



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för mark och miljö

Biotiska faktorerers inverkan på markstrukturen

Effects of biotic factors on soil structure

Sanna Krüger Persson

Kandidatuppsats i biologi
Agronomprogrammet – mark/växt

Examensarbeten, Institutionen för mark och miljö, SLU
2017:11

Uppsala 2017

Biotiska faktorerers inverkan på markstrukturen

Effects of biotic factors on soil structure

Sanna Krüger Persson

Handledare: Björn Lindahl, institutionen för mark och miljö, SLU

Biträdande handledare: Thomas Keller, institutionen för mark och miljö, SLU

Examinator: Nicholas Jarvis, institutionen för mark och miljö, SLU

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E

Kurstitel: Självständigt arbete i biologi - kandidatarbete

Kurskod: EX0689

Program/utbildning: Agronomprogrammet – mark/växt 270 hp

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2017

Serietitel: Examensarbeten, Institutionen för mark och miljö, SLU

Delnummer i serien: 2017:11

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

Nyckelord: markstruktur, näringsväv, feedback, markorganismer, aggregat

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap
Institutionen för mark och miljö

Sammanfattning

Markstrukturen är en avgörande faktor gällande markens funktion, däribland utgör växtplats för rötter, påverkar cirkulationen av näringsämnen och gasutbytet samt bildar markorganismernas levnadsmiljö. Markstrukturen påverkar vilka organismer som lever i jorden samtidigt som organismerna påverkar markstrukturen. Sambandet mellan markstrukturen och markorganismer är ett komplext system där olika interaktioner leder till olika feedback loops. Olika markorganismer påverkar markstrukturen i olika stor utsträckning där maskar, svampar, bakterier har en direkt påverkan på markstrukturen medan hoppstjärter, kvalster, nematoder och protozoer har en indirekt påverkan. Flertalet av markorganismerna utsöndrar extracellulära polymera substanser som kittar samman markpartiklar och bidrar till att bilda aggregat. Rötter skapar porer i marken genom deras framväxt och utsöndrar extracellulära substanser som bidrar till ökad aggregering av markpartiklar. Rötterna och förnan skapar ett energiflöde ner i marken som påverkar utformningen av näringsväven. Utformningen av näringsväven påverkar i sin tur markstrukturen och hur energin förs vidare i olika trofiska nivåer i marken. Kvalitén och mängden av det organiska materialet från rötterna och förnan påverkar vilka markorganismer som lever där, samt har inverkan på varaktigheten av aggregeringen av markpartiklar. Hur jorden brukas genom olika jordbruksmetoder är en viktig faktor i hur markstrukturen utformas och vilka organismer som lever där, framför allt hur jorden bearbetas och vilka grödor som odlas påverkar.

Syftet med arbetet var att redogöra hur olika biotiska faktorer påverkar markstrukturen genom aggregering av markpartiklar. Arbetet utfördes som en litteraturstudie av den forskning som finns inom området samt belyser områden där det finns kunskapsluckor i nuläget.

Nyckelord: markstruktur, näringsväv, feedback, markorganismer, aggregat

Abstract

Soil structure is a key factor in the functioning of soil, including its ability to support root growth. Soil structure influences the circulation of nutrients and affects the gas exchange, and acts as habitat for the soil organisms. Soil structure influences which organisms that live in the soil, at the same time as the soil organisms affects the soil structure. The relationship between the soil structure and the soil organisms is a complex system where different interactions lead to feedback loops. Different soil organisms affect the soil structure in different ways. Earthworms, fungi and bacteria affect soil structure directly while collembola, mites, nematodes and protozoa have an indirect impact on the soil structure. Some of the soil organisms exudate extracellular polymeric substances that bind together soil particles and form aggregates. Roots create pores in the soil through their growth and contribute to the formation of aggregates by their exudates of extracellular substances. Roots and litter constitute an energy input into the soil that influence and shape the soil food web, which in turn influences the soil structure and feeds back on how the energy flows through the soil. The quality and amount of organic matter from the roots and litter affect which organisms that live in the soil, and influence the durability of aggregation of soil particles. Soil management, in particular soil tillage and crop selection, have a large impact on soil structure and the organisms that live in the soil.

The aim of this essay was to review how different biotic factors influence soil structure through aggregation of soil particles. This was performed through a literature study of the research that was available on the subject. The essay also illuminates where more research is needed.

Keyword: soil structure, food web, feedback, soil organisms, aggregate

Innehållsförteckning

1	Inledning	2
2	Metod	3
3	Bakgrund	4
3.1	Markstruktur	4
3.2	Näringsväven i marken	6
3.3	Sambandet mellan markstruktur och näringsvävar	8
4	Rötter	9
5	Faunans påverkan på markstrukturen	11
5.1	Maskar	12
5.2	Hoppstjärtar och kvalster	14
5.3	Nematoder	14
6	Mikroorganismers påverkan på markstrukturen	15
6.1	Extracellulära polymera substanser	15
6.2	Svampar	16
6.3	Bakterier	18
6.4	Protozoer	20
6.5	Alger	20
7	Jordbrukssystem, markstruktur och näringsvävar	21
8	Slutsats och kunskapsluckor	25
9	Tack	27
	Referenslista	28

1 Inledning

Markstrukturen spelar en viktig roll i odlingsystemet och är en avgörande faktor gällande markens funktion, däribland utgör växtplats för rötter och påverkar vilken fauna som lever där (Six *et al.*, 2000). Markstrukturen påverkar vilka organismer som lever i marken samtidigt som organismerna påverkar markstrukturen (Lee & Pankhurst, 1992). Samspelet mellan olika organismer och markstrukturen är ett komplext system där olika interaktioner leder till antingen positiva eller negativa feedback loops som påverkar balansen mellan de olika markorganismerna. Hur marken brukas genom olika jordbruksmetoder är en viktig faktor för hur markstrukturen är uppbyggd och hur näringsväven i marken är utformad, framför allt jordbearbetning och vilka grödor som odlas påverkar (Bronick & Lal, 2005).

Det har det forskats mycket på framför allt rötters, maskars och till en viss del bakteriers påverkan på markstrukturen. Däremot saknas det mycket kunskap om övriga markorganismers inverkan på markstrukturen och vad som påverkar balansen mellan dessa.

Syftet med detta arbete var att undersöka hur balansen mellan olika biotiska faktorer, främst rötter och olika markorganismer, påverkar markstrukturen genom aggregering av markpartiklar. Arbetet utfördes som en litteraturstudie av den forskning som finns tillgänglig inom det berörda området samt belyser där det i nuläget finns kunskapsluckor.

2 Metod

Arbetet utfördes som en litteraturstudie och sammanställning av den litteratur som finns inom det berörda området. För att begränsa arbetet fokuserade jag på de biotiska faktorer som påverkar markstrukturen, främst genom aggregering av markpartiklar, samt att ge en relativt grundläggande och övergripande bild över balansen mellan dessa och hur de är sammankopplade.

Inledningsvis ges en beskrivning av begreppet markstruktur och näringsvävar i marken samt hur dessa är sammankopplade. Därefter övergår arbetet till att beskriva de olika biotiska faktorerna som inverkar på markstrukturen. Avslutningsvis sammankopplas biotiska faktorer och olika jordbrukssystem tillsammans med egna tankar och om kunskapsluckor.

3 Bakgrund

3.1 Markstruktur

Markstruktur betecknar hur markens partiklar är inbördes lagrade och förenade med varandra. Partiklarnas storlek och form inverkar på kontinuiteten av markens porositet och hålrum, dess kapacitet att omvandla organiska och oorganiska substanser samt förmåga att främja eller hämma rottillväxt och utveckling (Lal, 1991).

Markstrukturen är en avgörande faktor gällande markens funktion, hur den verkar som växtplats för rötter, vilken fauna som lever där och är en miljöindikator med avseende på framför allt lagring av kol och vattenkvalitet (Six *et al.*, 2000). Markstrukturen påverkar hur vattnet i marken rör sig, gasutbyte, cirkulation av näringsämnen och erosion (Bronick & Lal, 2005). Flera faktorer påverkar vilken markstruktur som uppkommer på en plats och hur stabil denna struktur är under varierande förhållanden. Berggrund och därmed mineralsammansättning, markens textur, humus innehåll och biologisk aktivitet är några viktiga faktorer. Även faktorer som andelen utbytbara katjoner, saltkoncentration och andelen utfällda ler- och humuspartiklar påverkar markstrukturen (Eriksson *et al.*, 2011). Aggregering av markpartiklar används ofta som ett mått på markstruktur och en stabil aggregatstruktur är att föredra förslås att behålla markens bördighet, främja porositeten, minska erosion och främja rottillväxten (Six *et al.*, 2000).

Aggregat är sekundära partiklar som är en kombination av mineralpartiklar tillsammans med organiska och oorganiska ämnen. Aggregat kan bildas på flera olika sätt och processen sker i flera steg där olika bindningar medverkar i olika steg (Tisdall & Oades, 1982). Principiellt utgår man från att mikroaggregat binds samman och bildar makroaggregat, där bindningarna inom mikroaggregaten är stabilare än bindningarna mellan dem. Mikroaggregat bildas från organiska molekyler som sitter fast på lerpartiklar och katjoner, när dessa i sin tur slås samman med andra

partiklar bildas makroaggregat. Enligt ett kemiskt-fysikaliskt synsätt uppstår aggregering genom att markpartiklar omorganiserar, utflockas och sedimenteras. Aggregering är en komplex dynamik där flera faktorer påverkar processen, såsom miljön, hur marken brukas, växter och fauna och jordens egenskaper (mineralsammansättning, textur, halten av organiskt kol, mikrobiell aktivitet, utbytbara joner, näringsämnen och vattenhållande förmåga) (Bronick & Lal, 2005).

