



Varierar manganperoxidasaktivitet längs en gradient i markfukt i boreal skog?

Ylva Lindström

Självständigt arbete • 15 hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap
Institutionen för Mark och Miljö
Kandidatprogram i Biologi och Miljövetenskap
Examensarbeten / Institutionen för mark och miljö, SLU
Nummer i serien 2025:10
Uppsala 2025



Varierar manganperoxidasaktivitet längs en gradient i markfukt i boreal skog?

Ylva Lindström

Handledare:	Karolina Jörgensen, Sveriges Lantbruksuniversitet, institutionen för Mark och Miljö
Examinator:	Karina Clemmensen, Sveriges Lantbruksuniversitet, institutionen för Skoglig Mykologi och Växtpatologi
Omfattning:	15 hp
Nivå och fördjupning:	Grundnivå, G2E
Kurstitel:	Självständigt arbete i Biologi
Kurskod:	EX0894
Program/utbildning:	Biologi och miljövetenskap
Kursansvarig inst.:	Institutionen för Vatten och Miljö
Utgivningsort:	Uppsala
Utgivningsår:	2025
Omslagsbild:	Illustration: Rotspetsar, Ylva Lindström 2025
Upphovsrätt:	Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd. Om upphovsperson inte anges är bilderna tagna av författaren.
Serietitel:	Examensarbeten / Institutionen för mark och miljö, SLU
Nummer i serien:	2025:10
Nyckelord:	boreal skog, Ektomykorrhiza, enzymaktivitet, koloniseringsgrad, manganperoxidas, markfukt

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap

Institutionen för Mark och Miljö

Sammanfattning

I boreala skogar spelar ektomykorrhizasvampar en viktig roll som symbionter till skogens träd och flera studier har även visat på deras betydelse som nedbrytare av organiskt material i marken. Det här kandidatarbetet syftar till att utöka kunskapen om ektomykorrhizasvampar som bryter ned komplexa organiska föreningar med peroxidaser, och deras roll i omsättningen av näring som kol och kväve i marken. Det här genom att undersöka variationen i manganperoxidasaktivitet längs en markfuktgradient i boreal skog.

Undersökningen genomfördes genom insamling av jordprover i anslutning till monterade grundvattenrör i en planterad boreal skog nära Tärnsjö i Uppland under början av april. För samtliga jordprover genomfördes enzymanalys, mätning av pH, analys av vatten- och organiskt innehåll samt en rotspetsanalys för att avgöra graden av ektomykorrhizakolonisering.

Resultaten visade att det på provplatsen fanns ett samband mellan koloniseringsgraden av ektomykorrhiza och den totala peroxidasaktiviteten, men inget samband hittades med aktiviteten av manganperoxidas. Inget samband hittades heller mellan markfukten och enzymaktiviteten, för den undersökta gradienten fanns ingen märkbar variation. Resultaten tros utöver de undersökta faktorerna bero till viss del på den relativa homogeniteteten av den undersökta gradienten och eventuellt tiden på året som proverna togs.

Nyckelord: boreal skog, Ektomykorrhiza, enzymaktivitet, koloniseringsgrad, manganperoxidas, markfukt

Abstract

In boreal forests, ectomycorrhizal fungi play an important role as symbionts of trees, but several studies have also highlighted their significance as decomposers of organic matter in the soil. This bachelor's thesis aims to expand the knowledge about ectomycorrhizal fungi that break down complex organic matter using peroxidases, and their role in the turnover of nutrients such as carbon and nitrogen in the soil. This was done by examining the variation in manganese peroxidase activity along a soil moisture gradient in a boreal forest.

The investigation was carried out by collecting soil samples near preinstalled groundwater tubes in a managed boreal forest near Tärnsjö in Uppland at the beginning of April. For all soil samples, enzyme analysis, measuring of pH, and analysis of water and organic content were conducted, as well as root tip analysis to determine the degree of ectomycorrhizal colonization.

