri Caspersen

Vindruvor

Vin är en viktig perenn kultur i stora delar av världen. I Sverige har vinodlingen utvecklats snabbt under de senaste decennierna. Vin är en särskilt intressant gröda från ett mykorrhizaperspektiv, eftersom den vanligen odlas med begränsad tillförsel av växtnäring och vatten. Eftersom det har gjorts ett stort antal studier av samspelet mellan AMS och vin från olika delar av världen har vi valt att använda vin som exempelgröda för långa kulturer på friland.

Förekomst

Symbios med AM-svampar har påvisats i vinodlingar i olika delar av världen, i vinrötterna såväl som i rötter hos täckgrödor och ogräs. Även i Sverige har AM påvisats i vinodlingar [63]. Generellt ökar AM-koloniseringen i vinrötterna under våren och är högst under sommar och höst. Koloniseringsgraden kan dock skilja både mellan olika grundstammar och mellan olika vinsorter på samma grundstam. I en omfattande inventering av Chardonnay och Pinot Noir i vingårdar i Oregon (31 gårdar vid blomning och 21 gårdar vid mognadsstart – *veraison*) var i medel cirka 70 % av finrötternas längd koloniserad av AMS [64]. De två druvsorterna visade ingen signifikant skillnad i koloniseringsgrad.

Sammansättningen av AMS-arter i vinodling påverkas av jordtypen [65] men även av värdväxtens sort och ålder/utvecklingsstadium samt av odlingsfaktorer. Olika arter kan finnas hos vinrötterna och i vegetationen mellan raderna.

Effekter på växten

Vin har en låg rotdensitet (rotlängd per volym) i jorden och relativt tjocka finrötter. Högre tillväxt och fosforupptag har observerats i både kruk- och fältförsök med fosforfattig jord där vinplantorna har ympats med AMS. Det finns även exempel på ökat upptag av andra ämnen så som Zn, Cu, och K. Om tillväxten ökar på grund av ökad P-status kan det i sig leda till ett större totalt upptag av andra ämnen, men även till lägre koncentration av vissa ämnen.

Vindruvor odlas med begränsad bevattning för att reglera den vegetativa tillväxten. Plantor med mykorrhiza har ofta visat en bättre torktolerans och även högre fotosyntes under torkstress jämfört med plantor utan symbiosen. En bättre vattenstatus kan även vara anledning till att plantor med AM har klarat utplantering bättre än plantor utan [66].

Även för vin finns exempel på försök där AM har haft en skyddande effekt mot patogener, till exempel mot honungs-kivling (*Armillaria mellea*) och *Fusarium*-vissnesjuka (*F.*

oxysporum f.sp. *herbemontis*). I ett krukförsök i växthus med vinplantor av sorterna Pinot Noir, Chasselas, Divico, alla ympade på samma grundstam, rapporterades mer av försvarsämnen resveratrol, viniferin och pterostilben som respons på bladinfektion med mjöldagg (*Plasmopara viticola*) och gråmögel (*Botrytis cinerea*) för plantor med mykorrhiza [67]. Även andra studier har visat ökat innehåll av bioaktiva ämnen som resveratrol, flavonoler och antocyaniner i vinblad hos växter med AM, något som även gör symbiosen intressant med tanke på druvkvalitet [68].



Foto: Siri Caspersen

Påverkan av odlingsfaktorer på AM hos vin

Mykorrhiza kan ha bildats i rötterna på vinplantor som dragits upp i markjord, medan låg eller ingen förekomst av AM kan förväntas på plantor som enbart odlats i torv- eller kompostbaserade substrat där ingen markjord har tillsatts. Eventuell ympning kan göras under uppdragningen av vinplantorna, alternativt i samband med plantering. Det finns även exempel på att inokulum har tillförts till etablerade vinplantor med bevattningen. Både för en etablerad vinodling och vid nyplantering kan det vara en bra strategi att främja symbiosen genom valet av odlingsåtgärder.