Aggregat förekommer i flera olika storlekar och former. De delas ofta in i mikroaggregat (<250 μm) och i markroaggregat (>250 μm) vilka i sin tur delas in i fler grupper med avseende på storlek (Tisdall, 1982). En aggregerad struktur innehåller både fina, vattenhållande porer inuti aggregaten och större porer mellan aggregaten som lätt släpper igenom vatten och luft, vilket ger en god växtplats för rötter (Chenu & Cosentino, 2011).

Utfällning av hydroxider, fosfater och karbonater bidrar till ökad aggregering. Katjoner som Si_4^+ , Fe_3^+ , Al_3^+ och Ca_2^+ bidrar till ökad utfällning av ämnen som binder samman partiklar. Katjoner kan även bilda bryggor mellan organiskt material i marken och lera vilket kan resultera i aggregering (Bronick & Lal, 2005).

Klimatet kan påverka markstrukturen genom att skapa cykler av vätning och torkning av jorden. Detta kan leda till att markpartiklar omorganiserar och potentiellt öka aggregering och stabiliteten av aggregat beroende på vilken jordart det rör sig om (Bronick & Lal, 2005). Generellt ökar cykler av vätning och torkning aggregatstrukturen, men det kan även ha negativa effekter genom att bryta ner aggregat. Det senare beror framför allt på att det sker en ojämn vätning och svällning av aggregat samt att det finns luft i porerna som stängs inne i aggregaten (Six *et al.*, 2004).

Markstrukturen är en dynamisk struktur som förändras med tiden på grund av att det ständigt pågår olika processer i marken och att markstrukturen påverkas av yttre faktorer. Aggregaten i marken kan både stabiliseras och brytas ned av flera olika mekanismer beroende på dess ingående bindningar. Klimat och hur landskapet är format påverkar markstrukturen genom faktorer som temperatur, nederbörd, markens lutning och läge. Markens egenskaper, såsom textur, mineralogi, organiskt material och fauna, inverkar på hur marken påverkas av klimatet. Olika former av markanvändning kan påverka strukturen både genom att utsätta den för hög stress så att den kollapsar och främja den genom luckring av jorden. Kortsiktigt har varierande vätning och torkning samt inkorporering av färskt organiskt material störst effekt på aggregering. Säsongsmissigt har variationer i klimat och biologisk aktivitet större effekt på aggregering än markanvändning och odlingsmetoder (Chenu & Cosentino, 2011).

3.2 Näringsväven i marken

Näringsväven i marken är ett komplext system som innehåller en bred diversitet av organismer som lever där. I de flesta terrestra ekosystem är näringsväven betydligt mer varierad under jord än den ovan jord. En stor del av de organismer som lever i marken är svåra att identifiera, och många är än idag inte formellt vetenskapligt beskrivna. Samtidigt som kartläggning av näringsvävar mestadels behandlat näringsvävar ovan jord vilket har lett till att det råder en viss kunskapsbrist när det gäller näringsväven i marken (de Vries *et al.*, 2012; Wardle, 2006).

Näringsväven i marken är ett system som består av en bas av resurser (organiskt material som löv- och rotförna, rotexudat), mikrofloran (bakterier och svampar) och olika grupper av micro-, meso- och makrofauna som lever på mikrofloran, organiskt material och av varandra (Wardle *et al.*, 1998). Interaktioner både inom och mellan de olika trofiska nivåerna i marken styr hur energin flödar och näringsämnen cirkulerar, vilket påverkar hur näringsväven i marken utformas och förändras. Mikrofloran i marken är till stor del ansvarig för den biokemiska nedbrytningen av organiskt material som sker med hjälp av enzymer som organismerna utsöndrar. Genom markfaunans predation och fysiska omvandling av förna är markfaunan kraftfulla regulatorer av den mikrobiella tillväxten, dess aktivitet och omsättning (Wardle *et al.*, 1998; Seastedt, 1984).

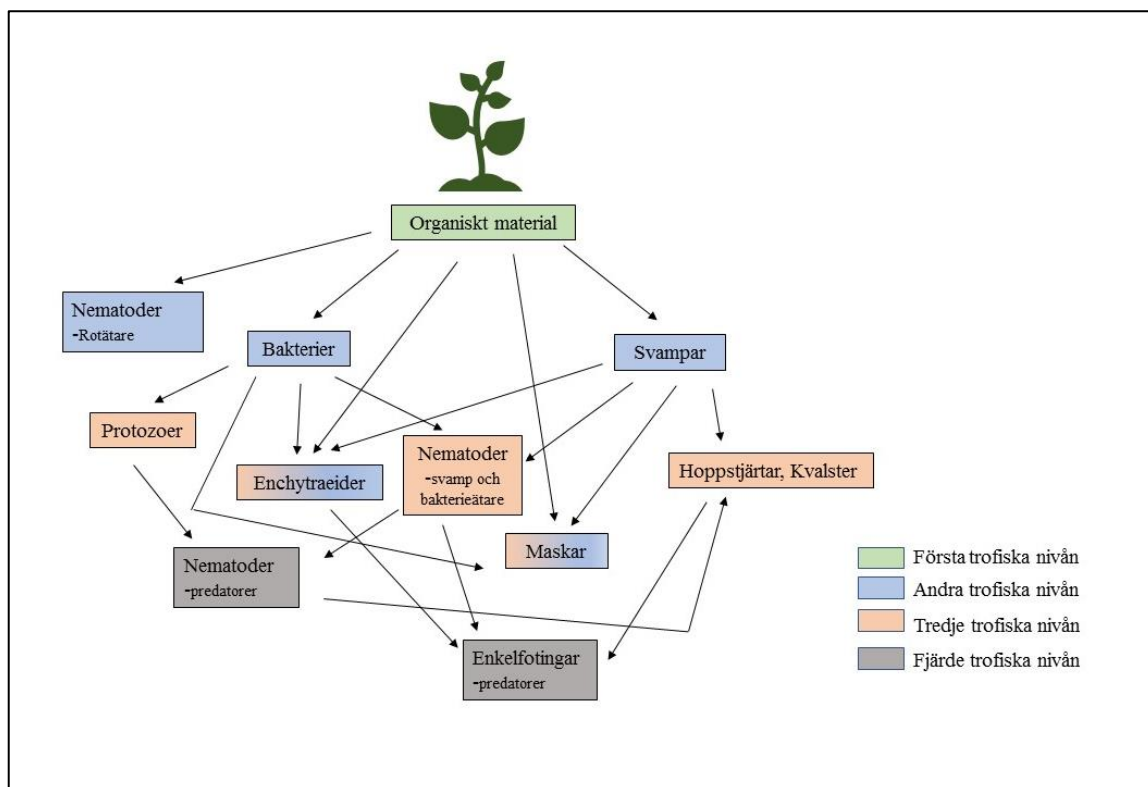
Komponenter i näringsväven regleras i huvudsak på två sätt, antingen ”bottom up” eller ”top down” (Hairston *et al.*, 1960). I ett bottom up-system resulterar effekterna på en grupp av organismer främst av tillgången på föda i nästa lägre trofiska nivå. Vilka organismer som lever där regleras ofta genom att de konkurrerar om de begränsande resurser som finns. I en näringsväv med nedbrytare är tillgängligheten på resurser ofta beroende av mängden och kvalitén av organiskt material som kommer in i systemet, vilket i sin tur beror på nettoprimärproduktionen (Wardle *et al.*, 1998). I ett top down-system resulterar effekterna på en grupp av organismer främst av predation, vilket ofta reducerar bytespopulationerna (eller biomassan) till en sådan nivå att deras tillgänglighet på föda inte är en begränsande faktor. I näringsvävar med nedbrytare, och i de flesta andra näringsvävar, regleras vissa funktionella grupper främst genom konkurrens medan andra främst regleras genom predation (Wardle & Yeates, 1993). Även indirekta interaktioner mellan trofiska nivåer som inte är närliggande kan ha stor inverkan på näringsväven, exempelvis genom frigörande av näring som kan påverka flera trofiska nivåer i näringsväven (Wardle *et al.*, 1998).

Näringsväven i marken består av komplexa serier av interaktioner där olika komponenter är påverkade av ”bottom up” respektive ”top down” styrda krafter (Deruiter *et al.*, 1995). I och med att styrkan av dessa krafter kan variera betydligt

är det svårt att generalisera effekterna av att en viss population eller nettoprimärproduktion förändras (Wardle *et al.*, 1998).