The results showed that at the study site there was a correlation between the degree of ectomycorrhizal colonization and total peroxidase activity, but no correlation was found with the activity of manganese peroxidase. No correlation was found either between soil moisture and enzyme activity – no notable variation was found at the investigated site. The results are believed to be, beyond the studied factors, partly influenced by the lack of contrast in the investigated gradient and possibly the time of year when the samples were taken.

Keywords: boreal forest, degree of colonisation, Ectomycorrhiza, enzyme activity, manganese peroxide, soil moisture

Innehållsförteckning

Tabellförteckning	5
Figurförteckning	6
1. Inledning	7
1.1 Ektomykorrhiza	7
1.2 Svampar som nedbrytare	8
1.2.1 Ektomykorrhizas roll	9
1.2.2 Variation med årstiderna	10
1.2.3 Dikning i torvmark	10
1.3 Syfte och frågeställningar	11
2. Material och metod	12
2.1 Provpplatsen	12
2.2 Provinsamling	13
2.3 Analys av rotspetsar	14
2.4 Enzymanalys	15
2.5 Insamling av övriga markdata	16
2.6 Statistiska tester	17
3. Resultat	18
4. Diskussion	21
Referenser	24
Tack	27
Bilaga 1	28
Bilaga 2	29
Bilaga 3	30

Tabellförteckning

Tabell 1. Avrundade p-värden för samtliga undersökta samband där samband med ett värde på under 0,05 antas vara signifikanta och samband med värden över 0,05 antas vara utan signifikans.	20
---	----

Figurförteckning

Figur 1. Provpplatsen (inringat med rött) i närheten av Tärnsjö, Uppland. Karta från Lantmäteriet.	12
Figur 2. Flygfoto över provplatsen där markfuktsgradienten är markerad med en röd pil från den torrare delen västerut till den blötare delen österut.	12
Figur 3. Bilder som visar skillnaden mellan den torrare och blötare delen av gradienten. Den vänstra är tagen ut mot den torra delen av gradienten där tallarna är av en större grovlek. Den högra är tagen mot den blötare delen där tallar är synligt tunnare.	13
Figur 4. Exempel på hur olika de 1 cm långa rotsegmenten kunde se ut. Längst upp till vänster syns ett rotsegment koloniserat av flera olika svamparter, uppe till höger ett segment helt utan sekundärrötter, nere till vänster ett segment med tydliga sekundär- och tertriärrötter och nere till höger ett segment med mycket förgrenade sekundärrötter.	15
Figur 5. Spridningsdiagram som visar det signifikanta sambandet mellan vattenhalt och grundvattendjup för samtliga provpunkter med regressionslinje och konfidensintervall. Vattenhalt för proverna är mätt i andel av den färska vikten (%FW).	18
Figur 6. Spridningsdiagram som visar hur koloniseringsgraden, mätt i antalet koloniserade rotspetsar per cm primärrot (EMF kolonisering) förhåller sig till grundvattendjupet. Spridningen saknar samband och visas därför utan trendlinje.	18
Figur 7. Spridningsdiagram som visar hur den totala färskvikten (g FW) insamlade rötter per prov förhåller sig till grundvattendjupet. Trendlinjen är streckad då statistiskt fastställt samband saknas.	19
Figur 8. Spridningsdiagram över förhållandet mellan absorbansen uppdelat på Manganperoxidasaktivitet och den totala peroxidasaktiviteten och grundvattendjup med streckade trendlinjer då statistiskt fastställt samband saknas.	19
Figur 9. Spridningsdiagram över förhållandet mellan absorbansen uppdelat på manganperoxidasaktivitet och total peroxidasaktivitet och koloniseringsgraden av ektomykorrhiza (EMF kolonisering (rotspetsar/cm)). Sambandet mellan den totala peroxidasaktiviteten och koloniseringsgraden är signifikant vilket visas med en heldragen linje, sambandet med manganperoxidasaktiviteten är ej signifikant vilket visas med en streckad trendlinje.	20