Begränsad fosforgödsling och bevattning är faktorer som kan främja symbiosen. I den stora kartläggningen av vingårdar i Oregon reducerade tillförsel av lättlösliga fosforgödselmedel mängden arbuskler i rötterna vid veraison [64]. Vid blomningen var andelen arbuskler i rötterna negativt korrelerade med bladkoncentrationerna av P och N, men visade ett positivt samband med jordens pH. Vid veraison var sambandet även negativt mellan koloniseringsgraden och markens vattenhalt. Författarna rekommenderade kalkning vid pH lägre än 5,5.

Reducerad jordbearbetning och användning av täckgrödor kan främja förekomsten av AMS. I en fältstudie i Tyskland var antalet och diversiteten av AMS i jorden lägre på en vingård med konventionell jordbearbetning flera gånger om året samt organisk gödsling än på en vingård med permanent vegetation dominerad av engelskt rajgräs (*Lolium perenne*) mellan raderna samt mineralgödsling [69]. I kartläggningen av vingårdar i Oregon såg man att jordbearbetning i raderna ledde till lägre AM-kolonisering vid blomning [64].

I en österrikisk försöksodling hade dock användning av herbicider en större negativ effekt än mekanisk ogräs-

bekämpning. Bekämpning i raderna jämfördes för tre herbicider applicerade med ryggspruta; flazasulfuron, glufosinat, glyfosat, samt mekanisk bekämpning med ogräshacka [39]. Herbiciderna reducerade AM-koloniseringen med i genomsnitt 53 % jämfört med mekanisk bekämpning.

Många vinodlingar har höga halter av koppar (Cu) i jorden. Rotkoloniseringen med AM är relativt tolerant mot kopparbaserade produkter och symbiosen kan även skydda värdväxten mot toxicitet i kopparkontaminerad jord [31].

Även för vin kan alltså reducerad jordbearbetning och begränsad användning av kemisk bekämpning och fosforgödselmedel främja mykorrhizasymbiosen. Odling av täckgrödor bidrar till att underhålla populationerna av AMS i jorden. Inför etablering av en ny vinodling kan det vara en fördel att använda en mykorrhhiabildande förfrukt.

För mer information om mykorrhiza i vinodling hänvisar vi läsaren till Sjöberg (2019) [70].