I grund och botten är alla näringsvävar drivna av primärproduktion. Olika faktorer som påverkar nettoprimärproduktionen såsom koldioxidhalt, kvävenedfall och förändringar i mikroklimat, kan inducera effekter som påverkar flera trofiska nivåer (Hairston *et al.*, 1960). Det är inte enbart nettoprimärproduktionen som påverkar vilka organismer som lever i markens näringsväv; även kvalitén på materialet som växterna producerar påverkar vilka organismer som lever i marken. När det gäller den mikrobiella biomassan har man sett att den både kan öka och minska av en ökad nettoprimärproduktion. Detta beror troligen på olika växters förmåga att bidra med resurser till mikroorganismerna eller motarbeta dem genom att konkurrera om begränsande näringsresurser (Wardle *et al.*, 1998).

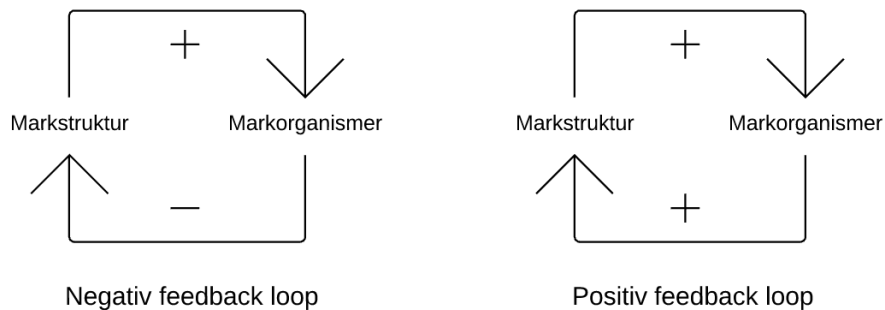
Faktorer som styr näringsväven i marken är mycket debatterade. Det har föreslagits att lokal variation i sammansättningen av mikrobiella samhällen framför allt beror på vilka växter och substratkällor som finns närvarande. På regional och kontinental nivå är det främst faktorer som klimat, topografi och markens pH som inverkar på organismsamhället i marken. Det är alltså en kombination av abiotiska och biotiska faktorer som påverkar sammansättningen av organismsamhällena som lever i marken (de Vries *et al.*, 2012).



Figur 1. Schematisk bild över näringsväven i marken

3.3 Sambandet mellan markstruktur och näringsvävar

Sambandet mellan markstruktur och de organismer som lever i marken är ett komplext system där olika faktorer påverkar i vilken riktning utvecklingen av markstrukturen och näringsväven förändras. Markstrukturen påverkar vilka organismer som lever i marken samtidigt som markorganismerna påverkar utveckling och uppbyggnad av markstrukturen. Komplexiteten i olika marksystem resulterar från interaktioner av olika processer som kan ske samtidigt i olika rumsliga, tidsmässiga och organisatoriska skalor (Lee & Pankhurst, 1992). Interaktionerna mellan näringsväven och markstrukturen kan beskrivas med hjälp av ”feedback loops” där de olika interaktionerna får olika effekter beroende på var och hur de sker och med vilken styrka. Man skiljer ofta mellan negativa feedback loops och positiva feedback loops. Negativa feedback loops är regleringsmekanismer där en händelse får följder som verkar i motsatt riktning. Negativa feedback loops tenderar till att stabilisera system och motverka förändringar. Positiva feedback loops är företeelser vars följder verkar förstärkande och tenderar till göra system mer ostabila, kaotiska eller föränderliga. Positiva och negativa feedback loops kan ske samtidigt, vara sammankopplade eller leda till att andra feedback loops sker, vilket gör att effekten av en specifik feedback loop kan vara svår att förutsäga.



Figur 2. Principiella feedback loops (Sanna Krüger Persson, 2017)

4 Rötter

Växterns rötter och rhizosfär (kontaktzonen mellan roten och marken) har flera effekter på aggregering av markpartiklar. Rötter fångar in, omgrupperar markpartiklar och utsöndrar rotexudat (alla utsöndringar från roten till rhizosfären), vilket resulterar i fysiska, kemiska och biologiska förändringar som påverkar aggregering. Aggregering tenderar till att öka med ökad rotlängd och aggregatstabiliteten är högre i rhizosfären jämfört med den övriga marken. Detta beror till stor del på grund av rotexudat, rotmassa, rotdensitet, rotlängd, rotomsättning och tillväxten av svamphyfer som påverkar aggregering (Bronick & Lal, 2005). Lerpartiklar som finns nära rötterna tenderar till att lägga sig parallellt med rötterna och antalet partiklar som är fästa på roten ökar med rotens ålder (Tisdall & Oades, 1982).

Kemiskt ökar rötter aggregering genom att de utsöndrar olika föreningar som har cementerande effekter på markpartiklar. Utsöndrande av bland annat polysackarider kan stabilisera aggregat genom en ökad bindingsstyrka och en minskad hastighet av vätning av aggregat. Rötter kan även påverka jonbalansen och den osmotiska balansen i rhizosfären genom näringsupptag vilket kan påverka aggregering (Czarnes *et al.*, 2000).

Olika rotsystem påverkar aggregering olika, vilket är relaterat till olika rotegenskaper, rotexudat och funktioner. Många rotsystem bildar stora nätverk som stabiliserar marken och håller den samman på en relativt stor skala. På en mindre skala kan fina, tunna rötter och deras rothår direkt forma och stabilisera aggregat. Aggregaten som bildas med hjälp av fina rötter och rothår är ofta kopplade med de indirekta effekter som påverkar aggregering såsom ökad mikrobiell aktivitet eller frigörande av bindande substanser (Angers & Caron, 1998). I rhizosfären lever stora populationer av markorganismer på grund av den gynnsamma levnadsmiljö rhizosfären utgör då det i rhizosfären finns lättillgänglig föda i form av substrat och organiskt material från rötterna. Mikroorganismerna i rhizosfären bidrar även de till en ökad aggregering (Czarnes *et al.*, 2000). Generellt påverkar omfattande fibrösa rötter, exempelvis från perenna gräs, aggregering av makroaggregat, medan exempel-

vis rötter från baljväxter är associerat med en högre mikrobiell biomassa som påverkar aggregering (Bronick & Lal, 2005). Rötters effekt på aggregering är ofta sammankopplad med arbuskulära mykorrhiza svampar som tillsammans med rötterna leder till ökad aggregering.

När rötter växer genom marken skapar de nya porer samtidigt som de förstör redan existerande porer. En stor andel av de porer som rötterna skapar är makroporer som har en viktig roll när det gäller vattenflödet och gasutbytet i marken. Jordars strukturella stabilitet är ofta påverkat av vatteninnehållet och variationer av vatteninnehåll över tid. Markens kohesionskrafter och styrka ökar ofta med minskande markvatten som ett resultat av fler kontaktpunkter och kapillära krafter. Vattenupptag av rötter ökar därmed oftast markens stabilitet. Framför allt på aggregatnivå sker en ökad kohesion av minskad vattenmängd som leder till stabilare aggregat.

Rötters effekt på markstrukturen är ofta associerat med ökad aggregering och stabilitet men de kan även sönderdela aggregat. Genom att rötterna penetrerar makroaggregat och växer igenom dem kan de sönderdelas till mikroaggregat vilket påverkar markstrukturen negativt (Angers & Caron, 1998).

Nedbrytning av växtrester och rötter främjar aggregering, och effekten verkar till stor del vara sammankopplad med typen av växtmaterial och hur lätt det är att bryta ned. Framför allt påverkar mängden och sammansättningen av växtmaterialet andelen föda till markorganismerna som påverkar storleken på deras populationer och aktivitet (Tisdall & Oades, 1982).

5 Faunans påverkan på markstrukturen

Markfaunan utgör en relativt liten del av den totala biomassan i marken men har stor inverkan på markstrukturen i både utformning och tidsmässiga skalor. All markfauna som lever större delen av sina liv i marken påverkar genomluftning och dränering av marken (Wilkinson *et al.*, 2009). Effekten av markfaunan tenderar till att vara relaterad till djurens storlek samt deras rörelse och förflyttning i marken (Lavelle *et al.*, 1997). De främjar aggregatstrukturen och kan potentiellt förändra distributionen av markpartiklar genom att gräva, blanda om material och processa organiskt material genom konsumtion (Wilkinson *et al.*, 2009). Genom att markfaunan sönderdelar förnan i marken bidrar detta till en ytförstoring av förna vilket gynnar koloniseringen och tillväxt av mikroorganismer. Mikroorganismerna bidrar med aggregatbildande effekter som leder till en förbättrad markstruktur. Markdjuren kan i sin tur utnyttja den lättillgängliga energin och näringen i mikroorganismerna genom att beta bort gammal och inaktiv mikrobiell bio- och nekrosmassa. Genom den direkta konsumtionen av mikroorganismer frigör markdjuren växtnäring och minskar konkurrensen i mikroorganismersamhället vilket bidrar till förnyring och nyproduktion av mikrobiell biomassa. Detta bidrar till att den mikrobiella populationen förblir en aktiv komponent i marken samtidigt som markdjurens val av vilka organismer som de konsumerar påverkar sammansättningen av vilka mikroorganismer som finns i marken. Därmed får markfaunan både en direkt och indirekt effekt påverkan på markstrukturen (Bartlett & Ritz, 2011).