1. Inledning

Boreal skog är det största terrestra biomet på jorden och utgör, trots att det är begränsat till det norra halvklotet, 11% av jordens markyta (Bonan & Shugart 1989). Boreal skog består till störst del av barrträd som tall och gran med inslag av annan vegetation som ljungväxter och lövträd. Växt- och djurlivet är anpassat till tuffa förhållanden med korta somrar, kalla vintrar samt snötäcke och ofta tjäle under vinterhalvåret. Utöver skog är också näringsfattiga sjöar och vattendrag samt stora myrmarker vanligt förekommande i den boreala zonen (Nationalencyklopedin u.å.b.). Myrmarker eller mossar kan täcka stora ytor i de boreala skogarna och innebär framförallt en förhöjd vattenhalt i marken. Mossar byggs till störst del upp av vitmossor (*Sphagnum*) som till följd av den förhöjda vattenhalten och sänkta syretillförseln inte bryts ned med samma hastighet som det hade gjort under andra förhållanden. Detta leder till en ansamling av organiskt material i form av torv. I de flesta mossar finns ett samband där mer vitmossa innebär lägre pH (Bonan & Shugart 1989). I torvmark dominerad av vitmossa sker den mesta oxidativa nedbrytningen med peroxidaser (Jassey et al. 2012). Jassey et al. (2012) visade att i deras undersökta system hade en stor del av peroxidasaktiviteten sitt ursprung i själva vitmossan.

Våra boreala skogar utgör en viktig kolsänka på global skala i och med att de har en stabil kollagring i marken under lång tid till följd av den långsamma nedbrytningen. Till skillnad från tropiska skogar lagras kolet framförallt i marken istället för i biomassa, det är så mycket som 60% av det totala ekosystemets kol som lagras i marken i boreala skogar (Pan et al. 2011). Typisk jordmån för boreala skogar är podsol som karaktäriseras av ett överst helt organiskt mårager (även kallat humuslager) följt av mineraljorden (Deluca & Boisvenue 2012). Förnan bryts ned i den översta delen av måragnet (Nationalencyklopedin u.å.a.).

Med tanke på hur stor del av kolet i boreala skogar som lagras i marken blir det intressant med en så heltäckande förståelse som möjligt av hur kol, kväve och övrig näring i marken omsätts, vilka organismgrupper som är viktigast för nedbrytningen och i sin tur vilka förhållanden som påverkar dem. I den här studien läggs fokuset på ektomykorrhizasvampar som på många sätt utgör en nyckelspelare i de boreala skogarna.

1.1 Ektomykorrhiza

Mykorrhiza är en symbios som bildas mellan vissa svamparter och landväxter och bildar det huvudsakliga organet för näringsupptag för växter. Symbiosen bygger på ett samarbete mellan mykorrhizasvampen och växten där svampen får kol

utvunnet ur fotosyntes i utbyte mot näringsämnen som frisätts ur marken och transporteras till växten. Mykorrhizasvampar delas in i grupper baserat på funktion och fysiologi. Den här studien fokuserar på ektomykorrhiza som är gruppen som bildar symbios med de vanligaste växterna i en boreal skog, barrträden. En ektomykorrhizarot karaktäriseras av tre komponenter, en mantel av svampvävnad som täcker rotspetsen, hyfer som växer in mellan cellerna i rotspetsen och ett nätverk av hyfer som sträcker sig ut i marken (Smith & Read 2008). Hur långt nätverket sträcker sig kan variera mellan olika arter och ektomykorrhizasvampar kan delas in i olika grupper baserat på deras utforskningsstrategier. Utforskningsstrategin påverkar i sin tur mängden och längden av hyfer som produceras av en individ (Agerer 2001). Det är genom nätverket av hyfer som svampen sedan kan förse trädet med kväve i utbyte mot kol. Ett träd kan allokera uppemot 10–20% av sitt fotosynteskol till svampen, vilket leder till att svamparnas mycel kan utgöra en stor kolsänka när de binder fotosynteskolet genom tillväxt av hyferna. Låg tillgänglighet av kväve är utmärkande för ekosystem dominerade av växter som bildar ektomykorrhiza vilket gör det värt investeringen av kol från träden för att få tillgång till kväve som annars hade varit otillgängligt för dem (Smith & Read 2008).