Foto: Knut-Håkan Jeppsson

Referenser

- [1] Cheng X, Euliss A, Baumgartner K 2008 Nitrogen capture by grapevine roots and arbuscular mycorrhizal fungi from legume cover-crop residues under low rates of mineral fertilization. *Biology and Fertility of Soils* 44, 965–973.
- [2] Bødker L, Kjølner R, Kristensen K, Rosendahl S 2002 Interactions between indigenous arbuscular mycorrhizal fungi and *Aphanomyces euteiches* in field-grown pea. *Mycorrhiza* 12, 7–12.
- [3] Thompson JP, Wildermuth GB 1989 Colonization of crop and pasture species with vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi and a negative correlation with root infection by *Bipolaris sorokiniana*. *Canadian Journal of Botany* 67, 687–693.
- [4] Alaux P-L, César V, Naveau D, Cranenbrouck S, Declercq S 2018 Impact of *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 on disease symptoms caused by *Phytophthora infestans* in potato grown under field conditions. *Crop Protection* 107, 26–33.
- [5] Deja-Sikora E, Werner K, Hryniewicz K 2023 AMF species do matter: *Rhizophagus irregularis* and *Funnelformis mosseae* affect healthy and PVY-infected *Solanum tuberosum* L. in a different way. *Frontiers in Microbiology* 14, 1127278.
- [6] Gough EC, Owen KJ, Zwart RS, Thompson JP 2020 A systematic review of the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on root-lesion nematodes, *Pratylenchus* spp. *Frontiers in Plant Science* 11, 923.
- [7] Vos C, Claerhout S, Mkandawire R, Panis B, De Waele D, Elsen A 2012 Arbuscular mycorrhizal fungi reduce root-knot nematode penetration through altered root exudation of their host. *Plant and Soil* 354, 335–345.
- [8] Deliopoulos T, Devine KJ, Haydock PPJ, Jones PW 2007 Studies on the effect of mycorrhization of potato roots on the hatching activity of potato leachate towards the potato cyst nematodes, *Globodera pallida* and *G. rostochiensis*. *Nematology* 9, 719–729.
- [9] Albornoz F, Ryan MH, Bending GD, Hilton S, Dickie IA, Gleeson DB, Standish RJ 2022 Agricultural land-use favours Mucoromycotinian, but not Glomeromycotinian, arbuscular mycorrhizal fungi across ten biomes. *New Phytologist* 233, 1369–1382.
- [10] Edlinger A, Garland G, Hartman K, Banerjee S, Degrune F, Garcia-Palacios P, Hallin S, Valzano-Held A, Herzog C, Jansa J, Kost E, Maestre FT, Pescador DS, Philippot L, Rillig MC, Romdhane S, Saghai A, Spor A, Frossard E, van der Heijden MGA 2022 Agricultural management and pesticide use reduce the functioning of beneficial plant symbionts. *Nature Ecology & Evolution* 6, 1145–1154.