5.1 Maskar

Maskar tillhör makrofaunan (>2 mm) i marken och kan påverka både uppbyggnaden och bibehållandet av markstrukturen samtidigt som de omsätter organiskt material och näringsämnen. Effekterna på markstrukturen och aggregering beror på art, kvalitet på förna, vilken jordart maskarna lever i samt deras aktivitetsnivå och strukturen av deras samhällen (Bronick & Lal, 2005; Lee & Foster, 1991; Lavelle, 1988). I sin tur påverkas arter och populationer av tillgängligheten och kvalitén på växtmaterialet och av den rådande markstrukturen (Bronick & Lal, 2005). Maskar påverkar den fysiska utformningen av markstrukturen genom att de gräver tunnlar och hålor i marken, utsöndrar restprodukter, blandar jordhorisonter och konsumerar förna. Resultatet är generellt en ökning i markens porositet och genomluftning samt förbättring av hydrauliska egenskaper och stabilare struktur (Lavelle, 1988).

Maskar föredrar att konsumera organiskt material men markpartiklar kan följa med när de tar upp organiskt material och transporteras då som en biprodukt genom maskens kropp. Detta bidrar till att jorden blandas om i marken och kan forma nya aggregat (Bartlett & Ritz, 2011). Restprodukterna som passerar masken är ofta mineralpartiklar av små dimensioner med hög andel lera och silt vilka bildar aggregat som ofta är stabilare än övriga aggregat i jorden (Lee & Foster, 1991).

Genom tiderna har olika arter av maskar anpassat sig olika till sin levnadsmiljö med hjälp av sina matsystem, vart de befinner sig i markprofilen, deras storlek, pigmentering, morfologi och genom några få specifika anpassningsbara beteenden. Utifrån hur maskar har anpassat sig till sin levnadsmiljö och vilket habitat de lever i delas de in tre olika grupper: ytlevande, marklevande och djupgrävande (Lavelle, 1988).

Ytlevande maskar hittas framför allt i skogsmarker. De lever mestadels av och i förnan på markytan eller i toppskiktet av jorden och gräver sig inte långt ner i marken. Exempel på maskar från denna grupp är *Lumbricus rubellus* (stor lövdaggmask) vars aktivitet har visat sig öka lagringen av markfuktighet i hålrum nära markytan. Andra undersökningar tyder på att ytlevande maskar har en viktig roll i formationen av vattenstabila aggregat i alluviala jordar (Bartlett & Ritz, 2011).

Marklevande maskar lever i jorden och gräver konstant i jakt på föda. Maskarna skapar inte direkta system av gångar i jorden eftersom de enbart tar in jord när de är i jakt på föda som de sedan utsöndrar som en restprodukt som fyller upp den nyligen grävda gången. Detta resulterar i huvudsakligen horisontella gångar av makroporer som kan vara omfattande och främjar vattenflödet och gasutbytet i marken (Lee & Foster, 1991).

Djupgrävande maskar är ett mellanting mellan de två övriga grupperna, då dessa delvis lever på förna och lever i hålor i jorden. De har en stark främre gräv-muskulatur, vilket gör att de kan bygga upp och bibehålla omfattande system av gångar i

marken (Lavelle, 1988). Djupgrävande maskars grävsystem av gångar i jorden är betydligt större jämfört med maskar från de två andra grupperna och anses därmed påverka markstrukturen betydligt mer. Maskarnas gångar i marken har en betydande effekt på markens porositet och hur snabbt vatten perkolerar (Bartlett & Ritz, 2011).

Alla maskpopulationer påverkas av kompaktering och markens skrymdensitet. Desto mer kompakt en jord är, desto mindre är maskpopulationerna (Langmaack *et al.*, 1999). När maskarna försvinner från marken tenderar den att bli mer kompakt eftersom maskarna inte bidrar med gångar i marken vilket gör att porositeten minskar (Boag *et al.*, 1997). Detta är ett exempel på positiv feedback.

Skogar i Nord Amerika saknar ursprungliga maskar sedan förra istiden men har sedan cirka 200 år har maskar från Europa och Asien introducerats (Bohlen *et al.*, 2004). Effekten av maskar tros vara i förhållande till deras totala biomassa i marken och är beroende av art och vilken miljö som invaderas. I de tidigare mask-fria, kalltempererade områden i Nordamerika som har potential till att stödja stora populationer och flera olika typer av maskar, förväntar man stora effekter av deras invasion (Hale *et al.*, 2005). Hittills har man sett att efter invasion av maskar i skogsekosystem har de haft en dominerande effekt på markstrukturen och dess funktion, vilket lett till mer homogena markförhållanden. Olika arter av maskar har haft olika effekter på markens egenskaper genom att de har olika grävsystem och konsumerar olika typer av föda samt maskarnas biomassa påverkar vilken effekt de har på marken. Man är rädd att maskarnas invasion även kommer påverka växt- och organismsamhällen så att vissa arter kommer att försvinna och diversiteten minska. Däremot är det svårt att säga exakt vilka effekter maskarnas invasion kommer att medföra, och det saknas ännu djupare kunskap (Bohlen *et al.*, 2004).

Enchytraeider tillhör de mindre maskarna i jorden och är generellt inte längre än 5 mm. Enchytraeider anses ha en positiv effekt på aggregatsabilitet och kan ha en signifikant inverkan på markstrukturen om de förekommer i stora populationsstorlekar, framför allt i den övre delen av marken (Bartlett & Ritz, 2011). Deras aktiva grävning av gångar i marken är av mindre betydelse när det gäller påverkan på markstrukturen då de inte transporterar jord i nämnvärd betydelse. Däremot ökar de kontinuiteten av porer, ökar porvolymen som är i förhållande till enchytraeidernas storlek samt ökar andelen aggregat som står i relation till deras exkrement i form av pellets (Didden, 1990).

5.2 Hoppstjärter och kvalster

Hoppstjärter och kvalster tillhör mesofaunan (100 μ - 2 mm) i marken och har en begränsad påverkan på markstrukturen. Dessa organismer lever framför allt i markens hålrum och påverkar inte den direkta fysiska utformningen av markstrukturen. Detta gör att deras förekomst i marken är relativt beroende av hur markens struktur ser ut och är känsliga för förändringar som exempelvis kompaktering av jorden (Bartlett & Ritz, 2011; Larsen *et al.*, 2004). Hoppstjärter kan vara både herbivorer och karnivorer men majoriteten är nedbrytare som konsumerar dött växtmaterial och rötter samt de mikroorganismer och svampar som finns på materialet. På grund av att de kan förekomma i högt antal och därmed konsumera mycket organiskt material kan de påverka formationen av aggregat och populationer av mikroorganismer. Hoppstjärternas exkrement kan gynna mikroorganismer genom att de koloniserar av både svamphyfer och bakterier (Lee & Foster, 1991). Även de hoppstjärter som är predatorer på mikrofaunan och annan mesofauna har en indirekt effekt på markstrukturen, genom att de påverkar förekomsten av övriga markdjur som i sin tur har en större direkt påverkan (Lee & Pankhurst, 1992). Studier föreslår att hoppstjärter kan ha positiva effekter på mykorrhizasvampar, genom att de konsumerar svamphyfer främjar de mykorrhizas tillväxt och respiration. Det har även föreslagits att hoppstjärter kan ha negativa effekter på mykorrhizas levnad genom att påverka dess symbiontiska förhållande med växter (Maass *et al.*, 2015).

Kvalster livnär sig främst på dött organiskt material och svamphyfer och en del arter kan gräva sig fram i marken och kan därmed påverka markens genomluftning (Lee & Foster, 1991). Det har forskats lite på både hoppstjärternas och kvalsters betydelse i marken både när det gäller inverkan på markstruktur och deras roll i näringsväven i marken. Troligtvis utgör både hoppstjärter och kvalster en viktig roll som regulatorer av framför allt svampar genom att påverka deras förekomst och aktivitet i marken.

5.3 Nematoder

Nematoder förekommer i en rad olika storlekar i marken, där vissa tillhör mikrofaunan och andra mesofaunan. Förekomsten av nematoder varierar mellan säsonger och olika typer av vegetation. Flertalet är parasiter på högre växter och djur. Frilevande nematoder är predatorer på bakterier, svampar och protozoer och har därmed troligtvis en indirekt påverkan på markstrukturen (Lee & Pankhurst, 1992). I teorin förefaller det rimligt att vissa nematoder som tillhör mesofaunan även borde ha en viss effekt på porositeten i marken genom deras förflyttning, men det saknas tydliga evidens för detta.

6 Mikroorganismers påverkan på markstrukturen

Mikroorganismer ($<100\ \mu\text{m}$) är viktiga komponenter när det gäller markstrukturens uppbyggnad och stabilitet. Trots att bakterier, svampar och encelliga alger är av små dimensioner påverkar de markstrukturen i både liten och stor skala genom direkta och indirekta effekter (Chenu & Cosentino, 2011).

6.1 Extracellulära polymera substanser

Mikroorganismer producerar extracellulära polymera substanser, varav de flesta är extracellulära polysackarider (EPS) som påverkar markstrukturen och aggregatens stabilitet. Egenskapen att producera extracellulära polymera substanser är något som både bakterier, svampar och encelliga alger har (Chenu & Cosentino, 2011). Produktionen av EPS har olika funktioner, däribland för att kunna fästa sig fast på partiklar, ta upp näring och motverka uttorkning (Rillig & Mummey, 2006).

