



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för landskapsarkitektur, trädgårds-
och växtproduktionsvetenskap

Odlingssubstrat för vednedbrytande matsvampar

– Hur ostronskivlingens och shiitakens substratpreferenser påverkar vilka organiska restprodukter som är lämpliga för substrattillverkning

The growing substrate of wood-decaying culinary mushrooms

– How substrate preferences of oyster mushroom and shiitake influences which organic waste products that are suitable for substrate manufacturing

Simon Hannus



Odlingssubstrat för vednedbrytande matsvampar

– Hur ostronskivlingens och shiitakens substratpreferenser påverkar vilka organiska restprodukter som lämpas för substrattillverkning

The growing substrate of wood-decaying culinary mushrooms

– How the substrate preferences of oyster mushroom and shiitake influences which organic waste products are suitable for substrate manufacturing

Simon Hannus

Handledare: Helena Karlén, SLU, Institutionen för biosystem och teknologi

Examinator: Malin Hultberg, SLU, Institutionen för biosystem och teknologi

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: G2E

Kurstitel: Kandidatarbete i biologi

Kurskod: EX0493

Program/utbildning: Hortonom

Utgivningsort: Alnarp

Utgivningsår: 2017

Omslagsbild: *Pleurotus ostreatus* i Lund, Simon Hannus

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: *Lentinula*, *Pleurotus*, svamp, lignocellulosa, restprodukter, odlingssubstrat, enzymer, substrattillverkning, saprotrof

Sammanfattning

Sedan tidigt 2000-tal har den globala produktionen för matsvamp varit under stor tillväxt för att förse en växande marknad, vilket har bidragit till att vednedbrytande matsvampar som ostronskivling och shiitake har börjat få allt större erkännande i västvärlden, där champinjon fortfarande dominerar. För inhemsk produktion av matsvamp är svenska svampodlare till stor del beroende av import av odlingssubstrat, vilket är märkligt då förutsättningarna för dess tillverkning även bör finnas i Sverige. I denna litteraturstudie undersöktes vad som ligger bakom de vednedbrytande matsvamparna ostronskivling och shiitakes preferenser av odlingssubstrat och vad som utgör ett lämpligt substrat av organiska restprodukter.

Dessa svampar är beroende av en repertoar av vednedbrytande enzymer för att kunna bryta ner och absorbera näring och energi ur det de växer på, vilket påverkar vilket substrat svampen föredrar för att kunna växa och producera fruktkroppar. Ostronskivlingen är en generalistisk svamp vars enzymproduktion tillåter effektivt tillgodogörande av en mängd olika vedartade material, medan shiitake inte har samma nerbrytande förmåga. Detta kan förklaras av att den inte är lika enzymatiskt kompetent som ostronskivlingen p.g.a. färre lignolytiska enzymer.

Medan vednedbrytande svampar naturligt växer i ved från träd kan ett tillverkat odlingssubstrat förbättra produktiviteten vid svampodling. Det krävs dock att det tillräckligt efterliknar sammansättningen av substratet som svampen evolutionärt är anpassad till. Detta inkluderar egenskaper som näringsinnehåll, men kemiska-, såväl som fysikaliska- och biologiska faktorer spelar också in.

Svenskt lant- och skogsbruk med binärningar genererar stora volymer restprodukter som kan anses lämpliga för svampodling och skulle kunna användas för att tillverka odlingssubstrat. Svampens interaktion med substratet är komplext och svårtolkat. För att då fullständigt kunna utvärdera restprodukternas lämplighet kommer praktiska odlingsförsök och matchning med rätt svampart och kulturstram krävas. Infrastrukturella förutsättningar och logistiska lösningar fordras också för att substrattillverkning ska bli ekonomisk. Men skulle det visa sig lönsamt finns potential att mångdubbla den svenska produktionen av vednedbrytande matsvampar genom användning av inhemska restprodukter som annars hade använts för andra syften, så som uppvärmning.

Abstract

Since the early 00s there's been a substantial growth in the global production of culinary mushrooms. This growth in industry has contributed the increasing popularity of wood-decaying culinary mushrooms, such as the oyster- and shiitake mushroom, on the western market, where the button mushroom still has a significant stronghold. The domestic cultivation of mushrooms in Sweden is largely dependent on substrate imported from manufacturers in other European countries, which is fairly odd as the conditions for substrate manufacturing should present in Sweden as well. This literature study served to explore the basis of the substrate preferences of the wood-decaying oyster- and shiitake mushroom, and what could constitute a suitable substrate from organic residues for growing these.

These mushrooms relies on an array of wood-decaying enzymes in order to break down its substrate for nutrients and energy, which in turn affects what sort of substrate is needed for growth and production of fruiting bodies. The oyster mushroom can be considered as a generalist whose enzyme production allows for efficient degradation and bioconversion of a plethora of ligneous materials, while shiitake isn't as proficient. This can be explained by it not being as enzymatically competent and having fewer lignolytic enzymes than the oyster mushroom.

Wood-decaying mushrooms grows naturally on dead wood, however a manufactured composite substrate can provide a superior yield. It is however necessary for it to be adequately similar to the native substrate, to which the mushroom has been adapted to through evolution. This also encompasses nutritional-, chemical as well as physical and biological factors.

The Swedish agricultural- and forestry industry, along with respective subsidiary industries generates large quantities of organic residues that could be used for the manufacturing of mushroom substrate. The mushroom-substrate interaction is complex and not easily deciphered. So in order to fully assess the suitability of these residues for mushroom cultivation, growing trials has to be performed, with accompanying evaluation of mushroom species and strain. Infrastructural and logistical conditions must also be met in order for the domestic substrate manufacturing to be economically feasible. But if it would show to be profitable, there is opportunity to significantly increase the Swedish production of wood-decaying culinary mushrooms by using domestically sourced organic residues that otherwise would've been used for various forms of energy production.

Innehåll

| | |
|--|----|
| 1. Introduktion..... | 1 |
| 1.1. Bakgrund..... | 2 |
| Matsvampar | 2 |
| <i>Historia</i> | 2 |
| <i>Marknad</i> | 3 |
| <i>Odling</i> | 4 |
| <i>Svampar och det organiska kretsloppet</i> | 6 |
| Problembild och frågeställning | 6 |
| <i>Avgränsning</i> | 7 |
| 2. Material & metod | 7 |
| 3. Resultat..... | 8 |
| 3.1. Svampars ekologi..... | 8 |
| 3.2. Vednedbrytande svampars metabolism..... | 10 |
| Kol..... | 11 |
| Kväve | 11 |
| 3.3. Interaktioner med vedanatomi | 12 |
| 3.4. Vednedbrytande matsvampar | 12 |
| Ostronskivling, <i>Pleurotus ostreatus</i> | 12 |
| <i>Naturligt habitat</i> | 12 |
| <i>Odlingssubstrat</i> | 13 |
| Shiitake, <i>Lentinula edodes</i> | 14 |
| <i>Naturligt habitat</i> | 14 |
| <i>Odlingssubstrat</i> | 14 |
| 3.5. Enzymer och dess substrat | 15 |
| Cellulosa | 16 |
| Hemicellulosa..... | 17 |
| Lignin..... | 17 |
| 3.6. Vednedbrytande matsvampars enzymdynamik..... | 18 |
| 3.7. Odlingssubstratet - sekundära faktorer..... | 19 |
| pH..... | 19 |
| Porositet, struktur och vattentillgång..... | 19 |
| Biologisk kontaminering..... | 20 |

| | |
|---|----|
| Kemisk kontaminering av tungmetaller | 21 |
| 3.8. Industrier med relevanta organiska restprodukter | 21 |
| Jordbruk | 22 |
| <i>Halm</i> | 22 |
| <i>Betfiber</i> | 22 |
| Skog..... | 22 |
| <i>Trä</i> | 22 |
| <i>Fiberslam</i> | 23 |
| Livsmedel..... | 24 |
| <i>Öl- och sprittillverkning</i> | 24 |
| <i>Matkompost</i> | 24 |
| Övrigt..... | 24 |
| <i>Returpapper och -kartong</i> | 24 |
| 4. Diskussion..... | 25 |
| 5. Referenser | 32 |

1. Introduktion

Svamp har nyttjats av människor i tusentals år för allehanda ändamål, exempelvis som medicin och för religiösa syften, men inte minst som föda. Dess roll som föda har vuxit under de senare århundradena allt eftersom kunskapen om hur något som tidigare exklusivt har plockats i dess naturliga habitat istället kan odlas under kontrollerade former för att förutsägbart producera livsmedel.

Champinjon har idag en global särställning som en av de dominerande matsvamparna, inte minst i Europa där man kan konstatera att dess marknad idag är relativt mättad. För att utveckla marknaden för denna livsmedelskategori är ett av alternativen att öka produktutbudet i form av nya, "exotiska" svampsorter. Världsproduktionen av svampsorter som shiitake och ostronskivling är volymmässigt jämförbar med den av champinjoner, men har förblivit marginell på hemmaplan (Hansson & Hansson, 2014; Royse, 2014). Konsumentvanor är en stor orsak till detta, men för att landsera dessa exotiska svampar och på allvar kunna utmana champinjoner med en liknande, men distinkt produkt krävs innovation på alla fronter, samt rationalisering av produktion och logistik för att få ner kostnaderna och någorlunda matcha champinjoner i pris (Oei, 2005).

Det primära steget för att uppnå detta är att säkra ett tillförlitligt tillvägagångssätt för att tillverka det substrat som svampen ifråga ska odlas på, d.v.s. det som svampen hämtar näring och energi ur för att växa. Dessa exotiska svampar är ekologiskt nischade som vednedbrytare och fordrar inte lika nedbrutet substrat som champinjon, som är en s.k. "kompostsvamp". Globala geografiska skillnader i tillgängligt vedartat material och odlingspraxis har sannolikt bidragit till att standardiserade, industriövergripande processer för substrattillverkning ej hittills har kunnat utvecklas (Oei, 2005). Givet detta är ett lands potential som storskalig producent av exotisk matsvamp än så länge beroende av de lokalt förekommande organiska materialen som det går att tillverka ett tillfredsställande odlingssubstrat av.

För den svenska produktionen av ostronskivling och shiitake importeras fortfarande stor del av det odlingssubstrat som används (Hansson & Hansson, 2014). I strävan att slippa importera odlingssubstrat och minska miljöåverkan genom kortare transporter och förbättrad värderaffinering av biologiska restprodukter, finns där anledning att

undersöka hur självförsörjandegraden av basmaterial för odlingssubstrattillverkning kan förbättras och därmed stärka den inhemska marknaden för dessa exotiska matsvampar.

1.1. Bakgrund

För att få förståelse för om det är möjligt att öka den inhemska produktionen av odlingssubstrat för matsvamp krävs kunskap om hur marknaden ser ut idag, hur vednedbrytande matsvampar odlas, samt ett historiskt perspektiv.

Matsvampar

I dagsläget finns ca 100 000 vetenskapligt beskrivna svamparter, men uppskattningar visar på att det kan finnas så många som 1,5 miljoner arter (Hawksworth, 2001). Av dessa odlas ca 100 svamparter för konsumtion, varav endast 10-talet odlas i stor skala (Stamets, 2000). Trots att svamp har figurerat som mat och medicin ända sedan förhistorisk tid och odlats i århundraden är det först under de senaste hundra åren som de fått sitt globala genomslag i produktion och som ordinärt livsmedel (Boa, 2004; Chang & Miles, 2004).

Svamp har ofta haft en särpräglad roll från vanlig föda i de kulturer som under historien har anammat den, mycket på grund av dess kryptiska levnadssätt som gäckat tidens förståelse för naturliga skeenden och därmed blivit tillskriven en mystisk karaktär. Därför har svamp beskrivits som "gudars föda", ämnat för den sociala eliten samt nyttjats i religiösa ritualer (Chang & Miles, 2004).

I matlagning uppskattas svamp för sina utmärkta kulinariska kvalitéer, exempelvis smaken, där tonerna av umami är ett signum; dessutom har den en konsistens som är svår att hitta hos andra livsmedel. Som mat har den ett lågt energiinnehåll, men utgör ändå ett potentiellt utmärkt tillskott till övrig kost genom sitt höga innehåll av viktiga näringsämnen som essentiella aminosyror, vitaminer och mineraler (Chang & Miles, 2004). Proteininnehållet ligger inte helt i paritet med kött, men på torrviktsbasis är det jämförbart med det hos andra animalieprodukter samt baljväxter.

Historia

Den kinesiska civilisationens tradition för byråkrati och dokumentation har bidragit till att det tidigaste beviset för svampodling kommer från just Kina, där judasöra *Auricularia*

auricula-judae beskrevs att avsiktligt odlas under Tangdynastin (618-907 e.Kr.), på klitäckta stockar som i sin tur täcktes med halm (Chang, 1977). Kina var troligen också först med att odla shiitake *Lentinula eudodes*, som då odlades på upphuggna trädstockar vid fuktiga bergssluttningar. Den kinesiska metoden spreds till Japan, som ända fram till sent 1900-tal höll tronen som världsledande producent av shiitake (Chang & Miles, 2004). Det var under 80-talet som innovationer skedde i den kinesiska odlingen av shiitake, i form av bl.a. tillverkat substrat som effektiviserade produktionen betydligt och Kina kunde återta positionen som ledande producent av svampen (Royse, 2014).