- [11] Liu C, Ravnskov S, Liu F, Rubæk G, Andersen MN 2018 Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate abiotic stresses in potato plants caused by low phosphorus and deficit irrigation/partial root-zone drying. *The Journal of Agricultural Science* 156, 46–58.
- [12] Karasawa T, Takebe M 2012 Temporal or spatial arrangements of cover crops to promote arbuscular mycorrhizal colonization and P uptake of upland crops grown after nonmycorrhizal crops. *Plant and Soil* 353, 355–366.
- [13] Matsumara A, Horii S, Ishii T 2007 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and intercropping with Bahiagrass on growth and anti-oxidative enzyme activity of radish. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 76, 224–229.
- [14] Tong Y, Gabriel-Neumann E, Krumbein A, Ngwene B, George E, Schreiner M 2015 Interactive effects of arbuscular mycorrhizal fungi and intercropping with sesame (*Sesamum indicum*) on the glucosinolate profile in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*). *Environmental and Experimental Botany* 109, 288–295.
- [15] Bednar Z, Vaupel A, Blümel S, Herwig N, Hommel B, Haberlah-Korr V, Beule L 2023 Earthworm and soil microbial communities in flower strip mixtures. *Plant and Soil* 492, 209–227.
- [16] Ingrassia R, Amato G, Frenda AS, Giambalvo D 2019 Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake, N₂ fixation, N transfer, and growth in a wheat/faba bean intercropping system. *PLoS ONE* 14, e0213672.
- [17] Bahadur A, Jin Z, Long X, Jiang S, Zhang Q, Pan J, Liu Y, Feng G 2019 Arbuscular mycorrhizal fungi alter plant interspecific interaction under nitrogen fertilization. *European Journal of Soil Biology* 93, 103094.
- [18] Bowles TM, Jackson LE, Loeher M, Cavagnaro TR 2016 Ecological intensification and arbuscular mycorrhizas: a meta-analysis of tillage and cover crop effects. *Journal of Applied Ecology* 54, 1785–1793.
- [19] Njeru EM, Avio L, Bocci G, Sbrana C, Turrini A, Bàrberi P, Giovannetti M, Oehl F 2015 Contrasting effects of cover crops on 'hot spot' arbuscular mycorrhizal fungal communities in organic tomato. *Biology and Fertility of Soils* 51, 151–166.
- [20] Njeru EM, Avio L, Sbrana C, Turrini A, Bocci G, Bàrberi P, Giovannetti M 2013 First evidence for a major cover crop effect on arbuscular mycorrhizal fungi and organic maize growth. *Agronomy and Sustainable Development* 34, 841–848.
- [21] Pellerin S, Mollier A, Morel C, Planchette C 2007 Effect of incorporation of *Brassica napus* L. residues in soils on mycorrhizal fungus colonisation of roots and phosphorus uptake by maize (*Zea mays* L.). *European Journal of Agronomy* 26, 113–120.
- [22] White CM, Weil RR 2010 Forage radish and cereal rye cover crop effects on mycorrhizal fungus colonization of maize roots. *Plant and Soil* 328, 507–521.