Det är svårt att urskilja vilka organismer som producerar exakt vilka extracellulära polysackarider då sammansättningen av EPS i princip är likartad från olika organismer. Förutom vissa individuella sockerkomponenter som skiljer mellan olika EPS sammansättningar. EPS har främst två effekter när det gäller stabilisering av aggregat. Den ena är deras kapacitet att adsorberas till mineralytor på grund av deras ytreaktivitet. Adsorptionen involverar främst svaga, elektrostatiska bindningar men på grund av att EPS består av makromolekyler med hög molekylvikt har adsorptionen låg reversibilitet och hög affinitet. Den andra är att de binder mineralpartiklar samman. På grund av att de har en linjär konformation, höga molekylvikter och möjlighet till att bilda intermolekylära bindningar, formar EPS strukturer från ett par nanomikrometer upp till 100 nanometer långa kedjor och plurimolekylära nätverk. Vilka EPS som är effektiva aggregeringskomponenter synes bero på vilken molekylvikt de har och deras möjlighet att bilda plurimolekylära nätverk. Polysackariderna xantan, skleroglukan och polygalakturonsyra har höga molekylvikter och

möjlighet att bilda plurimolekylära nätverk och har visat sig vara effektiva aggregeringskomponenter, medan exempelvis dextran och amylopektin har slumpartade spiralformationer och är ineffektiva aggregeringskomponenter.

Polysackarider är inte de enda extracellulära polymererna som mikroorganismer kan utsöndra vars effekt är att de adsorberas till ytor på mineralpartiklar och binder partiklar. De kan även utsöndra extracellulära proteiner och komplexa glykoproteiner som kan adsorberas till mineralpartiklar och binda in partiklar (Chenu & Cosentino, 2011). Ett av de extracellulära proteinerna är glomalin som är en typ av extracellulära proteiner som förknippas med mykorrhizasvampar. Man har observerat korrelation mellan aggregatstabilitet och glomalin (Rillig & Mummey, 2006) samt observerat att glomalin och liknande protein har relativt låg omsättningshastighet vilket potentiellt ger långvariga effekter på stabiliseringen av aggregat. Där emot råder det osäkerhet kring hur den faktiska mekanismen bakom detta går till och kunskap vad glomalin består av saknas i nuläget (Rillig, 2004).

6.2 Svampar

Svampar är till antalet färre jämfört med bakterier men utgör, enligt Lee och Pankhurst, en större del av biomassan i jorden. De kan antingen vara frilevande i marken eller leva i mykorrhiza- samspel med rötter. Nätverk av hyfer från svampar, framför allt de från arbuskulära mykorrhiza svampar, är viktiga när det gäller att binda mikroaggregat till stabila makroaggregat (Lee & Pankhurst, 1992).

Partiklar av fin lera ($<0,2\mu\text{m}$) läggs parallellt med svamparnas hyfer och hålls fast med hjälp av polysackarider som agerar lim. Adsorptionen av lermineral till svamphyfer bidrar både till att stabilisera aggregat och forma nya, samtidigt som adsorptionen potentiellt har en positiv effekt på svampens överlevnad och tillväxt i jorden. Även om flertalet svamphyfer är så tunna att de kan tränga in i fina porer i mikroaggregat, hittas de oftast i de yttre regionerna av makroaggregaten där porerna är större. Bakterier hittas inuti där porerna är mindre. En av anledningarna till detta är att svamphyfer är aeroba och av större storlek ($2\text{-}27\mu\text{m}$ i diameter) än bakterierna (medelvärde $0,5\mu\text{m}$) samt kan växa i torrare förhållanden än bakterier på grund av att de kan transportera vatten i sina hyfer (Tisdall, 1991).

Många saprotrofiska svampar som lever i jorden försvinner när tillgången på substrat tar slut, vilket innebär att deras effekt på stabilisering av aggregat reduceras efter hand. När det gäller arbuskulära mykorrhizasvampar råder delade meningar men enligt Tisdall(1991) verkar det som att deras hyfer stannar kvar flera månader efter att plantor har dött, vilket kan innebära att arbuskulära mykorrhiza svampar

spelar en viktigare roll när det gäller stabilisering av aggregat (Tisdall, 1991). Effekten av arbuskulär mykorrhiza kan beskrivas i tre distinkta processer vilka kan ske samtidigt: 1. Tillväxt av svamphyfer i jorden som skapar ett nätverk vilket fysiskt omringar och kapslar in markpartiklar 2. Rötter och hyfer skapar förhållanden som gör det möjligt för mikroaggregat att bildas 3. Rötter och hyfer fångar in och binder mikroaggregat och små makroaggregat till större aggregat. Effekten på aggregering påverkas av hyfernas längd och yta samt deras utsöndring av polysackarider (Bearden & Petersen, 2000). Ett flertal studier har undersökt arbuskulär mykorrhizas effekter på formatering av makroaggregat (e.g. Miller & Jastrow, 2000, Rilling et al. 2002- Mycorrhizas and soil structure), men färre har gjorts på dess inverkan på mikroaggregat. De flesta studier som berör formateringen av mikroaggregat fokuserar på vikten av partikulärt organiskt material och oftast ignorerat den potentiella inverkan som mykorrhizasvampar kan ha på processen. Exempelvis borde produkter från mykorrhiza svampars mycel influera aggregering på mindre skalor än makroaggregering, både direkt och indirekt via andra markorganismer (Mycorrhizas and soil structure).

I skogsmark är flertalet rötter täckta med hyfer från ektomykorrhiza, samtidigt som de även kan vara infekterade med arbuskulära mykorrhiza svampar. Hyferna från ektomykorrhiza svamparna kan sträcka sig över en meter ut i marken och är täckta med extracellulära polysackarider, mellan hyferna finns ofta jordpartiklar och dessa bildar aggregat. Dessa aggregaten är ofta stabilare än aggregat från jordbruksmark, och det är möjligt att ektomykorrhizan är anledningen (Tisdall, 1994). Vissa arter av ektomykorrhiza producerar hydrofobiner. Hydrofobiner är små proteiner som bland annat har betydelse för ektomykorrhizas mycel genom att underlätta fästningen på olika ytor och ändra dess ytpolaritet, exempelvis genom att göra ytor hydrofoba. Dessa egenskaper som bidrar till att skapa en delvis hydrofob miljö borde utgöra en potentiellt viktig roll när det gäller aggregering. Däremot är det inte fullt bekräftat att så är fallet. Hydrofobin-lika effekter kan även orsakas av andra svampprotein som formar amyloid-lika strukturer (Rillig & Mummey, 2006).

Jästsvarpar är encelliga svampar där vissa arter kan ha en inverkan på aggregering av markpartiklar genom att de producerar EPS. Det saknas kunskap om hur stor direkt inverkan jästsvarpar har på aggregering. Möjligen har de en större indirekt effekt genom att de konsumeras av bakterier eller andra svampar (Botha, 2011).

Genom att svampar förändrar markstrukturen påverkar de även andra organismers levnadsmiljö och utbredning, däribland bakteriernas. Exempelvis genom att de förändrar porstorlekar och därmed påverkar faktorer som syre, substrattillgång och vatten vilka inverkar på bakteriepopulationerna (Rillig & Mummey, 2006). Svampar bryter ner organiskt material i marken och utsöndrar enkla molekyler vilka utnyttjas av andra markorganismer, främst bakterier. Svampar kan även påverka

kompositionen av bakteriesamhällen beroende på vart de utsöndrar sina restprodukter (celler, proteiner, kolhydrater) (Lee & Pankhurst, 1992).

6.3 Bakterier

Antalet bakterier i jorden är oftast högre än exempelvis antalet svampar men på grund av deras storlek i relation till andra mikroorganismer utgör de en relativt liten del av den totala biomassan i jorden (Lee & Pankhurst, 1992).

En stor andel av markens bakterier lever i mikroporeerna inuti mikroaggregaten samt i rhizosfären. Mikrohabitaten som bildas inuti aggregaten erbjuder gynnsamma förhållanden för mikrobiell tillväxt med avseende på vatten, substrattillgång, gasutbyte och skydd mot predatorer. Partikelstorlek har troligtvis större inverkan på mikrobiell diversitet och sammansättning jämfört med faktorer som pH och vilken typ av organiskt material som finns tillgängligt. Den mikrobiella diversiteten verkar vara högre i fraktioner med små jordpartiklar jämfört med fraktioner med stora jordpartiklar och många mikrosamhällen synes vara partikel-specifika. Även faktorer som sort och mängd av organiskt substrat influerar starkt vilken sammansättning och funktion olika bakterier har i jorden. Konkurrens anses vara en huvudfaktor när det gäller att kontrollera mikrobiella samhällen och dess diversitet (Torsvik & Ovreas, 2002).

Bakteriers möjlighet att påverka aggregering varierar mellan arter och är beroende på vilket substrat som finns tillgängligt. Aktinobakterier har ett trådliknande växtsätt som kan binda samman markpartiklar. Andra bakterier producerar extracellulära polysackarider som kan agera lim mellan markpartiklar (Kennedy, 1999). En koloni av bakterier kan bilda mikroaggregat genom att de utsöndrar polysackarider som omsluter kolonin där lerpartiklar fästs och bildar ett skyddande skal. Skalet skyddar bakteriekolonin och hämmar nedbrytning av organiskt material (Bronick & Lal, 2005). Även humusartade material som bildas när bakterierna bryter ner organiskt material kan bilda komplex av lera och organiskt material som främjar aggregatstrukturen i marken. Genom att tillföra organiskt material kan man öka den bakteriella aktiviteten och på så vis öka aggregeringen i marken. Det har visats att förhållanden där kvävetillgången är begränsad reduceras biomassan av bakterier och ökar produktionen av polysackarider vilket potentiellt leder till ökad aggregering (Kennedy, 1999).