I väst var det Frankrike som agerade pionjär inom svampodlingen. Den vanliga champinjonen började odlas där under 1700-talet i komposterat hästgödsel, i underjordiska utrymmen som höll lagom fuktighet (Chang & Miles, 2004). Champinjonen har sedan dess varit den dominerande matsvampen i produktion i Europa och övriga västvärlden. Men sedan 70-talet och de odlingstekniska framsteg som gjordes i Ostasien gällande vednedbrytande matsvampar har mer exotiska sorter gjort intåg på den västerländska marknaden, där främst ostronskivlingen och shiitake varit framträdande (Royse, 2014).

Marknad

Den internationella marknaden för svamp har varit under kraftig tillväxt senaste decennierna tack vare odlingsinnovationer; sedan 1978 har den årliga produktionen ökat från 1 miljon ton till över 27 miljoner ton (Royse, 2014). Den globala populariteten har också ökat, då världskonsumtionen under 2000-talet stigit med drygt 300 % per capita. Av den globala svampproduktionen står dock endast 5 släkten för en klar majoritet av marknaden, då 85 % av all producerad svamp hör till dessa: *Agaricus*, *Pleurotus*, *Lentinula*, *Auricularia* samt *Flammulina*. Även i Europa har marknaden för dessa svampar vuxit markant de senaste decennierna och fortsätter öka; bara mellan 1997 och 2010 ökade den europeiska produktionen av ostronskivling med 400 %.

I jämförelse med Kina är den europeiska tillväxten och dess marknad marginell. Under samma period ökade Kinas produktion av ostronskivling med 600 %, dessutom uppskattas Kina producera 85 % och 90 % av världens ostronskivling respektive shiitake (Royse, 2014). Denna dominerande ställning går att härleda till Kinas starka svamptraditioner, men också de kinesiska myndigheternas rekommendationer till landets jordbrukare att ställa om till högkapitalsgrödor, som svamp, kan antas ligga

bakom de senaste årens markanta ökning. Omställningen har också lett till att många bondesamhällen har lyfts från fattigdom (Zhang *et al.*, 2014; McCarty *et al.*, 2010).

I Sverige dominerar fortfarande champinjon matsvampsmarknaden, där den inhemskt producerade står för 15 %, motsvarande 1200 ton/år (Hansson & Hansson, 2014). Medan denna marknad kan ses som mättad finns det bättre möjligheter för svenska aktörer att rikta sig in på dagens nischmarknader vad det gäller matsvamp. Dessa nischmarknader har goda möjligheter för utveckling där ett viktigt steg är information och marknadsföring för att öka kunskapen om svamparna (Richardsson, 2014). Beprövade matsvampar som än produceras i liten skala i Sverige och har potential för detta är just ostronskivling och shiitake, och varje år produceras ca 100- respektive 10 ton av dessa svampsorter (Hansson & Hansson, 2014).

Odling

Modern odling av vednedbrytande matsvamp utgår från tillverkat odlingssubstrat till skillnad från tidiga odlingsformer, där man mer förlitade sig på manipulering av svampens naturliga substrat, ex. stockodling för shiitake. Dessa odlingsformer utövas fortfarande i delar av världen, men är för arbetsintensiva och långsamma för att ha ekonomisk potential i en välutvecklad ekonomi (Stamets, 2000). Odlingssubstratets roll är att förse den odlade svampen med energi och nödvändiga byggstenar för dess tillväxt, samtidigt som det i viss mån bör efterlikna svampens naturliga substratum; detta är för att facilitera naturlig morfogenes och produktion av fruktkroppar. För att uppnå skörd är det alltså inte nödvändigt att utgå från materialet som svampen vanligtvis växer på, utan så länge aktuellt odlingssubstrat tillräckligt efterliknar förlagan i kemisk- och fysikalisk sammansättning kan svampen bryta ned de organiska beståndsdelarna och tillgodogöra sig dessa (Stamets, 2000).

Typisk odling av vednedbrytande matsvamp kan sammanfattas enligt: Ett odlingssubstrat blandas utifrån ett eller flera vedartade material och vattnas upp till en viss fuktighetsnivå. Detta fylls i påsar som förseglas och steriliseras för att döda konkurrerande svampar och mikroorganismer. När substratpåsarorna svalnat inokuleras de med en färdig mycelkultur, s.k. "spawn", som lämnas till att kolonisera hela substratvolymen. Fuktkroppsbildning induceras efter fullständig kolonisering genom förändring i temperatur och/eller gasutbyte, vanligtvis genom att avlägsna eller göra hål i påsarorna. Substratblocken hålls under denna period adekvat fuktade och vissa arter

fordrar viss mängd ljus för normal fruktkroppsbildning (Chang & Miles, 2004; Stamets, 2000).

Odlingen av exotiska matsvampar har i Sverige och övriga Europa länge varit hantverksmässig i sin relativa småskalighet och har på grund av sin marginella andel av den totala marknaden inte effektiviserats och rationaliserats i samma utsträckning som odlingen av champinjoner. För att öka exotiska matsvampars marknadsandelar krävs det allomfattande innovationer från producentsidan för att få ner produktionskostnaderna och kunna konkurrera med champinjon. För substratproduktion ur ett Europeiskt perspektiv konstaterade Oei (2005) en rad interagerande faktorer hos dess tillverkning som påverkar lönsamheten vid svampodling:

1. Substratinnehåll
2. Substratcontainer
3. Steriliseringsprotokoll
4. Spawning-metod
5. Logistik
6. Produktionsavkastning och kvalitet

Innehållet av odlingssubstratet är alltså en del i detta pussel, men för att komma upp i kvantiteter behövs också rationalisering som lätt går att skala upp utan att kostnaderna eskalerar.

Det går att bedöma ett odlingssubstrats lämplighet på olika sätt beroende på vilka kvalitéer som eftersöks (Chang & Miles, 2004). Men det vanligaste och mest talande är substratets biologiska effektivitet (BE). Det är ett kvantitativt mått på avkastning som talar om hur mycket av odlingssubstratets biomassa har omsatts till färdig svamp; det räknas som mängden färsk svamp per mängd torrs substrat och anges som en procentsats enligt:

$$BE = \frac{\text{färskvikt svamp}}{\text{torrvikt substrat}} \times 100$$

Ur ett substratblock kan upprepade skördar tas, s.k. "flushes", för att maximera svampens biokonvertering av odlingssubstratet, då räknas BE över samtliga flushes (Stamets, 2000).

Avvägning bör göras om flera flushes bör göras, då det i sammanhanget kan bli alltför tidsödande att försöka maximera totalutbytet av substratet. Tiden är alltså en faktor för lönsamheten; för ju snabbare man kan gå från kolonisering av substrat till skörd desto fler påsar med odlingssubstrat kan omsättas till svamp varje år.

Svampar och det organiska kretsloppet

De flesta svampar lever av den biomassa som växter ackumulerat genom fotosyntes, som de bryter ner då växten redan är död (Cooke & Rayner, 1984). Därför kan man hävda att svampar lever på "avfallet" som naturen genererar. De omsätter och återvinner det organiska material som ekosystemets primärproducenter gett upphov till och gör i förlängningen detta tillgängligt för övriga organismer i svampens ekosystem.

Detta har tagits fasta på i människans svampodling där svamp idag odlas på avfall från jord- och skogsbruk, men också djurhushållning; hästgödsel har gått till champinjoner, halm till ostronskivling och trä till shiitake (Stamets, 2000). Dessa och liknande material alstras som bi- och restprodukter i våra produktions- och förädlingsindustrier, men om de inte anses ha en värdeökande nytta går de oftast till energiproduktion (Avfall Sverige, 2015). Därför finns ett värde i att utvärdera dessa produkters större ekonomiska potential, vilket kan nås genom svampodling, innan de eldas och når sin entropimässiga slutdestination.

Även svampodlingssubstrat är en restprodukt som är föremål för återvinning. Exempelvis går det att återvinna "utarmat" shiitakesubstrat för tillverkning av odlingssubstrat för ostronskivling (Royse, 1992). Utarmat halmbaserat substrat kan också användas som näringsrikt djurfoder tack vare fermenteringen som ökar näringstillgängligheten (Shrivastava *et al.*, 2011). Restprodukten kan också användas för att berika odlingsjord för växtodling, samt som komponent i krukodlingssubstrat (Hålam, 2015; Stamets, 2000).

Problembild och frågeställning

Den svenska matsvampsmarknaden domineras i dagsläget av champinjon, vars inhemska produktion är beroende av import av färdigt odlingssubstrat från specialiserade tillverkare från övriga Europa (Hansson & Hansson, 2014). Trots att Sverige genererar egna organiska restprodukter från diverse industrier, som jord- och skogsbruk med respektive binäringar, så skulle svenska aktörer troligen ha svårt att konkurrera i pris med det importerade odlingssubstratet. Därför bör man utforska hur dessa restprodukter

istället skulle kunna användas för tillverkning av odlingssubstrat för mer exotiska svampsorter, som för nuvarande endast innehar en nischmarknad.

För detta hör ostronskivling (*Pleurotus ostreatus*) och shiitake (*Lentinula edodes*) till de främsta kandidaterna med potential, då de odlas vitt runtom i världen och odlingskunskapen om dem är omfattande. Men för att utveckla den inhemska produktionen av dessa svampar bör man först utröna vad som kan vara lämpligt odlingssubstrat för syftet.

För att utveckla denna kunskap försöker jag därför i den här uppsatsen besvara följande frågeställningar:

- Hur utvinnet vednedbrytande svampar organiskt bunden energi och näring?
- Vilka materialegenskaper hos organiskt material är avgörande för om det är lämpligt att använda som substrat vid odling av vednedbrytande svampar som shiitake respektive ostronskivling?
- Hur kan man bedöma lämpligheten av organiska produkter för odling av ostronskivling och shiitake?

Avgränsning

Flera interagerande faktorer spelar in när man väljer substrat för svampodling. Detta gör det hela till en väldigt komplex fråga att lösa, som också sträcker sig bortom den skäliga omfattning som förväntas av en uppsats på kandidatnivå. Därför har jag valt att undersöka saken på den basala nivå som rör själva egenskaperna av basmaterialen för odlingssubstratet, medan de genetiska-, odlingstekniska-, logistiska- och ekonomiska faktorer som spelar in i processen ej kommer få någon djupare bearbetning.

2. Material & metod

För att finna svar på frågeställningarna har jag genomfört en litteraturstudie där jag granskat facklitteratur, vetenskapliga artiklar och "grå litteratur" som konferenshandlingar och branschbroschyrer. Sökning av vetenskapliga artiklar gjordes främst via sökverktyget *Google Scholar* på grund av dess räckvidd och användarvänlighet. Litteratur som ansågs särskilt relevant var de innehållande studier av ostronskivlingars

och shiitakens enzymaktivitet, substratutnyttjande och odlingsdynamik. Dessa svampsorters globala popularitet har medfört att en mängd vetenskaplig litteratur förekommer där odlingen av dem har studerats, vilket var bidragande för ämnesvalet av denna litteraturstudie. Exempelen av restprodukter representerar vad som kan förväntas finnas i stora volymer av någorlunda jämn kvalitet i Sverige och därför vara av intresse som billigt utgångsmaterial för substratproduktion.

Fokus låg på att förstå egenskaperna hos vednedbrytande svampars förmåga att bryta ned och livnära sig på vedartad biomassa, samt vilka odlingssubstrat som har prövats med framgång och vad som karaktäriserar dessa.

Boken "*Growing Gourmet and Medicinal Mushrooms*" av den amerikanske mykologen och svampodlingsveteranen Paul Stamets var särskilt värdefull för att initialt få en bild av hur man pragmatiskt närmar sig ämnet och vilka praktiska moment som influerar produktionen av vednedbrytande matsvamp.

3. Resultat

3.1. Svampars ekologi

I livets träd, som beskriver de kända organismernas släktskap, utgör svampar en egen gren. Jämte bakterier, protozoer, chromista, växter och djur bildar de ett distinkt rike i den systematiska hierarkin (Cavalier-Smith, 1998). Riket *Fungi*.

Detta rike med dess organismer förekommer i en mängd former, från mikroskopiska jästsvampar till gigantiska mycelnätverk med iögonfallande fruktkroppar. Trots dess underordnade taxas morfologiska mångfald och heterogenitet har svampriket flera gemensamma drag och egenskaper som gör dem unika, som gett skäl att särskilja dem från övriga riket, exempelvis protister och växter: Svampar är eukaryota. Deras tillväxt sker genom apikal hyftillväxt och förgrening till ett mycel, med undantag från de enkla encelliga arterna. Cellerna lagrar sin energi främst i form av sockeralkoholer, polysackarider och glykogen, och dess cellväggar är uppbyggda av kitin. Dessutom sprider de sig med hjälp av sporer och är heterotrofa i sitt levnadssätt. Dessa karaktärsdrag är i

sig inte unika, i det hänseendet att vissa kan återfinnas hos andra organismer, men som samlade egenskaper är de distinkta för just svampriket (Deacon, 2006).