1.2 Svampar som nedbrytare

I boreala skogar spelar svampar i stort en viktig roll som nedbrytare i marken och får den mesta av sin energi genom att bryta ned lättnedbruten cellulosa, men för att komma åt cellulosan behöver de svampar som bryter ned trä antingen ta sig runt eller bryta ned ligninet. Hydrolys är en vanlig metod för nedbrytning av framförallt cellulosa och sker med hydrolytiska enzymer som exempelvis β -glykosidas (Baldrian et al. 2011). Nedbrytningen av lignin och andra komplexa organiska föreningar sker istället med extracellulära peroxidaser som svamparna utsöndrar tillsammans med väteperoxid som cosubstrat. Det är framförallt vitrötesvampar (vednedbrytande saprotrofer) som bryter ned lignin helt, med hjälp av extracellulära peroxidaser. De extracellulära peroxidaserna som utsöndras av svampar kan delas in i grupperna lignin peroxidas (LiP), manganperoxidas (MnP) och versatile peroxidase (VP). Manganperoxidaserna har enbart utvecklats inom klassen Agaricomycetes (Floudas et al. 2012). Inom Agaricomyceterna hittar vi både släkten av ektomykorrhizasvampar och saprotrofer, de har alla utvecklats från samma gemensamma anfader med nedbrytaregenskaper. De allra flesta av ektomykorrhizasvamparna förlorade dock förmågan till ligninnedbrytning under evolutionens gång när deras huvudsakliga källa till kol övergick från att vara organiskt material i marken till fotosyntetiskt kol från träden. Det gjorde förmågan att producera ligninnedbrytande peroxidaser till en för de flesta arter överflödig egenskap (Kohler et al. 2015). Det finns dock vissa släkten av

ektomykorrhizasvampar där några arter behållit anlagat för produktion av ligninbrytande peroxidaser, bland annat spindelskivlingar (*Cortinarius*) som särskilt kopplats till aktivitet av manganperoxidas (Bödeker et al. 2014).

1.2.1 Ektomykorrhizas roll

De ektomykorrhizasvampar, särskilt arter ur *Cortinarius*, som producerar manganperoxidas har bekräftats vara direkt inblandade i nedbrytandet av organiskt material i markens humuslager i boreala skogar. De spelar en viktig roll i nedbrytandet av komplext organiskt material kopplat till dess förmåga att mobilisera organiskt bundet kväve (Bödeker et al. 2014). En studie gjord av Lindahl et al. (2021) fann tillskillnad från tidigare liknande studier att vid närvaro av vissa arter ur släktet *Cortinarius*, begränsas inlagringen av kol i marken snarare än att öka, genom konkurrens med saprotrofer. Det man fann var att närvaron av *Cortinarius* arterna korrelerade negativt med mängden lagrat kol i marken. Samma arter var även mer vanligt förekommande i kvävebegränsade skogar vilket mest troligt beror på att ektomykorrhizasvamparna erhåller sitt kol från träden de bildar symbios med vilket möjliggör nedbrytning med de mer energikrävande enzymerna (Lindahl et al. 2021).

Även om ektomykorrhizasvamparna kan begränsa nedbrytningen av förna på kort sikt så bidrar de till att driva den långsiktiga oxideringen av organiskt material. Rollen de spelar som nedbrytare beror på vilken del av den organiska horisonten i marken som studeras. I förnan kan de konkurrera med saprotrofer genom att begränsa tillgången på kväve vilket leder till minskad nedbrytning, men djupare ner där det framförallt finns mer komplexa organiska föreningar som saprotrofer får för lite utbyte för att bryta ned är det ektomykorrhizasvampar som driver nedbrytningen. De olika funktionella grupperna av svampar dominerar alltså olika vertikala lager i den organiska horisonten. Aktivitet med hydrolytiska enzymer förekommer mest i förnan där saprotroferna dominerar och längre ned är det framförallt oxidering med manganperoxidas som är mest förekommande (Sterkenburg et al. 2018).