En stor andel av bakterierna i marken lever i biofilmer. Biofilm kan beskrivas som ett slemmigt, halt överdrag på exempelvis markpartiklar som ibland kan ses med blotta ögat (Costerton *et al.*, 1999). Biofilmer består framför allt av extracellu-

lära polymera substanser, där de främsta komponenterna är polysackarider, proteiner, nukleinsyror och lipider som bakterierna själva producerar. Sammansättningen av de extracellulära substanserna skapar den mekaniska stabiliteten som finns i biofilmen och bidrar till dess adhesion till markpartiklar, kohesion och sammanhållandet av det tredimensionella nätverk som sammankopplar celler i biofilmen (Flemming & Wingender, 2010). I biofilmen finns ofta flera olika arter av bakterier som är organiserade och strukturerade till olika ställen inuti biofilmen och har olika funktioner. Exempelvis fäster olika arter av bakterier till specifika ytor på partiklar eller samlever med specifika partners (Costerton *et al.*, 1999). Olika biofilmer har olika sammansättning och de extracellulära polysackariderna kan variera starkt mellan olika biofilmer (Flemming & Wingender, 2010). Det är svårt att avgöra hur stor inverkan biofilmslevande bakterier har på aggregering av markpartiklar eftersom det inte har forskats nämnvärt på detta område. I teorin skulle det vara rimligt att biofilmsbildande bakterier påverkar aggregering av markpartiklar genom deras produktion av EPS, samt har en indirekt effekt genom att andra markorganismer som påverkar aggregering är predatorer på biofilmen. Detta är något som behöver undersökas närmare och det vore intressant att klargöra biofilmsbildade bakteriers roll på aggregering och hur denna skiljer sig åt mellan arter av bakterier som lever i biofilmen.

Cyanobakterier kan bilda filament som bildar ett solitt och mekaniskt starkt nät vilket kan binda partiklar från jord eller sand och på så vis bilda ett tunt lager på markytan, ett lager som kan bli läderaktigt i vatten och svårt att bryta och som stabiliserar jordar och minskar erosion (Tisdall & Oades, 1982).

Man har sett att vissa arkéer, som exempelvis *Sulfolobus solfataricus*, producerar EPS som svar på adhesion (Flemming & Wingender, 2010) vilket möjligen skulle kunna påverka aggregering. Däremot är kännedomen om arkéernas produkter liten, vilket gör det svårt att uppskatta deras inverkan på aggregering.

Proportionen mellan bakterier och svampar påverkas bland annat av syretillförseln i marken. Vid lägre syrenivåer står bakterierna för den mesta biomassan i jorden. Även olika jordbrukssystem påverkar balansen mellan bakterier och svampar i marken och vilket organiskt material som finns tillgängligt (Lee & Pankhurst, 1992).

6.4 Protozoer

Protozoer har framför allt en indirekt verkan på markstrukturen genom att de är viktiga predatorer på bakterier. De hjälper till att reglera populationer av bakterier genom att beta av bakterier efter hand så att populationen av bakterier hålls i trim (Lee & Pankhurst, 1992).

6.5 Alger

Alger är kända för sin förmåga att fixera kväve, stabilisera jordar och motverka erosion genom deras produktion av extracellulära polymera substanser. Substanserna förekommer ofta som ett lager, en kapsel, runt om algernas celler. Nyttan av algernas produktion av extracellulära polymerer är inte helt klarlagd. Det finns spekulationer kring om dess funktion är att hålla algerna på markytan så att de inte sjunker ned i marken och dör på grund av att de som fotoautotrofer är beroende av ljus (Barclay & Lewin, 1985).

Alger i kombination med lavar eller svamphyfer kan bilda en skorpa på ytan av ökenjordar vilket stabiliserar jorden och minskar erosion (Tisdall & Oades, 1982). Mikroalger, i synnerhet kiselalger, är viktiga producenter av EPS och har en viktig roll i stabilisering av sediment och motverkar erosion på sandjordar (Flemming & Wingender, 2010). Även gröna alger av släktet *Chalmydomonas* producerar relativt stora mängder av EPS och har använts för stabilisering av markstruktur och för att förhindra erosion i områden där detta är ett problem (Barclay & Lewin, 1985). Grönalgen *Penium margaritaceum*, producerar även stora mängder av extracellulära polymera substanser (främst polysackarider) vilka i sin tur agerar substrat för heterotrofa bakterier (Flemming & Wingender, 2010). Därmed borde algers funktioner vara viktiga både för att minska erosion på jordar där detta är ett problem men också som substrat för andra organismer, i synnerhet bakterier. Alger borde rimligtvis utgöra en del av energiflödet ner i marken på jordar där de förekommer i högre utsträckning eftersom de är fotoautotrofer och är beroende av ljus för att leva och sedan förser markorganismer med substrat. Därmed borde alger utgöra en direkt påverkan på markstrukturen men också ha en indirekt effekt på aggregering av markpartiklar i synnerhet.

7 Jordbrukssystem, markstruktur och näringsvävar

Näringsvävens komplexa system i marken och hur det är sammankopplat med markstrukturen påverkas av vilket odlingssystem som används. Olika bearbetningsstrategier är viktiga verktyg för att påverka och kontrollera vilka organismer som finns i jorden. Att sträva efter en bred diversitet bland markorganismerna är viktigt ur flera synvinklar, bland annat för näringscirkulation, kontroll av patogener och att främja markstrukturen (Lee & Pankhurst, 1992).

Generellt påverkar olika former av jordbearbetning markstrukturen genom att förstöra aggregat, kompaktera jorden, störa växt- och markorganismernas samhällen, samt minska det organiska materialet och aktiviteten hos markorganismerna (Bronick & Lal, 2005). Kompaktering av jorden genom exempelvis körning av maskiner leder till en högre skrymdensitet som gör det svårare för både rötter och markfaunan att ta sig fram i jorden, vilket leder till en mindre andel rötter och markfauna som kan påverka markstrukturen. Därmed förstärks kompakteringen av marken genom att markfaunan i sin tur påverkar markstrukturen i lägre utsträckning det leder till positiv feedback.

Ofta jämförs odlingssystem där jorden bearbetas genom plöjning med reducerad bearbetning utan plöjning. Förutom att valet av bearbetningsmetod påverkar markstrukturen direkt genom uppluckring och omblandning av material påverkar det även indirekt genom att inverka på organismsamhällen i marken. I plöjda system blandas växtrester ner och kan direkt brytas ner av mikroorganismer. I dessa system är det ofta mikroorganismer i form av bakterier som dominerar samt deras predatorer, protozoer, nematoder och enchytraider. I system där reducerad bearbetning används koncentreras växtrester nära markytan och bryts främst ner av svampar, vilket leder till att organismer som maskar, nematoder och hoppstjärtar ökar till följd av att de är konsumenter av svamparna (Lee & Pankhurst, 1992). Bakteriedominerade samhällen i marken är ofta kopplade med snabbare nedbrytning av det organiska materialet och cirkulation av näringsämnen, medan svampdominerade samhällen

har långsammare nedbrytning och cirkulation av näringsämnen. Detta skulle potentiellt innebära att näringstillgänglighet är bättre för rötterna i plöjda system, vilket skulle kunna ge en ökad primärproduktion. Förutsatt att näringen frigörs under växtperioden. Ökad primärproduktion leder till mer organiskt material, som i sin tur leder till ökad mikrobiell aktivitet. I teorin är det rimligt att jordar som innehåller en högre andel bakterier även innehåller en högre mängd mikroaggregat eftersom bakterierna främst påverkar aggregering på mikro-skalan. Däremot visar de flesta jämförelser av de olika systemen att utan plöjning har marken mer stabila aggregat och högre andel organiskt material samt innehåller en högre andel makroporer (Bronick & Lal, 2005). I system med reducerad bearbetning är andelen makroporer högre vilket borde vara en orsak till att det finns mer makroporer. Det vore även rimligt att andelen makroaggregat är större på grund av att det finns en hög andel svampar som i större utsträckning påverkar aggregering av makroaggregat än vad bakterier gör. Det förefaller rimligt att biodiversiteten är högre i oplöjda system jämfört med plöjda, vilket potentiellt skulle vara bättre för både markstrukturen och näringsväven i marken. Framför allt stör man inte näringsväven genom att bryta upp organismsamhällen i marken på samma sätt som när man plöjer. Däremot är det viktigt att ta i beaktning att vilken form av bearbetning som är mest fördelaktigt inte är självklart utan att det är flera faktorer som spelar in. En viktig faktor är vilken gröda som odlas och vilken växtföljd som råder. Vid odling av till exempel gräsfrö är det lämpligt att plöja jorden efter skörd för att möjliggöra odling av annan gröda efter. Å andra sidan är gräsfrö en gröda som bildar en tjock rotmatta som både binder in mycket organiskt material, bidrar till ökad mikrobiell aktivitet och bättre markstruktur som ger positiva effekter. Jordbearbetningens intensitet och tidpunkt för utförande är en viktig faktor som påverkar vilken effekt den har på det organiska materialet i marken (Studdert & Echeverria, 2000). Rimligtvis borde jordbearbetning som utförs på våren utgöra mindre påverkan på markorganismerna eftersom de troligtvis minskat i antal efter vintern på grund av kallare temperaturer och brist på substrat. Jordbearbetning som utförs på hösten när markorganismerna fortfarande har gott om substrat och är aktiva komponenter i marken stör troligtvis organismsamhällena i större utsträckning.