I egenskap av sin heterotrofi kan svampar inte producera sin egen energi såsom växter och andra fotosyntetiserande organismer gör. Istället förlitar de sig på externa kolkällor för sin energiförsörjning genom att utnyttja kol som har fixerats av andra organismer. Den livsstilen har fört med sig att svampar under evolutionens gång har utvecklat en rad strategier för att säkra sin energi från omgivningen. Exakt tillvägagångssätt för detta varierar beroende på vilken ekologisk nisch som varje given svamp har, men i generella drag går de att karaktärisera svampar till tre distinkta strategier för detta: parasitism, mutualistisk symbios och saprotrofi. Inom dessa grupper är distinktionen inte alltid självklar utan beroende på art kan dessa levnadssätt vara antingen obligata eller fakultativa, beroende på utvecklingsstadium och näringstillgång (Deacon, 2006). Svamparter för storskalig odling är samtliga saprotrofiska i sin natur då odlingsmetoderna för dem är relativt rättfram. Försök för kontrollerad odling har gjorts med svampar beroende av mykorrhizasymbios men utan tillfredsställande resultat (Danell, 1997).

Svamparna i dess diversitet är förknippade med den nischen de utvecklat. Där det sker primär produktion från fotosyntes kan man också räkna att det finns en svampart som sekundärt kan utnyttja detta (Cooke & Rayner, 1984). De flesta arter är landbundna, men de finns också representerade i akvatiska miljöer t.ex. de enkla vattenlevande gisselsvamparna, som också är de enda äkta svamparna med mobila zoosporer (Deacon, 2006).

I sina ekosystem fyller de saprotrofiska svamparna en viktig roll som nerbrytare av organiskt material (Chang & Miles, 2004). Genom sin förmåga att bryta ner växtfiber, s.k. "lignocellulosa", och dess komplexa organiska molekyler recirkulerar de kol, kväve samt mineraler och gör dem på så sätt tillgängliga för övriga organismer i ekosystemet.

Genom att ingå mykorrhizasymbios med svampar ökas den effektiva storleken av växters rotsystem, och svampens mycel bidrar med att ta upp vatten och svårtillgänglig näring i utbyte mot energi i form av kolföreningar från växtens fotosyntes. Svampens mycel har också förmågan att vittra mineraler i jorden vilket tillgängliggör essentiella mikronäringsämnen för växterna att ta upp (Gadd, 2004). Mykorrhizaförhållanden fyller

en viktig ekologisk funktion för att säkra både växt- och svamppartens framgång. Framgången har gjort symbiosen vanligt förekommande och det uppskattas att 80 % av alla växter kan ingå i denna form av mutualism (Wang & Qiu, 2006).

Näringen som svampar omsätter är något som också djur utnyttjar. Mykofagi är ett vitt utbrett fenomen i djurriket där svamp utgör viktig föda för allt från mycelätande jordlevande leddjur, tillflugor som lägger ägg på fruktkroppar till fördel för sina unga, till högre stående djur som hjortar och primater (Moore *et al.*, 2011; Tordoff *et al.*, 2006; Hanson *et al.*, 2003).

Likt mycorrhizasymbiosen med växter har mutualistiska förhållanden även uppstått mellan svampar och djur. Det mest framstående exemplet på detta är de central- och sydamerikanska bladskärarmyrorerna, men även vissa termitläkten. Dessa eusociala insekter är obligat beroende av svampen och odlingen av denna, då den är nödvändig föda för dess larver. Bladskärarmyrorerna har fått sitt namn av att de skördar stora mängder växtmaterial i form av blad som de bearbetar och matar svampen med. Utöver att de sörjer för substrattillgången är myrorerna väldigt måna om kolonins svamp och kulturen upprätthålls av särskilda arbetarmyror som städar och håller odlingskammaren fri från andra svampar som mögel. Denna bladmassa är vad svampen får som kolkälla och i utbyte producerar den specialiserade hyfändar som myrorerna äter av (Moore *et al.*, 2011). Denna form av symbios tros ha uppstått redan för 45-65 miljoner år sedan och samevolutionen under årmiljonerna har medfört att svamparterna som ingår i symbiosen är intimt kopplade till den art som också odlar den (Schultz & Brady, 2008). Förhållandet människan har till svamp kan i dagsläget också anses som en mutualistisk symbios där odlingen av svamp *ipso facto* är ett argument för de odlade arternas evolutionära framgång.

3.2. Vednedbrytande svampars metabolism

Svampriket är karaktäristiskt i det att dess födobearbetande processer sker helt externt. Detta kan kontrasteras mot djurriket där upptag av näringsämnen sker genom spjälkning och absorption av förtärd föda. Svampen däremot, utvinner sin näring från sin omedelbara närhet; dess mat är dess livsmiljö. Medan svampens fruktkropp är ett organ vars syfte är reproduktion genom att sprida svampens sporer och därmed kolonisera nya

habitat och substrat, utgör mycelet vanligen en majoritet av svamporganismen. Mycelets roll är att hitta och utvinna näring ur tillgängligt substrat i form av kol- och kväveföreningar för att täcka dess energibehov samt syntetisera proteiner och andra nödvändiga strukturella och funktionella biomolekyler. Vid svampens ämnesomsättning genereras koldioxid och värme alstras till följd av cellandningen som upprätthåller dessa processer (Moore *et al.*, 2011).

Kol

Substratet som är svampens kolkälla utgörs av lignocellulosa som kan vara i varierande grad av degradering. Detta material består av komplexa molekyler som är för stora för att kunna absorberas direkt i hyferna, därför är svampen beroende av extracellulära enzym för att spjälka sitt substrat till enklare sockerarter innan upptaget kan ske. Efter nedbrytning tas monosackariderna upp av mycelnätverket där absorptionen av de spjälkade molekylerna sker genom aktiv transport över hyfernas cellmembran. Väl inne i cellen sker vidare glykolys för energiutvinning (Moore *et al.*, 2011).

Kväve

Kvävekällor för svampars ämnesomsättning utgörs av protein som spjälkas av extracellulära proteaser till enkla aminosyror före absorption av mycelet, samt mineraliserat kväve som ammonium och till viss del även nitrat (Deacon, 2006). I cellerna omsätts kvävet till glutamat via ett enzymatiskt system bestående av tre huvudenzym: glutamatdehydrogenas (GDH), glutaminsyntetas (GS) och glutamatsyntas (GOGAT). Aminosyror omvandlas till glutamin genom transaminering, medan ammonium tillsammans med 2-oxoglutarat omvandlas till glutamat genom NAPD-GDH. GS/GOGAT bildar ett system med samma slutprodukt som NAPD-GDH, men är ATP-beroende för detta. Den högre ammoniumaffiniteten av GS/GOGAT-systemet gör nyttjande av mineraliserat kväve till en mer kostsam strategi än nyttjandet av organiskt kväve (Moore *et al.*, 2011). Detta system har konstaterats hos *Pleurotus* (Mikeš *et al.*, 1994), men anses universellt i svampriket, därför kan man anta att även *Lentinula* och andra vednedbrytande svampar omsätter kväve på samma sätt.

Under optimal kvävetillgång nyttjas det som finns befintligt i substratet. När kvävet blir en begränsande faktor kan svampen reabsorb de extracellulära enzym den tidigare utsöndrat och bryta ner det egna mycelet. Denna autofagi bidrar till att svampen kan

reallokera dessa resurser till delar av svampen där de behövs mest, antingen för fortsatt födosök eller reproduktion (Moore, 1998; Rayner & Boddy, 1988).

3.3. Interaktioner med vedanatomi

Svampens hyfer växer genom apikal förlängning i syfte att utforska substrat och nå resurser. Hastigheten med vilken vednedbrytande svampar kan växa på detta sätt är en anpassning för låg substratkvalitet (Cooke & Rayner, 1984). Det ger en evolutionär fördel då det maximerar chansen att hitta mat, även under fattiga förhållanden.

De apikalt förlängda hyferna bildar med tiden förgreningar som trots inledande autotaxis, där de växer från varandra, slutligen vävs samman med varandra i ett nätverk som optimeras för en effektiv näringstransport över mycelets täckningsområde (Moore *et al.*, 2011). Genom nätverket kan sedan näring transporteras dit den behövs, för exempelvis riktad hyftillväxt eller fruktkroppsbildning.

Primärnedbrytande saprotrofer koloniserar- och sprider sig i sitt substrat genom vedens vaskulära system där sår i stammen ofta utgör inkörsport. Axial spridning sker genom de vaskulära cellernas lumen medan radial spridning sker långsammare genom ledningsvävnadens laterala system samt mägstrålarnas parenkym. Medan cellväggarnas lignocellulosafibrer är substrat för svampen som bryts ned successivt av mycelets, utgör det också en barriär för vidare spridning i substratet (Rayner & Boddy, 1988).

3.4. Vednedbrytande matsvampar

Ostronskivling, *Pleurotus ostreatus*

Naturligt habitat

Ostronskivling förekommer i stora delar av världen och innehar främst tempererade lövskogar som habitat. Den agerar där som primärnedbrytare och använder veden av döda och döende individer av lövträd som substratum, främst arter inom släktena *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Tilia* och *Ulmus* (Chang & Miles, 2004; Stamets, 2000).

Odlingssubstrat

Ostronskivling odlas kommersiellt i allt från trästockar till halm (Stamets, 2000). Svampen beskrivs i sina preferenser som en generalist, med en notorisk förmåga att aggressivt tillgodogöra sig substratet det växer på. Därmed går det att odla svamp för kommersiell produktion på en mångfald av lignocellulosamaterial. Men den mängd svamp som kan skördas påverkas i hög grad av substratets sammansättning och vilken stam som används; när detta optimeras kan den biologiska effektiviteten uppstiga till 200 % för *Pleurotus ostreatus* (Stamets, 2000).

I syfte att öka hållbarheten av både ekonomi och resursanvändning i industri- såväl som utvecklingsländer har en mängd studier utförts för att utvärdera lokalt förekommande agraravfall och andra restprodukter för dess lämplighet som odlingssubstrat för produktion av ostronskivlingar. I dessa studier har ostronskivling odlats framgångsrikt i substratblandningar som utgjorts av bland annat returpapper, sågspån, löv, barr, kaffeskal, vinrankerens, allehanda halm, jordnötsskal, majsskal, bananblad, sädeskli och drav (Luz *et al.*, 2012; Kurt & Buyukalaca, 2010; Baysal *et al.*, 2003; Obodai *et al.*, 2003; Yildiz *et al.*, 2002; Philippoussis *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2001).

Den rapporterade biologiska effektiviteten i studierna varierar stort, även i fall då samma basmaterial har använts (Kurt & Buyukalaca, 2010; Shah *et al.*, 2004; Yildiz *et al.*, 2002). Förutom de enskilda materialens direkta lämplighet som substrat kan den gravt varierande avkastningen som rapporteras i studierna förklaras av en frånvaro av enhetlig standard för substratsberedning och skördeförfarande. Mer subtila faktorer, däribland skiljande kulturstammar (strains), samt ej deklarerade odlingsbetingelser som klimat bidrar också till svårigheter för en direkt jämförelse av olika substrat.

Granskning av tillgänglig litteratur visar däremot på att enbart en-komponentssubstrat producerar suboptimalt i jämförelse med substrat baserat på flera komponenter. Detta positiva samband gäller främst när substratet har kompletterats med tillsatser med ett högre kväveinnehåll i form av protein, samt tillsatser med lättillgänglig cellulosa (Oseni *et al.*, 2012b; Baysal *et al.*, 2003; Pérez *et al.*, 2002).

I försök där olika kvävekällors effekt har testats tycks ostronskivling ha en preferens för aminosyror framför mineraliserat kväve (Mikiashvili *et al.*, 2006; Mikeš *et al.*, 1994). Tillsatt lusern och sojamjöl presterar bättre än ammoniumnitrat hos *Pleurotus sajor-caju*,

dock fungerar tillsats av ammoniumnitrat bättre än enbart halm (Zadražil, 1980). Ammoniumnitrat fungerar adekvat som kvävekälla för både ostronskivling och shiitake i den mån att det ökar myceltillväxt, men mineraliserat kväve underpresterar jämfört med protein och förhöjd dosering av det förstnämnda kan ha en negativ inverkan på svampens tillväxt (Kaal *et al.*, 1995; Zadražil & Brunnert, 1980).

Majoriteten av den svenskproducerade ostronskivlingen odlas idag på ett halmsubstrat berikat med lusern, i enlighet med ett recept av Paul Stamets angivet i boken "Growing Gourmet and Medicinal Mushrooms" (Hansson & Hansson, 2014; Stamets, 2000).