Bödeker et al. (2014) fann att aktiviteten av manganperoxidas minskar kraftigt som svar till höjda ammoniumnivåer i marken vilket ytterligare tydliggör att det framförallt är i näringsbegränsade system som arter ur *Cortinarius* spelar stor roll som nedbrytare. Det är alltså mer gynnsamt för träden att investera i energikrävande symbionter som kan mobilisera näring från organiskt material när det annars är en bristvara. Ektomykorrhizasvampar med nedbrytaregenskaper utgör alltså ett viktigt komplement till frilevande nedbrytare i rollen att säkerställa omsättningen av organiskt material, näringsomsättning och trädproduktivitet under näringsbegränsade förhållanden (Lindahl et al. 2021).

1.2.2 Variation med årstiderna

I skogar som upplever variation i temperatur och nederbörd under ett år finns det sannolikt en viss variation av svampars biomassa och grad av aktivitet från extracellulära enzymer. En studie genomförd av Voříšková et al. (2014) fann en signifikant variation av enzymaktivitet under året där den högsta aktiviteten uppmättes under vintern i alla horisonter där skillnaden var som tydligast i förnan. Variationen över året beror mest troligt på den stora tillförseln av organiskt material på hösten när de flesta växter dör eller faller löv som sedan utgör lättnedbrutet material. Trots en ökad nedbrytning av fallförna under vintern ökade inte saprotroferna relativt mer i biomassa jämfört med ektomykorrhizasvamparna. Det skulle kunna bero på förmågan hos vissa ektomykorrhizasvampar att bidra till nedbrytningen under vintern och därigenom bibehålla sin biomassa trots en minskad tillgång på kol från träden. Den största ökningen av svampars biomassa sker mest troligt under våren till sommaren vilket stämmer överens med en potentiellt ökad kolallokering till följd av ökad fotosyntes (Voříšková et al. 2014). En studie av Baldrian et al. (2013) har istället visat att det framförallt är temperaturen i marken som påverkar enzymaktiviteten där högre temperaturer leder till ökad aktivitet. Det kan i sin tur leda till en skillnad i aktivitet över årstiderna (Baldrian et al. 2013).

1.2.3 Dikning i torvmark

Sveriges totala areal av produktiv skogsmark som växer på torvmark uppgår till drygt 2 miljoner hektar, där ca 0,8 miljoner hektar av det är dikat (Skogsstyrelsen 2021). Dränering av torvmark kan ha en påverkan på vilka mykorrhizasvampar som dominerar svampsamhället under marken samt hur nedbrytningen av det organiska materialet sker i just de markerna. Defrenne et al. (2023) fann ett skifte i dominans från erikoid mykorrhiza till ektomykorrhiza 120 m från ett dike i boreal skog. Det förklaras med både ett skifte i vegetationen, från låga buskar ur familjen ljungväxter (*Ericaceae*) till barrskog, och mängden lättillgängligt kväve i marken som i sin tur beror på den skiftande markfukten över gradienten. Dränering av torvmark leder generellt till en ökad nedbrytning till följd av den ökade tillgången på syre vilket möjliggör nedbrytning genom oxidering. Torv med högre humifieringsgrad består i större proportion av komplexa organiska föreningar som är mer svårnedbrutna. Det blir till fördel för de ektomykorrhizasvampar som producerar energikrävande oxidativa extracellulära enzymer som manganperoxidas då de som tidigare nämnt är mer konkurrenskraftiga under näringsbegränsade förhållanden. Eftersom skiftet i svampsamhällena sker så pass markerat framgår det att skiftet i samhällena

framförallt är ett svar på markförhållandena och humifieringsgraden av torven som utgör en sorts ekologisk tröskel snarare än den gradvis skiftande vegetationen (Defrenne et al. 2023).