- [23] Lehman RM, Taheri WI, Osborne SL, Buyer JS, Douds Jr DD 2012 Fall cover cropping can increase arbuscular mycorrhizae in soils supporting intensive agricultural production. *Applied Soil Ecology* 61, 300–304.
- [24] Hydbom S, Olsson PA 2021 Biochemical signatures reveal positive effects of conservation tillage on arbuscular mycorrhizal fungi but not on saprotrophic fungi and bacteria. *Applied Soil Ecology* 157, 103765.
- [25] Soonvald L, Loit K, Runno-Paurson E, Astover A, Tedersoo L 2020 Characterising the effect of crop species and fertilisation treatment on root fungal communities. *Scientific Reports* 10, 18741.
- [26] Cavagnaro TR 2015 Biologically regulated nutrient supply systems: compost and arbuscular mycorrhizas - a review. *Advances in Agronomy* 129, 293–321.
- [27] Mackay J, Cavagnaro T, Müller Stöver D, Macdonald L, Grønlund M, Jakobsen I 2017 A key role for arbuscular mycorrhiza in plant acquisition of P from sewage sludge recycled to soil. *Soil Biology and Biochemistry* 115, 11–20.
- [28] Ngo HTT, Watts-Williams SJ, Cavagnaro TR 2021 Mycorrhizal growth and phosphorus responses of tomato differ with source but not application rate of phosphorus fertilisers. *Applied Soil Ecology* 166, 104089.
- [29] Mhlanga B, Ercoli L, Piazza G, Thierfelder C, Pellegrino E 2022 Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising off-season and in-season weeds and their relationship with maize yield under conservation agriculture. *Biology and Fertility of Soils* 58, 917–935.
- [30] Fabó K-J 2018 Recirkulering av restprodukter och gynande av arbuskulär mykorrhiza. Institutionen för biosystem och teknologi, Sveriges Lantbruksuniversitet.
- [31] Hage-Ahmed K, Rosner K, Steinkellner S 2019 Arbuscular mycorrhizal fungi and their response to pesticides. *Pest Management Science* 7, 583–590.
- [32] Buysens C, Dupré de Boulois H, Declerck S 2015 Do fungicides used to control *Rhizoctonia solani* impact the non-target arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*? *Mycorrhiza* 25, 277–288.
- [33] Jin H, Germida JJ, Walley FL 2013 Suppressive effects of seed-applied fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) differ with fungicide mode of action and AMF species. *Applied Soil Ecology* 72, 22–30.
- [34] Hernández-Dorrego A, Mestre Parés J 2010 Evaluation of some fungicides on mycorrhizal symbiosis between two *Glomus* species from commercial inocula and *Allium porrum* L. seedlings. *Spanish Journal of Agricultural Research* 8, S43–S50.
- [35] Schalamuk S, Velazquez S, Simón MR, Cabello M 2014 Effect of Septoria leaf blotch and its control with commercial fungicides, on arbuscular-mycorrhizal-fungal colonization, spore numbers, and morphotype diversity. *Journal of Plant Protection* 54, 9–14.
- [36] Sheng M, Hamel C, Fernandez MR 2012 Cropping practices modulate the impact of glyphosate on arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere bacteria in agroecosystems of the semiarid prairie. *Canadian Journal of Microbiology* 58, 990–1001.
- [37] Helander M, Saloniemi I, Omacini M, Druille M, Salminen J-P, Saikkonen 2018 Glyphosate decreases mycorrhizal colonization and affects plant-soil feedback. *Science of the Total Environment* 642, 285–291.
- [38] Liu S, Vasar M, Öpik M, Koorem K 2023 Disturbance induces similar shifts in arbuscular mycorrhizal fungal communities from grassland and arable field soils. *Mycorrhiza* 33, 153–164.
- [39] Lekberg Y, Wagner V, Rummel A, McLeod M, Ramsey PW 2017 Strong indirect herbicide effects on mycorrhizal associations through plant community shifts and secondary invasions. *Ecological Applications* 27, 2359–2368.
- [40] Zaller JG, Cantelmo C, Dos Santos G, Muther S, Gruber S, Pallua P, Mandl K, Friedrich B, Hofstetter I, Schmuckenschlager B, Faber F 2018 Herbicides in vineyards reduce grapevine root mycorrhization and alter soil microorganisms and the nutrient composition in grapevine roots, leaves, xylem sap and grape juice. *Environmental Science and Pollution Research* 25, 23215–23226.
- [41] Ipsilantis I, Samourelis C, Karpouzias DG 2012 The impact of biological pesticides on arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 45, 147–155.
- [42] Koron D, Sonjak S, Regvar M 2014 Effects of non-chemical soil funigant treatments on root colonisation with arbuscular mycorrhizal fungi and strawberry fruit production. *Crop Protection* 55, 35–41.
- [43] Dantas LVD, Silva EN, da Silva DKA, Beckmann-Cavalcante MZ, Yano-Melo AM 2023 Impact of long-term application of paclobutrazol in communities of arbuscular mycorrhizal fungi and their efficiency in the development of *Helianthus annuus* L. *Applied Soil Ecology* 191, 105029.
- [44] Riedo J, Wettstein FE, Rösch A, Herzog C, Banerjee S, Büchi L, Charles R, Wächter D, Martin-Laurent F, Bucheli TD, Walder F, van der Heijden MGA 2021 Widespread occurrence of pesticides in organically managed agricultural soils—the ghost of a conventional agricultural past? *Environmental Science & Technology* 55, 2919–2928.
- [45] Basiru S, Hijri M 2022 The potential applications of commercial arbuscular mycorrhizal fungal inoculants and their ecological consequences. *Microorganisms* 10, 1897.
- [46] Vahter T, Lillipuu EM, Oja J, Vasar M, Hiiesalu I 2023 Do commercial arbuscular mycorrhizal inoculants contain the species that they claim? *Mycorrhiza* 33, 211–220.