Shiitake, *Lentinula edodes*

Naturligt habitat

Shiitakesvampen kommer från Ostasien där dess naturliga utbredningsområde inkluderar delar av Kina, Japan och den koreanska halvön. Shiitake har också siktats på den amerikanska kontinenten, i Washington och Kaliforniens tempererade regnskogar, där den förmodats ha spridit sig från shiitakeodlingar och naturaliserats (Stamets, 2000). Den trivs i fuktiga subtropiska lövskogssystem där den lever på död ved, främst av träd inom familjen *fagaceae*, så som *Castanea*, *Castanopsis*, *Fagus*, *Lithocarpus* och *Quercus*. Men också släktena *Acer*, *Alnus*, *Carpinus*, *Liquidambar*, *Morus* och *Populus* förekommer som substratum (Wasser, 2005).

Odlingssubstrat

Under större delen av den tid som shiitake har odlats av människor har den odlats på sitt naturliga substratum, stockar, som har behandlats på sådant sätt att de producerat svamp (Chang & Miles, 2004). Denna metod har under historien förfinats, men det är först under det senaste halvseket som världsproduktionen har accelererat till den grad att ännu ingen produktionsplåtå har kunnat skönjas (Royse, 2014). Användandet av tillverkat substrat har, genom hög, förutsägbar och snabb avkastning, bidragit stort till denna utveckling.

Shiitake beskrivs som en måttligt nedbrytande svamp och har preferenser av större specificitet än vad ostronskivlingen har (Leatham, 1985). Störst framgång uppnås när det odlas på ett berikat sågspåns substrat (Stamets, 2000). Då sågspån på somliga platser kan vara en bristvara finns där ett behov av utvärdering av alternativa odlingssubstrat också för shiitake. Lignocellulosamaterial som testats, med varierande framgång, inkluderar

vetehalm, hasselnötsskal, majskolvar samt kli av ris, vete och soja (Royse & Sanchez, 2007; Özçelik & Pekşen, 2007; Silva *et al.*, 2005; Philippoussis *et al.*, 2003).

Näringsmässiga faktorer som påverkar kolonisering och avkastning i positiv riktning för shiitake inkluderar tillskott av enkla sockerarter (Royse *et al.*, 1990) och kväve i form av tillskott högvärt i protein (Silva *et al.*, 2005; Royse, 1996). Substratets fysikaliska egenskaper har också inverkan, exempelvis kan liten partikelstorlek hämma svampen (Royse & Sanchez-Vazquez, 2001), och optimering av fukttinnehållet kan öka den biologiska effektiviteten (Shen *et al.*, 2008).

Berikat sågspån tenderar att vara optimalt substrat med snabb kolonisering och god avkastning (Philippoussis *et al.*, 2003). Halm har också visat på liknande egenskaper, men indicier för det motsatta finns också (Bis' ko & Bilay, 1996). Ser man till huvudkaraktärerna av substratet så är de suboptimala ofta dominerande av ett enskilt fiberslag, som cellulösans dominans hos bomullshalm, eller så saknas vedkaraktäristiska strukturer som ökar tillgänglig yta för spridning av mycel, som majskolvar och hasselnötsskal (Özçelik & Pekşen, 2007; Philippoussis *et al.*, 2002). Substratets sammansättning påverkar de enzymer som utsöndras av vednedbrytande svampar (Elisashvili *et al.*, 2008). Detta kan förklara varför allt för divergerande odlingssubstrat underpresterar jämfört med de mer "naturliga", som rimligtvis faciliterar den naturliga mycelmorfogenes och enzymatiska aktivitet som svampen blivit optimerad till genom evolution.

3.5. Enzymer och dess substrat

Inom svampodling benämns det man odlar svampen på för substrat, det utgör svampens födokälla. Men för att reda ut det djupare ekologiska samspelet mellan svamp och substrat och hur det relaterar till substrattillverkning bör man klargöra den mykologiska terminologin. Därför bör det, när man talar om enzymatiska system, göras en definitionsmässig distinktion mellan det som svampen växer på och de faktiska beståndsdelarna de nyttjar, d.v.s. substratum respektive substrat (Cooke & Rayner, 1984). I sammanhanget utgör ett dött träd svampens substratum, medan trädets tillgängliga makromolekyler utgör substratet.

Lignocellulosa, som utgör substrat för saprotrofiska svampar, är den generella termen för torr växtbiomassa. Den består av det komplex av organiska molekyler som bygger upp växters cellväggar, vilket till största del består av kolhydrats- och fenolpolymererna: cellulosa, hemicellulosa och lignin (Pérez *et al.*, 2002). Dessa polymer bidrar till cellväggens struktur, och proportionerna av lignocellulosans beståndsdelar varierar beroende på växtedel och art.

Egenskaperna hos de enzymkomplex som bryter ner substratet är avgörande för hur väl en svamp kan tillväxa i ett substratum (Buswell & Singh, 2014). Enzymerna verkar synergiskt för att bryta ner lignocellulosan i dess heterogena substratum, där cellväggarnas struktur och det svårnerbrutna ligninet tenderar att utgöra ett fysiskt hinder för de övriga substratens tillgänglighet (Rayner & Boddy, 1988).

I syfte att begränsa konkurrens och optimera resursanvändning, styrs svampens extracellulära enzymaktivitet för att inte utsöndra glukos snabbare än mycelet kan tillgodogöra sig det. Detta sker genom kompetitiv inhibering i enzymkomplexet och regleras genom katabolisk repression vilket begränsar enzymproduktionen när mer lättillgängligt substrat finns (Deacon, 2006).

Cellulosa

Cellulosa är en polymer bestående av sammanlänkade glukosmolekyler som binder till varandra genom glykosidbindningar och bildar långa ogrenade kedjor om ett par hundra till ett par tusen glukosenheter. Den utgör den dominerande formen av organiskt kol och står för 50 % av världens biomassa (Klemm *et al.*, 2005).

Nedbrytning av cellulosa är beroende av flera hydrolytiska enzymer som agerar synergistiskt för att stegvis spjälka cellulosan till glukos för svampen att ta upp. Detta enzymkomplex kallas cellulosome och agerar genom tre olika enzymer. Endoglukanas spjälkar cellulosan slumpmässigt och fragmenterar cellulosan till successivt mindre fragment. Dessa spjälkas i sin tur av exoglukanas som angriper fragmenten terminalt och ger cellubios. β -glukosidas, eller "cellobias" är det tredje enzymet och delar cellubiosen till två glukosmolekyler, klara för att tas upp av svampens hyfer. Cellobiaset är bundet till hyfens cellvägg, vilket är för att garantera att det sista enzymatiska steget sker där svampen har direkt tillgång till produkten och risken för konkurrens minimeras (Moore *et al.*, 2011; Deacon, 2006).

Principiellt är cellulosa simpelt för vednedbrytande svampars enzymer att bryta ner. Men dess ordnade makrostruktur där de genom vätebindningar binder tillsammans med flera cellulosamolekyler till mikrofibriler försvårar åtkomligheten och nerbrytningen av cellulosan (Deacon, 2006).

Hemicellulosa

Likt cellulosa är hemicellulosa en polysackarid, men till skillnad från cellulosa formar det en grenad polymer. Trots att hemicellulosa kan innehålla glukos karaktäriseras den av att den innehåller blandade monomerer i form av pentosa- och hexosa sockerarter. Hos angiosperma växter rör det sig främst om xylos som bildar hemicellulosan xylan och förekommer tillsammans med cellulosa och lignin i växters cellväggar. Hemicellulosa bryts ner av ett enzymkomplex som är väldigt likt det som spjälkar cellulosa, där den för xylan spjälkas av endoxylanas till xylobios som sedan delas av β -xylosidas till xylos (Moore *et al.*, 2011).

Lignin

Lignin är likt hemicellulosa en variabel, grenad polymer som till skillnad från sockerarter byggs upp av fenylalkoholer. Dessa byggstenar för polymeren kallas monolignoler och länkas samman i ligninet genom eter- och kolbindningar (Moore *et al.*, 2011). Formen av bindning, i kombination med tredimensionella tvärbindingar är några av de faktorer som försvårar den biologiska nedbrytningen av lignin (Pérez *et al.*, 2002). Ligninets svårnerbrytbarhet och därmed svårtillgängliga energi gör det till en suboptimal kolkälla, till den grad att den inte kan anses som tillräcklig för svampens upprätthållande av den egna ligninmetabolismen enligt Rayner & Boddy (1988). Övriga substrats företräde har exemplifierats i en studie där shiitake preferentiellt nyttjade cellulosa och xylan, medan mängden modifierat lignin förblev konstant. Detta indikerar att trots ligninoxidering, så utgör lignin inte primär kolkälla för svampen när mer lättassimilerat substrat finns tillgängligt (Vane *et al.*, 2003).

Där nedbrytning av cellulosa och hemicellulosa sker med hydrolytiska enzymer fordrar lignin en oxidativ process. Detta sker primärt genom tre olika enzym: Ligninperoxid, manganperoxid och lackas. De två båda peroxidaser katalyserar oxidering av ligninet med hjälp av väteperoxid, och lackas orsakar demetylering av monolignolerna samt

tillgängliggör dem genom klyvning av bensenringarna (Moore *et al.*, 2011; Pérez *et al.*, 2002).

Nedbrytningen av lignin frigör fenoliska monomerer, vilka kan vara toxiska för svampars mycel (Buswell & Singh, 2014). Därför är det troligt att de lignolytiska enzymerna också fyller en detoxifierande roll där de bidrar till att minska den tillväxthämmande inverkan från nerbrytningens metaboliter allteftersom de utsöndras.

3.6. Vednedbrytande matsvampars enzymdynamik

Vednedbrytande svampars enzymaktivitet kan variera utifrån fenotypiska skillnader inom en art samt egenskaperna av substratet det interagerar med och dess kvalitet (Silva *et al.*, 2005). Detta skiljer också betydligt mellan arter, där exempelvis ostronskivling vid odling i flytande medium har konstaterats som mer lignolytisk än shiitake, även fast båda arter reglerar enzymutsöndring beroende på det tillgängliga substratets beskaffenhet (Buswell *et al.*, 1996).

För nerbrytning av ligninfiber nyttjar ostronskivling både ligninperoxidas, manganperoxidas och lackas, medan shiitake saknar ligninperoxidas och är ej beroende av denna för dess degradering av ligninpolymeren. Båda arterna förmår att bryta ner samtliga tre lignocelluloser, men det sker i olika mängd, utvecklingsskeende och hastighet (Tuor *et al.*, 1995).

Egenskaperna av de utsöndrade extracellulära enzymerna, i kombination med lignocellulosakvalitén, spelar stor roll för matsvampars förmåga att växa i ett visst odlingssubstrat och utgör en primär faktor för ett organiskt materials lämplighet för svampodling (Buswell & Singh, 2014). Ovanstående skillnader talar för ostronskivlingens flexibilitet och shiitakes större specificitet gällande substratkvalitéer för en tillfredsställande svampproduktion. I studier har det också gått att koppla en temporal faktor till de vednedbrytande matsvamparnas enzymatiska system, då mängden utsöndrade lignolytiska enzym påverkade odlingsperiodens längd och en högre enzymaktivitet svarade mot en kortare odlingsperiod (Xu *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2011). I de fall när enzymaktivitet ej matchar avkastningen kan denna diskrepans bero på en bristande upptagningsförmåga av socker hos hyferna (Mata & Savoie, 1998).

3.7. Odlingssubstratet - sekundära faktorer

Balans mellan svampens enzymproduktion och dess nyttjande av det lösta sockret bör uppnås för att maximera biokonvertering av substratet. Därför är koloniseringshastighet, val av stam och substratblandning viktiga faktorer som spelar in för att optimera produktionen (Philippoussis *et al.*, 2011; Philippoussis *et al.*, 2001; Mata & Savoie, 1998; Royse & Bahler, 1986).

Utöver kvalitén av kol- och kvävekällorna, finns i odlingssubstratet flera andra faktorer som påverkar svampmycelet och dess trevnad, faktorer som relaterar till de kemiska-, fysikaliska- och konkurrensmässiga förutsättningarna.

pH

Optimalt pH för vednedbrytande svampar kan variera utifrån art och utvecklingsstadium, men generellt optimum ligger i intervallet 4-6 pH (Rayner & Boddy, 1988). För ostronskivling är optimalt substrat-pH 5,4-6,0 för myceltillväxt samt 5.0 för fruktkropps bildning, medan den för shiitake är 4,7-4,8 respektive 4,2-4,6 (Chang & Miles, 2004).