Hupperts & Lilleskov (2022) hittade samma samband med ökad tillgänglighet av kväve samt ökad igenväxning med träd i en markfuktsgradient på dikad boreal skogsmark. Där var det framförallt den radiala stamtillväxten hos träden som korrelerade positivt med frekvensen av ektomykorrhiza som producerar oxidativa extracellulära enzymer. Det beror mest troligt på att plantor med större tillgång på ljus tillväxer bättre och har mer kol över till ektomykorrhizan som använder energikrävande enzymer (Hupperts & Lilleskov 2022).

Trots att båda dessa studier hittat ett samband mellan manganperoxidasaktiviteten och graden av markfukt vet vi fortfarande väldigt lite om skogbevuxen torvmark som utgör en stor area i Sverige.

1.3 Syfte och frågeställningar

Syftet med det här arbetet är att öka kunskapen om Ektomykorrhizasvamparna med nedbrytarförmågas betydelse för näringsomsättningen i boreala skogar. Detta genom att särskilt undersöka hur markfuktighet och grundvattendjup kan påverka ektomykorrhizasvampars koloniseringsgrad och deras aktivitet med extracellulära peroxidaser.

Frågeställningarna arbetet syftar till att besvara är följande:

1. Finns det ett samband där aktiviteten av manganperoxidas minskar med ökande markfuktighet och minskande grundvattendjup?
2. Minskar koloniseringsgraden av ektomykorrhiza med en ökad markfukt?
3. Finns det ett positivt samband mellan ektomykorrhizas koloniseringsgrad och manganperoxidasaktiviteten?

Den tidigare forskningen inom området ledde till hypoteserna att koloniseringsgraden av ektomykorrhiza borde minska med en ökad markfukt, då Defrenne et al. (2023) fann sambandet mellan torrlagd torvmark och ett skifte mot ökad förekomst av ektomykorrhizasvampar. Det förväntas även leda till en minskad aktivitet av manganperoxidas med ökande markfukt och minskande grundvattendjup.

2. Material och metod

2.1 Provplatsen

Samtliga prover för analys togs i anslutning till monterade grundvattenrör i närheten av Tärnsjö ($60^{\circ}08'13.9''\text{N}$ $16^{\circ}55'21.8''\text{E}$) (figur 1) den 3 april 2025. Grundvattenrören är placerade i rader om fyra längs en markfuktsgradient (figur 2) där fyra av rören ligger nära kanten mot ett öppet våtmarksområde och den andra änden av gradienten är mot en landsväg. Jordarten för hela provtagningsområden är enligt Lantmäteriets kartor kärrtorv (Lantmäteriet u.å.).



Figur 1. Provplatsen (inringat med rött) i närheten av Tärnsjö, Uppland. Karta från Lantmäteriet.



Figur 2. Flygfoto över provplatsen där markfuktsgradienten är markerad med en röd pil från den torrare delen västerut till den blötare delen österut.

Provplatsen är en boreal planterad skog dominerad av tall med enstaka granar av framförallt mindre storlek. Växtligheten i stort speglade markfuktsgradienten där det gick från grövre tallar och tät med blåbär- och lingonris i den torrare delen, till glesare i riset men mer och mer skvattram, vitmossa och märkbart tunnare tallar i den blötare delen. En åldersbedömning gjordes av representativa tallar från båda delar av gradienten och resultatet visade att det var tallar av liknande ålder

som växt olika mycket i omkrets. Skillnaden mellan grovleken på tallarna syns i figur 3.



Figur 3. Bilder som visar skillnaden mellan den torrare och blötare delen av gradienten. Den vänstra är tagen ut mot den torra delen av gradienten där tallarna är av en större grovlek. Den högra är tagen mot den blötare delen där tallar är synligt tunnare.

13 av rören var i skick för provtagning vilket resulterade i 13 separata punkter för provtagning.