För att öka aggregeringen i odlingsjordar krävs det en ökning av primärproduktionen som ökar markens organiska material (Bronick & Lal, 2005). Det organiska materialet bryts ner med hjälp av mikroorganismer som utsöndrar extracellulära substanser. Rötterna skapar ett energiflöde ner i marken som påverkar näringsvävens utformning. Rötterna påverkar hur energiflödet fortsätter vidare i marken med hjälp av markorganismerna genom olika top down och bottom up effekter. Desto mer rötter som finns i marken, desto mer substrat finns tillgängligt för de organismer som lever av rötterna, vilka i sin tur konsumeras av andra markdjur. Energin flödar i olika led i näringsväven i marken där rötterna och det organiska materialet har en

stor påverkan på vilka organismer som förekommer genom kvalitén på rötterna och det organiska materialet. Att öka markens organiska material är ur ett längre perspektiv inte helt okomplicerat eftersom det organiska materialet är under ständig nedbrytning i marken. Desto mer organiskt material man tillför i marken desto mer mikrobiell aktivitet stimuleras till att bryta ner materialet. Processen leder till positiv feedback där nedbrytningshastigheten av det organiska materialet ökar. Däremot påverkas nedbrytningshastigheten av vilken sort av organiskt material som tillförs. För att hålla en hög andel organiskt material i marken krävs det tillförsel av organiskt material med jämna mellanrum och en fördelaktig komposition av det organiska materialet som både bidrar med lättillgänglig energi för markorganismerna men samtidigt inte bryts ner i för hög hastighet.

Andra faktorer som inverkar på markstrukturen och näringsväven är pH-värdet, gödsling och kemiska bekämpningsmedel. Bakterier är mer påverkade av pH-värdet än svampar, vilket troligtvis beror på att de tolererar ett smalare surhetspektrum för att växa och föröka sig jämfört med svampar (Rousk *et al.*, 2010). Gödsling med stallgödsel ökar mängden kol i marken vilket ökar den biologiska aktiviteten som påverkar aggregering av markpartiklar (Bronick & Lal, 2005). Stallgödsel ökar även andelen maskar i jorden vilket påverkar markens porositet och genomsläpplighet (Hansen & Engelstad, 1999). Även mineralgödsel ökar generellt aggregering av markpartiklar, vilket framför allt beror på en ökad primärproduktion som leder till mer organiskt material och högre biologisk aktivitet i marken (Haynes & Beare, 1997). När det gäller herbicider och fungiciders effekter på markstrukturen, och då framför allt på näringsväven i marken, saknas det kunskap. Det verkar som att effekten av kemiska bekämpningsmedel beror på hur det de använts, vilken typ av preparat och vilken växtlighet som har behandlats (Chen *et al.*, 2001).

Det har föreslagits att man genom modifiering av näringsväven i marken kan framhäva specifika och önskvärda funktioner och samtidigt skapa ett system med bred diversitet bland organismerna som lever där. Detta för att kunna överkomma de skillnader som anses finnas mellan ett intensivt jordbruk med höga skördar och ett väl fungerande ekosystem i marken. Genom att påverka balansen mellan olika markorganismer där man framhäver vissa organismer som har en positiv effekt på växtodling medan andra trycks undan kan man skapa ett system som både klarar högintensiv odling men bibehåller en bred sammansättning av markorganismer (Bender *et al.*, 2016). Grundidén av att modifiera näringsväven i marken med syftet att bibehålla en bred diversitet samtidigt som man kan bedriva en högintensiv odling är av god intention. Däremot är det i nuläget något som är svårt att genomföra med tanke på att det saknas kunskap om olika markorganismers roller i marken och hur de faktiskt påverkar växtproduktionen, vilket gör det svårt att veta vilka markorganismer som man faktiskt ska främja för att uppnå önskat resultat. Det gör det svårt att

förutse hur olika system reagerar och vilka konsekvenser förändringar av näringsväven i marken kommer få. Det finns en risk att man skapar ett system där olika former av positiv feedback leder till instabilitet och känslighet för förändringar. Däremot är utveckling och mer forskning av konceptet av intresse då det potentiellt skulle kunna leda till att man kan bedriva intensiv växtproduktion med höga skördar, samtidigt som markstrukturen och näringsväven gynnas av hög andel organiskt material och potentiellt kräver mindre jordbearbetning. Här kan negativa feedbackmekanismer öka resiliensen i odlingsystemet och främja långsiktig hållbarhet.

För att förbättra markstrukturen med hjälp av biotiska faktorer, framför allt med avseende på aggregering av markpartiklar, är det rimligt att främst öka den primära produktionen och därmed mängden rötter och organiskt material från växtrester. Detta eftersom framför allt rötter har en stor inverkan på markstrukturen i sig men också påverkar förekomsten av markorganismer i jorden. Det är önskvärt att sträva efter en balans mellan svampar och bakterier eftersom de både påverkar markstrukturen i sig självt men också är en viktig del av näringsväven i marken och spelar en viktig roll i energiflödet. Vilket jordbrukssystem man använder sig av för att uppnå detta beror på vilka grödor som odlas och hur man behandlar dessa genom gödsling, bekämpningsmedel, val av sorter och framför allt bearbetningssystem. Det förefaller rimligt att sträva efter att bearbeta jorden så lite som möjligt med hänsyn till de organismsamhällen som finns i marken och för att undvika att bryta upp samhällena och istället främja diversitet bland organismerna i marken.

8 Slutsats och kunskapsluckor

Markstruktur och dess samband med näringsväven i marken spelar en väsentlig, men ofta förbisedd, roll som en viktig del av ekosystemet och för jordens bördighet. En mer holistisk bild över hur marken används och hur markanvändning påverkar samspelet mellan organismerna som lever där är önskvärt för att ur ett långsiktigt perspektiv bibehålla jordar där växtproduktion kan ske en lång tid framöver. Markstrukturen påverkar vilka organismer som lever i jorden samtidigt som organismerna påverkar markstrukturen. Interaktioner mellan markorganismerna och markstrukturen som påverkar aggregering av markpartiklar är komplexa och involverar olika feedback-mekanismer. Rötterna är en viktig komponent i energiflödet i marken som påverkar vilka markorganismer som uppehåller sig där. En ökad tillförsel av organiskt material är därmed en av de viktigaste komponenterna för att öka aggregering av markpartiklar och förbättra markens struktur. Framför allt markdjur som maskar påverkar markstrukturen genom uppluckring, ökad porositet och aggregatstabilitet. Mikroorganismer som bakterier och svampar påverkar markstrukturen genom aggregering på både mikro- och makroskalan. Att gynna dessa organismer är därmed önskvärt för en mer aggregerad markstruktur.

På senare år har det forskats mer om hur olika bearbetningssystem påverkar markstrukturen och hur det påverkar organismerna som lever där. Däremot saknas det fortfarande mycket kunskap om näringsväven i marken och framför allt detaljkunskap om hur olika organismer påverkar aggregering. Man vet att en del markorganismer producerar extracellulära polymerer och att det har effekter på aggregering, men hur det sker och vilka komponenter som produceras av vilka markorganismer saknas det kunskap om. Detta är delvis sammankopplat med att det saknas tekniker för att undersöka de extracellulära polymera substanserna och för att det i praktiken är svårt att särskilja vilka organismer som producerar vad. Det vore intressant att utveckla vilka substanser som är relevanta för aggregering i marken och hur man kan gynna de organismer som producerar dessa. Även de markorganismer som har en indirekt effekt på markstrukturen, exempelvis hoppstjärtar, vet man lite om när det kommer till deras inverkan både på markstruktur och hur stor betydelse de har för näringsväven i marken. Att utveckla deras roll som reglerande kompo-

nenter av framför allt svampar och bakterier som man vet har inverkan på markstrukturen vore intressant för att få en bättre helhetsbild över olika organismers påverkan på markstrukturen. Man känner till att olika grödor påverkar markstrukturen olika, både genom direkt inverkan av växternas egna rötter och som substrat för markorganismerna. Däremot saknas det förståelse om varför vissa grödor är mer effektiva än andra och hur det påverkar näringsväven i marken. Även kunskap om rötternas energiflöde ner i marken och hur olika feedback-mekanismer påverkar utformning av näringsväven och markstruktur saknas. Det finns lite kunskap om insekticiders och herbiciders påverkan på markstruktur och då i synnerhet markorganismerna vilket också är av relevans då dagens intensiva jordbruk i hög grad använder sig av bekämpningsmedel.

Markstruktur och näringsvävar är ett viktigt ämne där det fortfarande finns många områden som är relativt outforskade. Något som troligtvis kommer få mer uppmärksamhet framöver tillsammans med markstrukturens viktiga roll som en grundpelare i växtproduktionen.