Under koloniseringsförloppet försuras substratet av mycelets tillväxt; därför är det vanligt att substrattillverkare, i syfte att öka avkastningen, tillsätter kalk (CaCO_3) eller gips (CaSO_4) till substratet för att åstadkomma en pH-buffrande effekt (Stamets, 2000). Men gips är inte lika buffrande som kalk, och sänkningen av pH under koloniseringen anses vara en av signaleringsmekanismerna för fruktkropps bildning (Chang & Miles, 2004; Kalberer, 1995); medan de produktionsförbättrande egenskaperna av kalcium från kalk och gips är etablerade, så är det därmed inte säkert att effekten i fråga kommer från tillsatsernas eventuella buffrande förmåga. Istället är det troligt att kalcium istället har en generell främjande verkan för mycelets funktion och utveckling (Royse & Sanchez-Vazquez, 2003; Stamets, 2000).

Porositet, struktur och vattentillgång

Som aerob organism är svampars ämnesomsättning beroende av stadig tillgång till syre för sina metaboliska processer (Moore *et al.*, 2011). I svampodlingens förseglade påsar står en port med poröst membran för det externa gasutbytet medan odlingssubstratets porositet styr det interna gasutbytet.

Ett fuktigt substrat är en direkt nödvändighet för svampars tillväxt då vatten agerar som lösning för svampens interna såväl som externa metaboliska processer, men om substratets porer fylls av allt för stor andel vatten påverkar detta gasutbytet negativt (Rayner & Boddy, 1988). Genom att förhindra att substratet blir kompakt av dess ingredienser eller vattenmättat upprätthålls internt gasutbyte som syresätter mycelet och transporterar ut respirerad koldioxid som annars kan hämma svampens utveckling.

I försök har det visat sig att användning av sågspån i submillimetersfraktioner kan minska substratets avkastning med upp till 27 % (Royse & Sanchez-Vazquez, 2001). Detta motsäger den intuitiva föreställningen att en minskad partikelstorlek ökar substratets tillgänglighet genom en högre totalarea som mycelet kan binda till. När små fraktioner ger upphov till låg porositet i substratet kan det interna gasutbytet störas av ackumulerad koldioxid från svampens cellandning till den grad att det påverkar avkastningen trots fungerande externt gasutbyte (Stamets, 2000).

Partikelstorleken spelar också roll för svampens spjälkande interaktion med substratet, då detta samspel ger upphov till skilda profiler av utsöndrat vednedbrytande enzym beroende på partikelstorlek, något som också kan variera signifikant beroende på vilken stam som används och därmed påverka avkastningen (Membrillo *et al.*, 2008; Donoghue & Denison, 1996). För att få det bästa av två världar gällande gasutbyte och maximering av area förespråkar Paul Stamets användning av både grovt flis och sågspån vid substrattillverkning för att uppnå en porositet och struktur som i regel förbättrar avkastningen (Stamets, 2000).

Biologisk kontaminering

För att kunna producera matsvamp optimalt bör helst hela odlingssubstratet vara tillgängligt för mycelet att kolonisera. Flera organismer som bakterier och mögelsvampar växer också gärna i substratet vilket sker i konkurrens med svampen på bekostnad av produktivitet. Dessa oönskade organismer är i sammanhanget att betrakta som kontaminerande. De kan introduceras under hanteringen av substratet eller redan vara förekommande däri (Stamets, 2000).

Genom värmebehandling går det att döda en ansevärd mängd mikroorganismer i substratet och därmed minska konkurrensen de utgör och underlätta för den avsiktliga koloniseringen. Beroende på riskbilden och tillgängliga resurser väljer man antingen

pastörisering eller sterilisering, genom autoklavering, i syfte att minska dessa nivåer. Vid pastörisering eller ofullständig sterilisering riskeras det att restkolonier kan finnas kvar i substratet och därmed hota svampkulturen. Risken för kontamination ökar när berikat substrat används, vilket beror på den förhöjda mängden kväve och tillgängliga kolhydrater som är otypiskt för svampens naturliga substratum och där andra organismer kan utgöra kraftigare konkurrens (Yildiz *et al.*, 2002; Stamets, 2000).

En ytterligare faktor som påverkar huruvida kontaminering sker eller inte är hur snabbt den avsiktliga svampens mycel koloniserar substratet. I fall detta sker tillräckligt effektivt minskar risken för att mögel ska få fotfäste i substratet innan svampmycelet når dominans (Philippoussis *et al.*, 2003). Även i fall då tillskott ej använts och suboptimalt huvudsubstrat nyttjats har detta fenomen konstaterats (Oseni *et al.*, 2012b).

Ostronskivlingens karaktäristiskt kraftiga myceltillväxt och större förmåga att producera lignolytiska enzym gör att den effektivare kan stå emot och konkurrera starkare med kontaminerande organismer som t.ex. *Trichoderma spp.* än vad den mer långsamväxande shiitaken gör (Mata *et al.*, 2005). Detta kan förklara varför det oftast är tillräckligt att pastörisera ostronskivlingens odlingssubstrat, medan shiitake under reguljära omständigheter fordrar en mer utförlig sterilisering för att undvika patogen kontaminering.

Kemisk kontaminering av tungmetaller

Vednedbrytande svamp tenderar att ackumulera tungmetaller från odlingssubstratet, vilket skulle kunna innebära en hälsofara vid konsumtion. Vissa nivåer är att förvänta sig i svamp då några tungmetaller är essentiella för dess levnad, men förhöjda halter kan påverka svampen och eventuell avkastning negativt (Baldrian, 2003; Jain *et al.*, 1988).

3.8. Industrier med relevanta organiska restprodukter

Industrier som är relevanta och av intresse är de som bearbetar produkter och genererar restprodukter som kommer ur växtbiomassa. Lignocellulosafibrer är den primära kol och kvävekällan för vednedbrytande matsvampar, men dessa kan i en substratblandning berikas med tillskott annars är för höghaltig i den ena komponenten eller den andra för att utgöra huvudsubstrat.

Jordbruk

Halm

Halm från olika sädeslag har länge använts som substrat för svampodling med stor framgång (Stamets, 2000). För svensk produktion är det främst halm av olika sorters vete, havre, korn och råg som är av relevans, där det svenska spannmålsbruket uppskattningsvis genererar ca 830 000 ton halmöverskott årligen (Nilsson & Bernesson, 2009). De fyra arterna har likartat fiberinnehåll på 16-21-, 24-38- och 29-37 procent av lignin, hemicellulosa respektive cellulosa. Men av de fyra är vetehalm den mest beprövade trots att de av fiberinnehållet att döma borde prestera likartat som svampsubstrat (Hansson & Hansson, 2014; Sánchez, 2009). Halm av raps är också ett möjligt material. Analys av rapshalm har visat på innehåll av 48,5 % och 20 % på cellulosa respektive lignin (Housseinpour *et al.*, 2010).

Betfiber

Betfiber är en restprodukt från sockerproduktion och är vad som blir kvar av sockerbetan efter processning och de lösliga kolhydraterna blivit urvunna. Betfiber har ett högt innehåll av lignocellulosafiber och kväve i form av protein, men också rester av olika monosackarider och sukros (Michel *et al.*, 1988). I dagsläget får betfiber sin användning som fodertillskott för hästar där det blandas med melass och går bl.a. under produktnamnet Betfor® (Nordic Sugar, 2017).

Skog

Trä

Sverige är ett land med stora skogsresurser där majoriteten av det virkesförrådet består av tall, gran, contorta, björk, asp, al och ek, med fördelningen 39,1-, 41,1-, 1,3-, 12,3-, 1,7-, 1,5- respektive 1,5 procent. Resterande procent består av kvarvarande lövträd (Nilsson *et al.*, 2016). Barrträd dominerar som resurs medan lövträden, som är av främsta intresse för tillverkning av svampsubstrat, står för blott 17 %. Vid svenska sågverk förädlades mellan 2011 och 2015 173 087K m³ rundvirke, varav 1 176K m³ kom från lövträd. Detta gav under samma tid upphov till uppskattningsvis 536K m³ flis, såg- och kutterspån från just lövträdsvirke, vilket omräknat till vikt motsvarar ca 32 160 ton/år om man utgår från genomsnittlig densitet på 300kg/m³ (Neova, 2017; Edlund *et al.*, 2016). Trots att stor del

av dessa restprodukter går till uppvärmning, finns där gott om utrymme för användning av dem till substrattillverkning.

Träslag som snabbt bryts ner anses i de flesta fall vara bäst att använda som substrat då dess dåliga resistens mot röta innebär snabbare kolonisering av svampens mycel och i regel större avkastning (Stamets, 2000). Stamets rekommenderar särskilt al för detta syfte. Al tenderar, tack vare sin kvävefixerande förmåga, att ha överskott i sin kvävebudget (Tateno, 2003). Om kvävet även ansamlar sig i trädets ved skulle detta förklara artens särskilda lämplighet för svampodling.

Trädens ved är i övrigt inte att betrakta som homogen; de olika vävnaderna har olika innehåll av kväve och innehåller olika proportioner av splint- och hjärtved beroende på ålder. Ved av lövträd tenderar att ha högre koncentrationer kväve än den av barrträd varav unga grenar innehåller mest (Martin *et al.*, 2015). De yttre delarna av trädets ved samt bark har ett högre innehåll av kväve än de inre på grund av den levande vävnaden i bl.a. kambiet och splintvedens parenkym (Merrill & Cowling, 1966). I studier där bark av träd inkluderats i substratet för odling av både ostronskivling och shiitake gav dessa blandningar upphov till högre avkastning jämfört med de blandningar där endast sågspån av motsvarande art nyttjades (Nunes *et al.*, 2012; Donoghue & Denison, 1996). Dessa egenskaper bör göra dessa delar bättre lämpade för substrattillverkning än den inre veden, särskilt med hänsyn till den relativt ogästvänliga miljön för saprotrofiska organismer, till följd av den kemiska- och fysiska barriär som hjärtved medför på grund av tylosis i dess vaskulära vävnad (De Micco *et al.*, 2016).

Fiberslam

Vid papperstillverkning blir inte cellulosaubytet från träråvaran fullständigt, utan i tillverkningsprocessens avfall finns bl.a. rester av det lignocellulosafiber och andra organiska, kvävehaltiga molekyler som ej kunnat utvinnas eller urskiljas. Fiberslam blir över som restprodukt vid mekanisk produktion av pappersmassa och har ett högt innehåll av cellulosa, vilket gör det intressant för svampsubstratproduktion (Chong, 2005).

Livsmedel

Öl- och sprittillverkning

Svenska bryggerier producerar ca 59 000 ton dravavfall per år (Linné *et al.*, 2008). Drav är torrsubstansen som blir över i öltillverkningen efter att vörten silats ur mäsken. Den består av maltens olösliga delar d.v.s. lignocellulosafiber och vissa protein (Wang *et al.*, 2001). Vid etanolframställning ur säd erhålls drank, som är en liknande biprodukt. Den innehåller likt draven olöst protein och fibrer (Jibbefors, 2015). Både drav och drank används på grund av sitt näringsinnehåll som boskapsfoder.

Matkompost

Komposterat matavfall har till följd av sitt innehåll av enkla kolhydrater och proteiner visat sig fungera som berikande tillsats vid odling av både ostronskivling och shiitake (Chae & Ahn, 2013; Jo *et al.*, 2013).

Övrigt

Returpapper och -kartong

Under 2014 samlades i Sverige in ca 314 000 ton returpapper och 133 000 ton pappersförpackningar för återvinning i syfte att omarbete det till nya pappersprodukter, s.k. materialåtervinning (Avfall Sverige, 2015). Pappersprodukter tillverkas genom förädling av den lignocellulosa som träd består av. Beroende på produkttyp och kvalitet varierar proportionerna av dessa fibrer i den slutliga produkten. Typiskt för papper är ett högt cellulosainnehåll, men lägre kvalitéer som tidningspapper innehåller betydande rester av lignin.

I odlingsförsök med ostronskivling har substrat där returpapper blandats med sågspån gett god produktivitet (Baysal *et al.*, 2003; Yildiz *et al.*, 2002) och returkartong har i liknande försök presterat jämförbart med papper (Mandeel *et al.*, 2005).

Tungmetaller från tryckbläck kan vara en relevant oro vid eventuell användning av returpapper. I fall returpapper planeras användas som odlingssubstrat, så bör endast miljömärkta trycksaker användas, då dessa inom EU ej får tryckas med bläck innehållande tungmetaller (EU, 2012).

4. Diskussion

Både ostronskivling och shiitake visar på en förmåga att kunna växa och ge fruktkroppar på en mängd olika substratsammansättningar, så länge dessa har grundläggande egenskaper som gör att svamparna kan tillgodogöra sig materialets organiska byggstenar.

Svampars extracellulära enzymer avgör vilket substrat de kan tillgodogöra sig, och vednedbrytande svampar är beroende av att kunna utsöndra stora mängder hydrolytiska och oxidativa enzym för kunna spjälka lignocellulosan som utgör dess substrat (Buswell & Singh, 2014). Medan mängden enzym inte alltid är direkt synonymt med myceltillväxt eller slutlig avkastning vid matsvampsproduktion, är det emellertid relaterat till den upplevda substratgeneralismen hos ostronskivling och korresponderande specificitet hos shiitake. Ostronskivlingens lignolys sker med hjälp av bl.a. ligninperoxidase, ett enzym som shiitake saknar (Tuor *et al.*, 1995). Utöver ostronskivlingens tendens att producera större kvantiteter av lignolytiska enzymer skulle ovanstående kvalitativa skillnad i enzymrepertoar kunna förklara varför den också snabbare och effektivare koloniserar och tillgodogör sig substrat av lägre kvalitet.