- [47] Salomon MJ, Demarmels R, Watts-Williams SJ, McLaughlin MJ, Kafle A, Ketelsen C, Soupir A, Bücking H, Cavnarano TR, van der Heijden MGA 2022 Global evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inoculants under greenhouse and field conditions. *Applied Soil Ecology* 169, 104225.
- [48] Sasa M, Zahka G, Jakobsen I 1987 The effect of pretransplant inoculation with VA mycorrhizal fungi on the subsequent growth of leeks in the field. *Plant and Soil* 97, 279–283.
- [49] Vosátka, M 1995 Influence of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and mycorrhizal infection of transplanted onion. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 53, 151–159.
- [50] Sorensen JN, Larsen J, Jakobsen I 2008 Pre-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases early nutrient concentration and growth of field-grown leeks under high productivity conditions. *Plant and Soil* 307, 135–147.
- [51] Tawarayama K, Hirose R, Wagatsuma T 2012 Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi can substantially reduce phosphate fertilizer application to *Allium fistulosum* L. and achieve marketable yield under field condition. *Biology and Fertility of Soils* 48, 839–843.
- [52] Linderman RG, Davis EA 2004 Evaluation of commercial inorganic and organic fertilizer effects on arbuscular mycorrhizae formed by *Glomus intraradices*. *HortTechnology* 14, 196–202.
- [53] Kahiluoto H, Vestberg M 1998 The effect of arbuscular mycorrhiza on biomass production and phosphorus uptake from sparingly soluble sources by leek (*Allium porrum* L.) in Finnish field soils. *Biological Agriculture & Horticulture* 16, 65–85.
- [54] Bolandnazar S 2009 The effect of mycorrhizal fungi on onion (*Allium cepa* L.) growth and yield under three irrigation intervals at field condition. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 7, 360–362.
- [55] Golubkina N, Amagova Z, Matsadze V, Zamana S, Tallarita A, Caruso G 2020 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on yield, biochemical characteristics, and elemental composition of garlic and onion under selenium supply. *Plants* 9, 84.
- [56] El-Sherbeny TMS, Mousa AM, El-Sayed ER 2022 Use of mycorrhizal fungi and phosphorus fertilization to improve the yield of onion (*Allium cepa* L.) plant. *Saudi Journal of Biological Sciences* 29, 331–338.
- [57] Al-Karaki GN 2002 Field response of garlic inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi to phosphorus fertilization. *Journal of Plant Nutrition* 25, 747–756.
- [58] Bharadawaj DP, Lundquist P-O, Alström S 2008 Arbuscular mycorrhizal fungal spore-associated bacteria affect mycorrhizal colonization, plant growth and potato pathogens. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2494–2501.
- [59] Loit K, Soonvald L, Kukk M, Astover A, Runno-Paurson E, Kaart T, Öpik M 2018 The indigenous arbuscular mycorrhizal fungal colonisation potential in potato roots is affected by agricultural treatments. *Agronomy Research* 16, 510–522.
- [60] Hijri M 2016 Analysis of a large dataset of mycorrhiza inoculation field trials on potato shows highly significant increases in yield. *Mycorrhiza* 26, 209–214.
- [61] Boussageon R, van Tuinen D, Lapadatescu C, Trépanier M, Vermersch E, Wipf D, Courty P-E 2023 Effects of field inoculation of potato tubers with the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198 are cultivar dependent. *Symbiosis* 89, 213–226.
- [62] Lombardo S, Scavo A, Abbate C, Pandino G, Parisi B, Mauromicale G 2021 Mycorrhizal inoculation improves mineral content of organic potatoes grown under calcareous soil. *Agriculture* 11, 333.
- [63] Sjöstrand M 2015 Arbuscular mycorrhiza symbiosis i svenska vingårdar. Geovetarcentrum, Göteborgs Universitet.
- [64] Schreiner RP, Linderman RG 2005 Mycorrhizal colonization in dryland vineyards of the Willamette Valley, Oregon. *Small Fruits Review* 4, 41–55.
- [65] Balestrini R, Magurno F, Walker C, Lumini E, Bianciotto V 2010 Cohorts of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in *Vitis vinifera* a typical Mediterranean fruit crop. *Environmental Microbiology* 2, 594–604.
- [66] van Rooyen M, Valentine A, Archer EA 2004 Arbuscular mycorrhizal colonisation modifies the water relations of young transplanted grapevines (*Vitis*). *South African Journal of Enology and Viticulture* 25, 37–42.
- [67] Bruissson S, Maillot P, Schellenbaum P, Walter B, Gindro K, Deglène-Benbrahim L 2016 Arbuscular mycorrhizal symbiosis stimulates key genes of the phenylpropanoid biosynthesis and stilbenoid production in grapevine leaves in response to downy mildew and grey mould infection. *Phytochemistry* 131, 92–99.
- [68] Torres N, Antolin MC, Goicoechea N 2018 Arbuscular mycorrhizal symbiosis as a promising resource for improving berry quality in grapevines under changing environments. *Frontiers in Plant Science* 9, 897.
- [69] Oehl F, Koch B 2018 Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in no-till and conventionally tilled vineyards. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 91, 56–60.
- [70] Sjöberg M 2019 Nyttan av arbuskulär mykorrhiza i svensk vinodling. Institutionen för Biostem och Teknologi, Sveriges Lantbruksuniversitet.