9 Tack

Jag vill tacka mina två handledare Björn Lindahl och Thomas Keller som väglett mig under tiden i mitt arbete och kommit med infallsvinklar och värdefulla kommentarer. Tack till övriga forskare på SLU som jag varit i kontakt med under tiden av mitt arbete och alla som hjälpt mig med idéer och tankar kring arbetet.

Referenslista

- Angers, D.A. & Caron, J. (1998). Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry*, 42(1-2), ss. 55-72.
- Barclay, W.R. & Lewin, R.A. (1985). MICROALGAL POLYSACCHARIDE PRODUCTION FOR THE CONDITIONING OF AGRICULTURAL SOILS. *Plant and Soil*, 88(2), ss. 159-169.
- Bartlett, M. & Ritz, K. (2011). The Zoological Generation of Soil Structure. I: Ritz, K. & Young, I. (red.) *Architecture and Biology of Soils: Life in Inner Space*. Wallingford: Cabi Publishing-C a B Int, ss. 71-85. Tillgänglig: <Go to ISI>://WOS:000299505300005.
- Bearden, B.N. & Petersen, L. (2000). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and aggregate stability of a vertisol. *Plant and Soil*, 218(1-2), ss. 173-183.
- Bender, S.F., Wagg, C. & van der Heijden, M.G.A. (2016). An Underground Revolution: Biodiversity and Soil Ecological Engineering for Agricultural Sustainability. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(6), ss. 440-452.
- Boag, B., Palmer, L.F., Neilson, R., Legg, R. & Chambers, S.J. (1997). Distribution, prevalence and intensity of earthworm populations in arable land and grassland in Scotland. *Annals of Applied Biology*, 130(1), ss. 153-165.
- Bohlen, P.J., Scheu, S., Hale, C.M., McLean, M.A., Migge, S., Groffman, P.M. & Parkinson, D. (2004). Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), ss. 427-435.
- Botha, A. (2011). The importance and ecology of yeasts in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 43(1), ss. 1-8.
- Bronick, C.J. & Lal, R. (2005). Soil structure and management: a review. *Geoderma*, 124(1-2), ss. 3-22.
- Chen, S.K., Edwards, C.A. & Subler, S. (2001). Effects of the fungicides benomyl, captan and chlorothalonil on soil microbial activity and nitrogen dynamics in laboratory incubations. *Soil Biology & Biochemistry*, 33(14), ss. 1971-1980.
- Chenu, C. & Cosentino, D. (2011). Microbial Regulation of Soil Structural Dynamics. I: Ritz, K. & Young, I. (red.) *Architecture and Biology of Soils: Life in Inner Space*. Wallingford: Cabi Publishing-C a B Int, ss. 37-70. Tillgänglig: <Go to ISI>://WOS:000299505300004.
- Costerton, J.W., Stewart, P.S. & Greenberg, E.P. (1999). Bacterial biofilms: A common cause of persistent infections. *Science*, 284(5418), ss. 1318-1322.
- Czarnes, S., Hallett, P.D., Bengough, A.G. & Young, I.M. (2000). Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *European Journal of Soil Science*, 51(3), ss. 435-443.
- de Vries, F.T., Manning, P., Tallowin, J.R.B., Mortimer, S.R., Pilgrim, E.S., Harrison, K.A., Hobbs, P.J., Quirk, H., Shipley, B., Cornelissen, J.H.C., Kattge, J. & Bardgett, R.D. (2012). Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. *Ecology Letters*, 15(11), ss. 1230-1239.
- Deruiter, P.C., Neutel, A.M. & Moore, J.C. (1995). ENERGETICS, PATTERNS OF INTERACTION STRENGTHS, AND STABILITY IN REAL ECOSYSTEMS. *Science*, 269(5228), ss. 1257-1260.

- Diden, W.A.M. (1990). INVOLVEMENT OF ENCHYTRAEIDAE (OLIGOCHAETA) IN SOIL STRUCTURE EVOLUTION IN AGRICULTURAL FIELDS. *Biology and Fertility of Soils*, 9(2), ss. 152-158.
- Eriksson, J., Dahlin, S., Nilsson, I. & Simonsson, M. (2011). *Marklära*(1).
- Flemming, H.C. & Wingender, J. (2010). The biofilm matrix. *Nature Reviews Microbiology*, 8(9), ss. 623-633.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960). COMMUNITY STRUCTURE, POPULATION CONTROL, AND COMPETITION. *American Naturalist*, 94(879), ss. 421-425.
- Hale, C.M., Frelich, L.E., Reich, P.B. & Pastor, J. (2005). Effects of european earthworm invasion on soil characteristics in northern hardwood forests of Minnesota, USA. *Ecosystems*, 8(8), ss. 911-927.
- Hansen, S. & Engelstad, F. (1999). Earthworm populations in a cool and wet district as affected by tractor traffic and fertilisation. *Applied Soil Ecology*, 13(3), ss. 237-250.
- Haynes, R.J. & Beare, M.H. (1997). Influence of six crop species on aggregate stability and some labile organic matter fractions. *Soil Biology & Biochemistry*, 29(11-12), ss. 1647-1653.
- Kennedy, A.C. (1999). Bacterial diversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74(1-3), ss. 65-76.
- Lal, R. (1991). SOIL STRUCTURE AND SUSTAINABILITY. *Journal of Sustainable Agriculture*, 1(4), ss. 67-92.
- Langmaack, M., Schrader, S., Rapp-Bernhardt, U. & Kotzke, K. (1999). Quantitative analysis of earthworm burrow systems with respect to biological soil-structure regeneration after soil compaction. *Biology and Fertility of Soils*, 28(3), ss. 219-229.
- Larsen, T., Schjonning, P. & Axelsen, J. (2004). The impact of soil compaction on euedaphic Collembola. *Applied Soil Ecology*, 26(3), ss. 273-281.
- Lavelle, P. (1988). EARTHWORM ACTIVITIES AND THE SOIL SYSTEM. *Biology and Fertility of Soils*, 6(3), ss. 237-251.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W. & Dhillon, S. (1997). Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33(4), ss. 159-193.
- Lee, K.E. & Foster, R.C. (1991). SOIL FAUNA AND SOIL STRUCTURE. *Australian Journal of Soil Research*, 29(6), ss. 745-775.
- Lee, K.E. & Pankhurst, C.E. (1992). SOIL ORGANISMS AND SUSTAINABLE PRODUCTIVITY. *Australian Journal of Soil Research*, 30(6), ss. 855-892.
- Maass, S., Caruso, T. & Rillig, M.C. (2015). Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiologia*, 58(2-3), ss. 59-63.
- Rillig, M.C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84(4), ss. 355-363.
- Rillig, M.C. & Mummey, D.L. (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171(1), ss. 41-53.
- Rousk, J., Baath, E., Brookes, P.C., Lauber, C.L., Lozupone, C., Caporaso, J.G., Knight, R. & Fierer, N. (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *Isme Journal*, 4(10), ss. 1340-1351.
- Seastedt, T.R. (1984). THE ROLE OF MICROARTHROPODS IN DECOMPOSITION AND MINERALIZATION PROCESSES. *Annual Review of Entomology*, 29, ss. 25-46.
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S. & Denef, K. (2004). A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil & Tillage Research*, 79(1), ss. 7-31.
- Six, J., Elliott, E.T. & Paustian, K. (2000). Soil structure and soil organic matter: II. A normalized stability index and the effect of mineralogy. *Soil Science Society of America Journal*, 64(3), ss. 1042-1049.
- Studdert, G.A. & Echeverria, H.E. (2000). Crop rotations and nitrogen fertilization to manage soil organic carbon dynamics. *Soil Science Society of America Journal*, 64(4), ss. 1496-1503.
- Tisdall, J.M. (1991). FUNGAL HYPHAE AND STRUCTURAL STABILITY OF SOIL. *Australian Journal of Soil Research*, 29(6), ss. 729-743.
- Tisdall, J.M. (1994). POSSIBLE ROLE OF SOIL-MICROORGANISMS IN AGGREGATION IN SOILS. *Plant and Soil*, 159(1), ss. 115-121.

- Tisdall, J.M. & Oades, J.M. (1982). ORGANIC-MATTER AND WATER-STABLE AGGREGATES IN SOILS. *Journal of Soil Science*, 33(2), ss. 141-163.
- Tisdall, J.M., Oades, J.M. (1982). Organic matter and water-stable aggregates in soils. *European Journal of Soil Science*, 33(2), ss. 141-163.
- Torsvik, V. & Ovreas, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 5(3), ss. 240-245.
- Wardle, D.A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 9(7), ss. 870-886.
- Wardle, D.A., Verhoef, H.A. & Clarholm, M. (1998). Trophic relationships in the soil microfood-web: predicting the responses to a changing global environment. *Global Change Biology*, 4(7), ss. 713-727.
- Wardle, D.A. & Yeates, G.W. (1993). THE DUAL IMPORTANCE OF COMPETITION AND PREDATION AS REGULATORY FORCES IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS - EVIDENCE FROM DECOMPOSER FOOD-WEBS. *Oecologia*, 93(2), ss. 303-306.
- Wilkinson, M.T., Richards, P.J. & Humphreys, G.S. (2009). Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Science Reviews*, 97(1-4), ss. 257-272.