En uppsjö studier har gjorts gällande ostronskivling och shiitake, där olika restprodukters lämplighet som odlingssubstrat för produktion har karaktäriserats och utvärderats. Dessa har visat att, oavsett kriterier på kvalitet och kvantitet, att det går att få svampskörd från i stort sett vilka lignocellulosaprodukter som helst. Så länge odlingssubstratet innehåller växtfibrer som svampen ifråga kan bryta ner så kommer mycel växa. Detta förutsätter att andra tillväxthämmande förhållanden ej råder. I sin tur moduleras tillväxten och avkastningen av sammansättningen, där högt ligninnehåll ger försämrad tillväxt och lättillgängligare kolkällor som cellulosa och lignocellulosa, samt enkla kolhydrater ökar tillväxten. Vidare regleras svampars tillväxt av substrattillgängligt kväve. Preferensen för vednedbrytande svampar ligger hos organiskt bundet kväve framför mineraliserade kväveföreningar som ammonium och nitrat, troligen beror detta på att mineraliserat kväve är mer energikrävande för dem att metabolisera (Moore *et al.*, 2011).

För att odla svamp och erhålla god skörd behöver inte bara de primära substratpreferenserna uppfyllas, utan sekundära faktorer spelar också in. För myceltillväxt finns ett pH optimum och under odlingens gång sjunker substratets pH,

vilket skulle kunna påverka avkastningen. Fysikaliska egenskaper som porositet och följande gasutbyte och vattentillgång i substratet påverkar också svampens tillväxt, och en för liten partikelstorlek kan påverka dessa fysikaliska egenskaper negativt (Shen *et al.*, 2008; Royse & Sanchez-Vazquez, 2001). För att bevara dessa fysikaliska egenskaper och samtidigt maximera myceltillgänglig yta kan större substratfraktioner inkluderas som också har en metastruktur med hålrum för hyferna att växa in i, som ex. lumen från växters vaskulära kärl.

Utgår man från tillgänglig litteratur, så finns ingen exakt metrik för att avgöra en svamps preferenser utifrån dess fysiologi och vad som skulle vara optimal substratsammansättning för denna. Vad som visar sig när man granskar litteraturen är att det är ett komplext samspel mellan svampen, dess genetiska förutsättningar, substratets inneboende kvalitéer samt externa betingelser. När det handlar om att maximera BE finns optimala substratsammansättningar, med vad som kan anses vara en balanserad fördelning av lignocellulosabaserat basmaterial och berikade tillsatser. Att utgå ifrån förhållandet mellan tillgängligt kol och kväve, s.k. "C:N-kvot", ger ett sätt att beräkna detta när man ska inkludera tidigare otestade restprodukter och tillsatser i en substratblandning. Saprotrofiska svampar har vissa intervall av C:N inom vilka de har god tillväxt, men det säger inte något om kol- eller kvävekällornas kvalitet (Rayner & Boddy, 1988). Därför är det en metrik som främst bör användas i vägledande syfte i kombination med kompletterande kunskap eller data.

De optimala sammansättningarna av substrat kan variera, inte bara mellan arter som ostronskivling och shiitake, utan också mellan olika stammar inom arterna (Philippoussis *et al.*, 2011; Philippoussis *et al.*, 2001). I arbetet med att välja och utvärdera potentiella svampodlingssubstrat måste man därför också matcha odlingssubstratet med en lämplig stam. För att slutligen optimera produktion krävs utvärdering utifrån uppsatta produktionsmål; Royse och Bahler (1986) föreslår för shiitake att utvärdering sker efter 40-45 dagars "spawn run" då koltillgången blir tillväxtbegränsande, samt så börjar det vid den tidpunkten bli oekonomiskt att förlänga kulturtiden.

Ytterligare dimensioner finns till organiska produkters eventuella lämplighet för produktion av odlingssubstrat, de som relaterar till verksamhetens ekonomi. För att kunna utgöra ett seriöst och konkurrenskraftigt alternativ till importerat substrat måste storskalig produktion hålla jämn kvalitet samtidigt som kvantitet kan garanteras. Dess

slutliga förmåga att producera tillfredsställande och regelbunden skörd, tillsammans med dess tillgänglighet, avgör odlingssubstratets ekonomiska lämplighet. Detta relaterar till, och bör verka för, de faktorerna som påverkar svampodlingens lönsamhet i enlighet med Oei (2005).

I tillverkningsledet av odlingssubstratet påverkas också substratets lämplighet av andra aspekter som uppvattning och sterilisering av odlingssubstratet innan det inokuleras. De kan ses som odlingstekniska element, men påverkar framgången av svampodlingen. Det har talats om attraktiviteten av att använda restprodukter som redan värmebehandlats i processen varvid den blev restprodukt, i avsikt att göra energivinningar. Men kontrollen över hygien är avgörande för att minska kontamination i substratet som kan påverka produktiviteten, och adekvat värmebehandling, vare sig det är pastörisering för ostronskivling eller autoklavering för shiitake, är ett allt för vital faktor för odlingssubstratets kvalitet för att inte utföras under dess tillverkning, helst i nära anslutning till inokulering. För ostronskivling visar studier att värmebehandlingens kvalitet korrelerar med substratets avkastning (Oseni *et al.*, 2012a; Ali *et al.*, 2007). Under tillverkningsprocessen vattnas substratet också upp till en viss fuktnivå, vars optimum för ostronskivling och shiitake vanligtvis ligger kring $60 \pm 5\%$ (Shen *et al.*, 2008; Stamets, 2000). För att minimera kritiska punkter då kontaminering kan ske utförs detta vanligtvis innan substratpåsen förseglas och värmebehandlas. Energimässigt är det heller inte aktuellt att uppvattning sker efter värmebehandlingen eftersom det i slutändan handlar om samma termiska energi som behöver gå in i systemet (substratpåsen) för att säkerställa den patogenminimerande effekten. Kan sterilt vatten säkerställas på annat sätt, ex. genom filtrering, finns potential att spara energi då endast det torra substratet skulle behövas värmebehandlas. Detta förutsätter att det ökade antalet arbetsmoment som följer produktionsmetoden inte medför en allt för oacceptabel risk för kontaminering.

När det handlar om restprodukter får livsmedelssäkerheten också en mer framtonad roll. Kemisk kontaminering av substratet från tungmetaller, eller potentiellt skadliga organiska ämnen som koffein, kan tas upp av svampen och ackumuleras i fruktkroppen, vilket kan utgöra en oacceptabel risk (Fan *et al.*, 2000; Jain *et al.*, 1988). Detta medför exempelvis att tilltänkta avfallsbaserade substratingredienser, som rötslam eller biogödsel troligen måste uteslutas. Kan säkra nivåer emellertid tryggas så innehåller de

mineraliserat kväve och skulle kunna användas för att kväveberika en substratblandning (Linné *et al.*, 2008). Certifieringar för ekologisk produktion som KRAV och kvalitetsmärkningen Svenskt Sigill skulle enkelt kunna tillmötesgå för att på så sätt signalera värde för konsumenten. Ekologisk produktion av svamp enligt KRAV är relativt okomplicerat; det förutsätter att substratet är ekologiskt producerat ifall det är agraravfall, obehandlat ifall det är trä och minerala tillsatser som kalk och gips ska vara naturligt förekommande (KRAV, 2014). Statusen av övriga restprodukter som papper lämnas onämnda i KRAV:s certifiering av svampproduktion och därför krävs klarhet i frågan innan de kan användas till substratframställning.

Skillnaden i preferenser mellan, de i naturen vednedbrytande svamparna, ostronskivling och shiitake gällande odlingssubstrat kan lättast beskrivas som att den förre är generalist och kan odlas på en rad icke-nativa substratum, så länge de består av lignocellulosa; medan den sistnämnda är mer petig och saknar förmågan att effektivt producera skörd på odlingssubstrat som kvalitetsmässigt frångår dess nativa substratum allt för mycket. Det betyder emellertid inte att det inte går att framgångsrikt odla shiitake på annat än just träbaserade material, men det hjälper till att ställa rimliga förväntningar på vilka substratssammansättningar som kan fungera.

Av de i Sverige rikligt förekommande restprodukterna som tidigare nämnts har samtliga mer eller mindre god potential för utvärdering som odlingssubstrat. Ostronskivling skulle med stor säkerhet kunna producera skörd på majoriteten av dessa, medan shiitake skulle kräva en mer omsorgsfullt komponerad sammansättning av dessa för att producera tillfredsställande. Redan beprövade restprodukter som ingredienser för substrat till odling av ostronskivling inkluderar trä, halm, drav, papper och matkompost, medan endast trä och halm är utförligt beprövade för shiitake med tillfredsställande resultat. Detta utesluter inte att fler restprodukter skulle kunna utvärderas och i bättre formulerade sammansättningar; för det är vad som fordras för att definitivt kunna säga något om en restprodukts värde som potentiellt odlingssubstrat för vednedbrytande matsvamp.

Skulle hela den, i Sverige, genererade mängd restprodukter, i form av halm, trä, drav och papper omsättas till matsvamp skulle dessa årligen kunna ge upphov till nästan 1.4 miljoner ton ostronskivling eller shiitake om man förutsätter en måttfull BE om 100 %. Nu är detta måhända inte ett realistiskt scenario i mitt tycke. Men det visar på att det

skulle räcka med en tillvaratagandegrad på flera storleksordningar mindre för att mångdubbla den svenska produktionen av exotiska matsvampar. Att restprodukter finns är givet, men problem kan uppstå när produktionen skalas upp. Jämn kvalitet på restprodukterna är inte garanterade ifall de inhämtas från separata källor, vilket kan ge uttryck i skiftande kvalitet i slutprodukten. Konkurrens på restproduktmarknaden är också en relevant oro. I dagsläget får många restprodukter en användning, vare sig det är i form av materialåtervinning, energiutvinning eller som en redan marknadsföringsbar biprodukt (Avfall Sverige, 2015). Skulle det finnas ytterligare en intressent för restprodukterna riskerar också konkurrensen hårdna till den grad att inköpspriset för dessa blir otolerbara. Sker svampodling på mindre skala kan det å andra sidan bli en utmaning att som aktör få in foten och tillträde till dessa "restproduktsekosystem".

För att kunna fasa ut importerat substrat behöver en inhemsk produktion kunna konkurrera i pris med importen, eller genom andra mervärden. Effektiv rationalisering av både substrattillverkning och odling kommer krävas för att uppnå detta (Oei, 2005). Skulle volymproduktion inte vara ett alternativ kan större selektivitet vid substratproduktion tillämpas för att öka utbytet av resprodukten genom högre biologisk effektivitet. Genom att rikta sig in på exempelvis al eller andra lättnedbrytbara trädarter, samt veddelar med mer andel bark eller övriga tillskott högvärd i enklare sockerarter, lignocellulosapolymer och kväveföreningar, går det att ytterligare maximera BE och därmed avkastningen per mängd odlingssubstrat. Detta skulle i så fall lämpa sig för mindre operationer där kvalitet premieras. BE behöver förvisso inte vara den enda metriken att gå efter när man utvärderar avkastning. Svampodling kräver tid och ju snabbare man kan skörda desto fler skördar kan man ta ut per år. Därför kan en alternativ approach vara att utvärdera odlingssubstrat och stam efter hur snabbt kolonisering sker och hur snabbt efter inokulering fruktkroppsbyggnad kan induceras.

Effektiv infrastruktur är också en förutsättning för ett effektivt utnyttjande av restprodukter. Detta är eftersträvansvärt på alla nivåer. I de industrier som genererar restprodukter måste infrastrukturen för de enskilda produktflödena vara tillräckligt ackommoderande för intressenterna, dvs. att det enkelt går att fånga upp dem i förädlingskedjan. God infrastruktur och effektiva kommunikationer bör också finnas mellan källorna av restprodukter och substrattillverkare, för rationell transport är potentiellt en stor del i ekvationen för att få ekonomi i det hela och ytterligare stärka

konkurrenskraften mot det importerade substratet. För biogasproduktion har geografiska tillgänglighetsanalyser gjorts för att fastställa var resurser finns och var de bäst kan nyttjas (Linné *et al.*, 2008). På liknande sätt skulle man kunna utforska vilka platser i Sverige som passar bäst för substratproduktion ur logistikhänseende och hur det relaterar till relevanta restprodukter som har olika tillgänglighet i olika delar av landet. Den geografiska närheten mellan svampodlare och kund bör också inkluderas i en eventuell analys, då matsvamp är en färskvara vars kvalitet är en faktor av tid och postharvestlösningar.

En återkommande problematik under arbetet var att hitta litterära referenser som behandlade svampar och odlingssubstrat på ett sätt som stämde överens med de mål som fanns med denna uppsats. Trots att rikligt med forskning har gjorts på just ostronskivling och shiitake är de flesta publikationer, enligt egen åsikt, mer eller mindre otillfredsställande. Skillnader i försöksupplägg och forskarsed gör att resultatens universalitet uteblir för att istället förbli något som fungerar i författarnas regionala kontext. Ämnesområdets komplexitet och avsaknaden av relevant data samt standardiserade mycelstammar och utvärderingsprotokoll bidrar till att det blir näst intill omöjligt att göra kvantitativa jämförelser mellan studier. Detta medförde att jag hämtade referenser från både studier med tillämpad svampodling som inriktning samt de mer bioteknologiska som studerade exempelvis svamparnas enzymatiska aktiviteter och tolkade detta ur ett ekologiskt perspektiv, vilket gjorde resultatdelens innehåll väldigt syntesberoende och resonerande för att passa frågeställningen.

Inom forskningsområdet generellt skulle det behövas ägnas resurser åt att utveckla en "best practice" vad det gäller odlingsförsök, samt att ta fram förbättrade screeningmetoder för själva undersökandet av substrats lämplighet och hur svampar interagerar med substratet och vad det då betyder för eventuell fruktkroppsproduktion. Den snabbaste och billigaste metoden är idag att studera myceltillväxt på agar som uppblandats med valt substrat, men denna tillväxt säger inte nödvändigtvis något om hur bra det fungerar som odlingssubstrat eller produktivitet. Det hade också varit intressant att utforska den genetiska- och biomolekylära aspekten av svamparnas interaktion med substratet för att undersöka vilka mekanismer som styr enzymutsöndring samt kol-/kväveupptag och hur det relaterar till substratkvalitet.

Att uppnå målet om svensk självförsörjning av exotiska matsvampar är inte trivialt. För att få definitivt svar på vilka svenska restprodukter som är bäst lämpade för en inhemsk substratproduktion måste man utföra praktiska försök där de olika tilltänkta restprodukterna prövas i olika kombinationer och med olika svampsorter och stammar. Eftersom det vetenskapliga värdet av dessa försök går att ifrågasätta kan forskaranslag vara svårt att räkna med. En alternativ väg vore att söka finansiering från branschaktörer, men eftersom marknaden är så marginell i Sverige kan det också vara en utmaning.

Utmaningarna med att teoretiskt utvärdera lämpligt odlingssubstrat är många och den egentliga ovissheten kring svampars levnadssätt gör sig hela tiden påmind. Jag tycker att Rayner & Boddy (1988) sammanfattade detta faktum rätt elegant:

"[...] the mycelium of a decay fungus cannot be regarded as a fixed entity in space and time. It is constantly changing and this will alter its interrelationship with its external environment as well as the interrelations between different phases of growth"

Om det representerar perspektivet att glaset är halvtomt, så ser nog Paul Stamets (2000) glaset som halvfyllt:

"For me, the goal of the cultivator is to surf the mycelial wave as it crests. The mycelial momentum will carry the process forward [...] This velocity of colonization nullifies any inherent imperfections at each step that would otherwise confound success"

Medvetenhet om båda perspektiv krävs nog för att framgångsrikt kunna odla vednedbrytande matsvampar.

5. Referenser

- Ali, M.A., Mehmood, M.I., Nawaz, R., Hanif, M.A. & Wasim, R. (2007). Influence of substrate pasteurization methods on the yield of oyster mushroom (*Pleurotus* species). *Pakistan J. Agric. Sci*, 44(2), ss. 300-304.
- Avfall Sverige. (2015). *Svensk Avfallshantering 2015*. Tillgänglig: http://www.avfallsverige.se/fileadmin/uploads/Statistikfiler/SAH_2015.pdf. [2017-01-12].
- Baldrian, P. (2003). Interactions of heavy metals with white-rot fungi. *Enzyme and Microbial technology*, 32(1), ss. 78-91.
- Baysal, E., Peker, H., Yalinkiliç, M.K. & Temiz, A. (2003). Cultivation of oyster mushroom on waste paper with some added supplementary materials. *Bioresource Technology*, 89(1), ss. 95-97.
- Bis' ko, N.A. & Bilay, V.T. (1996). Some physiological aspects of the cultivation of *Lentinula edodes* (Berk.) Singer. *Handlingar från 2nd International Conference on the Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP2)*. Penn. State University, University Park, Pennsylvania 1996, ss. 381-386. Tillgänglig: [http://wsmbmp.org/proceedings/2nd%20international%20conference/MBMP%20Proceedings%20of%20the%202nd%20International%20Conference%20\(White%20book\)/39%20Some%20Physiological%20Aspects%20of%20the%20Cultivation%20of%20Lentinula%20edodes%20\(Berk.\)%20Sing.pdf](http://wsmbmp.org/proceedings/2nd%20international%20conference/MBMP%20Proceedings%20of%20the%202nd%20International%20Conference%20(White%20book)/39%20Some%20Physiological%20Aspects%20of%20the%20Cultivation%20of%20Lentinula%20edodes%20(Berk.)%20Sing.pdf) [2017-01-12].
- Boa, E.R. (2004). *Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to people*: Food & Agriculture Org. Tillgänglig: <http://www.fao.org/3/a-y5489e.pdf> [2017-01-12].
- Buswell, J., Cai, Y., Chang, S., Peberdy, J., Fu, S. & Yu, H.-S. (1996). Lignocellulolytic enzyme profiles of edible mushroom fungi. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 12(5), ss. 537-542.
- Buswell, J. & Singh, M. (2014). Biochemical Features Influencing Mushroom-Substrate Compatibility. *Handlingar från 8th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP8)*, New Delhi, India, 19-22 November 2014, ss. 252-257. Tillgänglig: <http://wsmbmp.org/1/33.pdf> [2017-01-12].
- Cavalier-Smith, T. (1998). A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, 73(3), ss. 203-266.
- Chae, H.-J. & Ahn, J.-H. (2013). Optimization of rice bran and food waste compost contents in mushroom culture medium to maximize mycelial growth rate and fruit body yield of *Pleurotus ostreatus*. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 80, ss. 66-70.
- Chang, S.-T. (1977). The origin and early development of straw mushroom cultivation. *Economic botany*, 31(3), ss. 374-376.
- Chang, S.-T. & Miles, P.G. (2004). *Mushrooms: Cultivation, Nutritional Value, Medicinal Effect, and Environmental Impact*. 2:a uppl. Boca Raton: CRC Press.

- Chong, C. (2005). Experiences with wastes and composts in nursery substrates. *HortTechnology*, 15(4), ss. 739-747.
- Cooke, R.C. & Rayner, A.D.M. (1984). *Ecology of Saprotrophic Fungi*. New York: Longman.
- Danell, E. (1997). Successful cultivation of the golden chanterelle. *Nature*, 385, s. 303.
- De Micco, V., Balzano, A., Wheeler, E.A. & Baas, P. (2016). Tyloses and gums: a review of structure, function and occurrence of vessel occlusions. *IAWA journal*, 37(2), ss. 186-205.
- Deacon, J. (2006). *Fungal Biology*. 4:e uppl. Malden: Blackwell Publishing.
- Donoghue, J.D. & Denison, W.C. (1996). Commercial production of shiitake (*Lentinula edodes*) using whole-log chip of *Quercus*, *Lithocarpus*, and *Acer*. *Handlingar från 2nd International Conference on the Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP2)*. Penn. State University, University Park, Pennsylvania 1996, ss. 265-275. Tillgänglig: [http://wsmbmp.org/proceedings/2nd%20international%20conference/MBMP%20Proceedings%20of%20the%202nd%20International%20Conference%20\(White%20book\)/28%20Commercial%20Production%20of%20Shiitake%20\(Lentinula%20edodes\)%20Using%20Whol-log%20Chips%20of%20Quercus,%20Lithocarpus%20and%20Acer.pdf](http://wsmbmp.org/proceedings/2nd%20international%20conference/MBMP%20Proceedings%20of%20the%202nd%20International%20Conference%20(White%20book)/28%20Commercial%20Production%20of%20Shiitake%20(Lentinula%20edodes)%20Using%20Whol-log%20Chips%20of%20Quercus,%20Lithocarpus%20and%20Acer.pdf) [2017-01-12]
- Edlund, J., Björklund, L. & Persson, E. (2016). *Skogsindustrins virkesförbrukning samt produktion av skogsprodukter 2011-2015*. Tillgänglig: www.sdc.se/default.asp?id=3281. [2017-01-12].
- Elisashvili, V., Penninckx, M., Kachlishvili, E., Tsiklauri, N., Metreveli, E., Kharziani, T. & Kvesitadze, G. (2008). *Lentinus edodes* and *Pleurotus* species lignocellulolytic enzymes activity in submerged and solid-state fermentation of lignocellulosic wastes of different composition. *Bioresource Technology*, 99(3), ss. 457-462.
- EU (2012) *Kommissionens beslut av den 16 augusti 2012 om fastställande av ekologiska kriterier för tilldelning av EU:s miljömärke till trycksaker*. Tillgänglig: <http://eur-lex.europa.eu/eli/dec/2012/481/oj>. [2017-01-12].
- Fan, L., Pandey, A., Mohan, R. & Soccol, C. (2000). Use of various coffee industry residues for the cultivation of *Pleurotus ostreatus* in solid state fermentation. *Acta Biotechnologica*, 20(1), ss. 41-52.
- Gadd, G.M. (2004). Mycotransformation of organic and inorganic substrates. *Mycologist*, 18(02), ss. 60-70.
- Hanson, A.M., Hodge, K.T. & Porter, L.M. (2003). Mycophagy among primates. *Mycologist*, 17(01), ss. 6-10.
- Hansson, G. & Hansson, L. (2014). *Information om Ostronskivling*: Funginova AB. Tillgänglig: https://fungigarden.files.wordpress.com/2014/06/fungi_broschyr_web.pdf. [2017-01-12].
- Hawksworth, D.L. (2001). The magnitude of fungal diversity: the 1· 5 million species estimate revisited. *Mycological research*, 105(12), ss. 1422-1432.
- Housseinpour, R., Latibari, A.J., Farnood, R., Fatehi, P. & Sepiddehdam, S.J. (2010). Fiber morphology and chemical composition of rapeseed (*Brassica napus*) stems. *IAWA journal*, 31(4), ss. 457-464.

- Hålam, S. (2015). *Grönkompost som krukodlingssubstrat*. Grundnivå, G2E. Alnarp: SLU, Institutionen för biosystem och teknologi.
- Jain, S., Gujral, G., Jha, N. & Vasudevan, P. (1988). Heavy metal uptake by *Pleurotus sajor-caju* from metal-enriched duckweed substrate. *Biological Wastes*, 24(4), ss. 275-282.
- Jibbefors, H. (2015). *Hållbar produktion med vetedrank och vallfoder till idisslare*. Grundnivå, G2E. Uppsala: SLU, Institutionen för husdjurens utfodring och vård.
- Jo, E.-Y., Choi, J.-Y., Choi, J.-W. & Ahn, J.-H. (2013). Influence of food waste compost on the yield and mineral content of *Ganoderma lucidum*, *Lentinula edodes*, and *Pholiota adiposa* fruiting bodies. *Mycobiology*, 41(4), ss. 210-213.
- Kaal, E.E., Field, J.A. & Joyce, T.W. (1995). Increasing ligninolytic enzyme activities in several white-rot basidiomycetes by nitrogen-sufficient media. *Bioresource Technology*, 53(2), ss. 133-139.
- Kalberer, P. (1995). An investigation of the incubation phase of a shiitake (*Lentinus edodes*) culture. *Mushroom Sci*, 14, ss. 375-383.
- Klemm, D., Heublein, B., Fink, H.P. & Bohn, A. (2005). Cellulose: fascinating biopolymer and sustainable raw material. *Angewandte Chemie International Edition*, 44(22), ss. 3358-3393.
- KRAV (2014-12-29). *Svampodling*. Tillgänglig: <http://www.krav.se/svampodling>. [2017-01-12].
- Kurt, S. & Buyukalaca, S. (2010). Yield performances and changes in enzyme activities of *Pleurotus* spp. (*P. ostreatus* and *P. sajor-caju*) cultivated on different agricultural wastes. *Bioresource Technology*, 101(9), ss. 3164-3169.
- Leatham, G.F. (1985). Extracellular enzymes produced by the cultivated mushroom *Lentinus edodes* during degradation of a lignocellulosic medium. *Applied and environmental microbiology*, 50(4), ss. 859-867.
- Linné, M., Ekstrandh, A., Englesson, R., Persson, E., Björnsson, L. & Lantz, M. (2008). *Den svenska biogaspotentialen från inhemska råvaror*. Malmö. Avfall Sverige. (Rapport, 2008:02)
- Luz, J.M.R.d., Nunes, M.D., Paes, S.A., Torres, D.P., Silva, M.d.C.S.d. & Kasuya, M.C.M. (2012). Lignocellulolytic enzyme production of *Pleurotus ostreatus* growth in agroindustrial wastes. *Brazilian Journal of Microbiology*, 43(4), ss. 1508-1515.
- Mandeel, Q., Al-Laith, A. & Mohamed, S. (2005). Cultivation of oyster mushrooms (*Pleurotus* spp.) on various lignocellulosic wastes. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 21(4), ss. 601-607.
- Martin, A.R., Gezahegn, S. & Thomas, S.C. (2015). Variation in carbon and nitrogen concentration among major woody tissue types in temperate trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(6), ss. 744-757.
- Mata, G., Hernández, D.M. & Andreu, L.I. (2005). Changes in lignocellulolytic enzyme activities in six *Pleurotus* spp. strains cultivated on coffee pulp in confrontation with *Trichoderma* spp. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 21(2), ss. 143-150.

- Mata, G. & Savoie, J.-M. (1998). Extracellular enzyme activities in six *Lentinula edodes* strains during cultivation in wheat straw. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 14(4), ss. 513-519.
- McCarty, T., Boone, P. & Greenfield, S. (2010). *Mushrooms: industry & trade summary*. Washington, DC. United States International Trade Commission. (Rapport, 2010002)
- Membrillo, I., Sánchez, C., Meneses, M., Favela, E. & Loera, O. (2008). Effect of substrate particle size and additional nitrogen source on production of lignocellulolytic enzymes by *Pleurotus ostreatus* strains. *Bioresource Technology*, 99(16), ss. 7842-7847.
- Merrill, W. & Cowling, E.B. (1966). Role of nitrogen in wood deterioration: amounts and distribution of nitrogen in tree stems. *Canadian Journal of Botany*, 44(11), ss. 1555-1580.
- Michel, F., Thibault, J.F., Barry, J.L. & de Baynast, R. (1988). Preparation and characterisation of dietary fibre from sugar beet pulp. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 42(1), ss. 77-85.
- Mikeš, V., Zofall, M., Chytil, M., Fulneček, J. & Scháně, L. (1994). Ammonia-assimilating enzymes in the basidiomycete fungus *Pleurotus ostreatus*. *Microbiology*, 140(4), ss. 977-982.
- Mikiashvili, N., Wasser, S.P., Nevo, E. & Elisashvili, V. (2006). Effects of carbon and nitrogen sources on *Pleurotus ostreatus* ligninolytic enzyme activity. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 22(9), ss. 999-1002.
- Moore, D. (1998). *Fungal Morphogenesis*. (Developmental and Cell Biology Series. New York: Cambridge University Press.
- Moore, D., Robson, G.D. & Trinci, A.P.J. (2011). *21st Century Guidebook to Fungi*. New York: Cambridge University Press.
- Neova. (2017). *Sågverksbiprodukter*. Tillgänglig: <http://www.neova.se/sagverksbiprodukter-0> [2017-01-12].
- Nilsson, D. & Bernesson, S. (2009). *Halm som bränsle*. Uppsala. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för energi och teknik. (Rapport: 011).
- Nilsson, P., Cory, N. & Wikberg, P.-E. (2016). *Skogsdata 2016*. Umeå. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för skoglig resurshushållning.
- Nordic Sugar. (2017). *Betfor®*. Tillgänglig: <http://www.nordicsugar.se/foder/hast/betforr/> [2017-01-12].
- Nunes, M.D., da Luz, J.M.R., Paes, S.A., Ribeiro, J.J.O., da Silva, M.d.C.S. & Kasuya, M.C.M. (2012). Nitrogen supplementation on the productivity and the chemical composition of oyster mushroom. *Journal of Food Research*, 1(2), s. 113.
- Obodai, M., Cleland-Okine, J. & Vowotor, K. (2003). Comparative study on the growth and yield of *Pleurotus ostreatus* mushroom on different lignocellulosic by-products. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 30(3), ss. 146-149.
- Oei, P. (2005). Exotic Mushroom Production in Europe Needs Innovations. *Handlingar från 5th International Conference on the Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP5), Shanghai, China, 2005*, ss. 455-462. Tillgänglig:

- <http://wsmbmp.org/proceedings/5th%20international%20conference/pdf/chapter%2064.pdf> [2017-01-12].
- Oseni, T.O., Dlamini, S.O., Earnshaw, D.M. & Masarirambi, M.T. (2012a). Effect of substrate pre-treatment methods on oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) production. *Int J Agric Biol*, 14(2), ss. 251-255.
- Oseni, T.O., Dube, S.S., Wahome, P.K., Masarirambi, M.T. & Earnshaw, D. (2012b). Effect of wheat bran supplement on growth and yield of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) on fermented pine sawdust substrate. *Experimental Agriculture and Horticulture*, ss. 30-40.
- Pérez, J., Munoz-Dorado, J., de la Rubia, T. & Martinez, J. (2002). Biodegradation and biological treatments of cellulose, hemicellulose and lignin: an overview. *International Microbiology*, 5(2), ss. 53-63.
- Philippoussis, A., Diamantopoulou, P., Papadopoulou, K., Lakhtar, H., Roussos, S., Parissopoulos, G. & Papanikolaou, S. (2011). Biomass, laccase and endoglucanase production by *Lentinula edodes* during solid state fermentation of reed grass, bean stalks and wheat straw residues. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 27(2), ss. 285-297.
- Philippoussis, A., Diamantopoulou, P. & Zervakis, G. (2002). Monitoring of mycelial growth and fructification of *Lentinula edodes* on several agricultural residues. *Handlingar från 4th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP4), Cuernavaca, México, 2002*, ss. 279-287. Tillgänglig: <http://wsmbmp.org/proceedings/4th%20international%20conference/Documentos%20Word/7%20Crop%20M/1%20CRM-99%20shiitake%20OK.doc> [2017-01-12].
- Philippoussis, A., Diamantopoulou, P. & Zervakis, G. (2003). Correlation of the properties of several lignocellulosic substrates to the crop performance of the shiitake mushroom *Lentinula edodes*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 19(6), ss. 551-557.
- Philippoussis, A., Zervakis, G. & Diamantopoulou, P. (2001). Bioconversion of agricultural lignocellulosic wastes through the cultivation of the edible mushrooms *Agrocybe aegerita*, *Volvariella volvacea* and *Pleurotus* spp. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 17(2), ss. 191-200.
- Rayner, A.D.M. & Boddy, L. (1988). *Fungal Decomposition of Wood: Its Biology and Ecology*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
- Richardsson, A. (2014). Ljus framtid för svensk matsvamp. *Viola*. Tejarp: Tejarps Förlag AB, ss. 42-43.
- Royse, D., Bahler, B. & Bahler, C. (1990). Enhanced yield of shiitake by saccharide amendment of the synthetic substrate. *Applied and environmental microbiology*, 56(2), ss. 479-482.
- Royse, D. & Bahler, C. (1986). Effects of genotype, spawn run time, and substrate formulation on biological efficiency of shiitake. *Applied and environmental microbiology*, 52(6), ss. 1425-1427.
- Royse, D.J. (1992). Recycling of spent shiitake substrate for production of the oyster mushroom, *Pleurotus sajor-caju*. *Applied microbiology and biotechnology*, 38(2), ss. 179-182.

- Royse, D.J. (1996). Yield stimulation of shiitake by millet supplementation of wood chip substrate. *Mushroom biology and mushroom products. Penn State University Press, Pennsylvania*, ss. 277-283.
- Royse, D.J. (2014). A global perspective on the high five: Agaricus, Pleurotus, Lentinula, Auricularia & Flammulina. *Handlingar från 8th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP8), New Delhi, India, 2014*, ss. 1-6. Tillgänglig: <http://wsmbmp.org/1/01.pdf> [2017-01-12].
- Royse, D.J. & Sanchez-Vazquez, J.E. (2001). Influence of substrate wood-chip particle size on shiitake (*Lentinula edodes*) yield. *Bioresource Technology*, 76(3), ss. 229-233.
- Royse, D.J. & Sanchez-Vazquez, J.E. (2003). Influence of precipitated calcium carbonate (CaCO₃) on shiitake (*Lentinula edodes*) yield and mushroom size. *Bioresource Technology*, 90(2), ss. 225-228.
- Royse, D.J. & Sanchez, J.E. (2007). Ground wheat straw as a substitute for portions of oak wood chips used in shiitake (*Lentinula edodes*) substrate formulae. *Bioresource Technology*, 98(11), ss. 2137-2141.
- Sánchez, C. (2009). Lignocellulosic residues: biodegradation and bioconversion by fungi. *Biotechnology advances*, 27(2), ss. 185-194.
- Schultz, T.R. & Brady, S.G. (2008). Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), ss. 5435-5440.
- Shah, Z., Ashraf, M. & Ishtiaq, C.M. (2004). Comparative study on cultivation and yield performance of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) on different substrates (wheat straw, leaves, saw dust). *Pakistan Journal of Nutrition*, 3(3), ss. 158-160.
- Shen, Q., Liu, P., Wang, X. & Royse, D.J. (2008). Effects of substrate moisture content, log weight and filter porosity on shiitake (*Lentinula edodes*) yield. *Bioresource Technology*, 99(17), ss. 8212-8216.
- Shrivastava, B., Thakur, S., Khasa, Y.P., Gupte, A., Puniya, A.K. & Kuhad, R.C. (2011). White-rot fungal conversion of wheat straw to energy rich cattle feed. *Biodegradation*, 22(4), ss. 823-831.
- Silva, E., Machuca, A. & Milagres, A. (2005). Effect of cereal brans on *Lentinula edodes* growth and enzyme activities during cultivation on forestry waste. *Letters in applied microbiology*, 40(4), ss. 283-288.
- Stamets, P. (2000). *Growing Gourmet and Medicinal Mushrooms*. 3:e uppl. Berkeley: Ten Speed Press.
- Sun, S., Liu, J., Hu, K. & Zhu, H. (2011). The level of secreted laccase activity in the edible fungi and their growing cycles are closely related. *Current microbiology*, 62(3), ss. 871-875.
- Tateno, M. (2003). Benefit to N₂-fixing alder of extending growth period at the cost of leaf nitrogen loss without resorption. *Oecologia*, 137(3), ss. 338-343.
- Tordoff, G.M., Boddy, L. & Jones, T.H. (2006). Grazing by *Folsomia candida* (Collembola) differentially affects mycelial morphology of the cord-forming basidiomycetes

- Hypholoma fasciculare, Phanerochaete velutina and Resinicium bicolor. *Mycological research*, 110(3), ss. 335-345.
- Tuor, U., Winterhalter, K. & Fiechter, A. (1995). Enzymes of white-rot fungi involved in lignin degradation and ecological determinants for wood decay. *Journal of Biotechnology*, 41(1), ss. 1-17.
- Vane, C.H., Drage, T.C. & Snape, C.E. (2003). Biodegradation of oak (*Quercus alba*) wood during growth of the shiitake mushroom (*Lentinula edodes*): a molecular approach. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(4), ss. 947-956.
- Wang, B. & Qiu, Y.-L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), ss. 299-363.
- Wang, D., Sakoda, A. & Suzuki, M. (2001). Biological efficiency and nutritional value of *Pleurotus ostreatus* cultivated on spent beer grain. *Bioresource Technology*, 78(3), ss. 293-300.
- Wasser, S.P. (2005). Shiitake (*Lentinus edodes*). I: Coates, P.M., Blackman, M.R., Cragg, G.M., Levine, M., White, J.D. & Moss, J. (red.) *Encyclopedia of dietary supplements*, ss. 653-664.
- Xu, J.Z., Zhang, J.L., Hu, K.H. & Zhang, W.G. (2013). The relationship between lignin peroxidase and manganese peroxidase production capacities and cultivation periods of mushrooms. *Microbial biotechnology*, 6(3), ss. 241-247.
- Yildiz, S., Yildiz, Ü.C., Gezer, E.D. & Temiz, A. (2002). Some lignocellulosic wastes used as raw material in cultivation of the *Pleurotus ostreatus* culture mushroom. *Process Biochemistry*, 38(3), ss. 301-306.
- Zadražil, F. (1980). Influence of ammonium nitrate and organic supplements on the yield of *Pleurotus sajor caju* (Fr.) sing. *Applied microbiology and biotechnology*, 9(1), ss. 31-35.
- Zadražil, F. & Brunnert, H. (1980). The influence of ammonium nitrate supplementation on degradation and in vitro digestibility of straw colonized by higher fungi. *European journal of applied microbiology and biotechnology*, 9(1), ss. 37-44.
- Zhang, Y., Geng, W., Shen, Y., Wang, Y. & Dai, Y.-C. (2014). Edible mushroom cultivation for food security and rural development in China: bio-innovation, technological dissemination and marketing. *Sustainability*, 6(5), ss. 2961-2973.
- Özçelik, E. & Pekşen, A. (2007). Hazelnut husk as a substrate for the cultivation of shiitake mushroom (*Lentinula edodes*). *Bioresource Technology*, 98(14), ss. 2652-2658.