2.2 Provinsamling

För samtliga 13 rör togs alla prover. Grundvattennivån mättes med en ”bubblare” som sakta fördes ner i de monterade grundvattenrören samtidigt som luft blåstes ner i ”bubblaren”. När ett tydligt bubblande hördes antogs vattenytan ha nåtts och djupet antecknades. Jordprov togs med en markprovtagare på 3 cm i diameter. Åtta cylindrar togs upp med jämna mellanrum i en cirkel på ett avstånd av ca 1 m från röret. Cylindrarna fördelades på två påsar med fyra cylindrar var per grundvattenrör, en påse för analys av rotspetsar och en påse för enzymanalys och insamling av övriga markdata. För cylindrarna som skulle användas till enzymanalysen skars all mineraljord bort och det översta lagret förna plockades bort, cylindrarna till rotspetsanalysen lämnades intakta. Exempel på grundvattenrör och de insamlade jordproverna hittas i bilaga 1. Skillnader i vegetationen i nära anslutning till rören observerades och antecknades.

2.3 Analys av rotspetsar

För att förbereda rötterna för rotspetsanalys behövdes de först separeras från övrigt markmaterial, det gjordes genom en flerstegstvättning. Proverna bearbetades ett i taget, först hällades ca hälften i taget av påsens innehåll i ett jordsåll med en masktäthet på 2 mm som sedan hölls under rinnande vatten för att skölja bort så mycket jord som möjligt. I ett andra steg plockades sammanhängande klumpar ut ur sållet och sköljdes av i en balja varpå individuella rötter plockades ut och sköljdes av grundligt. Mossa och annat organiskt material som fastnat i rötterna plockades bort med pincett innan rötterna samlades i en ny plastpåse. Varje påse med tvättade rötter vägdes för att få ett mått på mängden rötter i varje prov. De olika stegen av tvättningen visas i bilaga 2.

Ur de tvättade rötterna sorterades de rotsegment som tydligt bestod av en primärrot med sekundär- och tertriärrötter ut (bilaga 3) och delades längs primärroten med en skalpell i 1 cm långa segment som samlades i en mindre balja med vatten. Rotsegmenten blandades runt i vattnet och plockades sedan upp slumpmässigt en efter en. För varje prov plockades totalt 41 rotsegment upp och under stereolupp räknades antalet rotspetsar koloniserade av ektomykorrhiza per segment. Ett medelvärde räknades ut av alla 41 segment för att ge ett värde på antalet rotspetsar koloniserade av ektomykorrhiza per cm primärrot för varje prov. I figur 4 visas typexempel på hur de cm-långa rotsegmenten kunde se ut, med flera olika arter av mykorrhiza som koloniserar olika rotspetsar, helt utan rotspetsar och med mer eller mindre förgrenade rotspetsar.



Figur 4. Exempel på hur olika de 1 cm långa rotsegmenten kunde se ut. Längst upp till vänster syns ett rotsegment koloniserat av flera olika svamparter, uppe till höger ett segment helt utan sekundärrötter, nere till vänster ett segment med tydliga sekundär- och tertriärrötter och nere till höger ett segment med mycket förgrenade sekundärrötter.

2.4 Enzymanalys

Samtliga prover för enzymanalys förvarades i frysrums för att undvika mikrobiell aktivitet som skulle kunna ha en påverkan på resultatet. Innan fortsatta analyser bearbetades varje prov med fryskvarn för att finfördela och blanda jorden.

För att förbereda proverna för enzymanalysen vägdes 3 g jord in per prov och 30 ml 50 mM Na-acetatbuffert tillsattes till varje prov för en koncentration av 0,1 g/ml. Därefter homogeniserades proverna med en stavmixer av märket ultraturrax i ca 30 s. Proverna späddes till 0,01 g/ml genom att blanda 1 ml av jordsuspensionen med ytterligare 9 ml 50 mM Na-acetatbuffert. De spädda proverna placerades i centrifug i 10 minuter för att möjliggöra pipettering av supernatanten utan inblandning av jordpartiklar. Lösningarna A och B till enzymassayn förbereddes enligt protokollet med 7,5 ml natriumlaktat, 7,5 ml natriumsuccinat, 1,5 ml DMAB suspension, 1,5 ml MBTH lösning, 3 ml

Mangansulfat i lösning A och 3 ml EDTA i lösning B. För varje prov gjordes 4 tekniska replikat för alla tre behandlingar. Behandling 1 med lösning A och väteperoxid, behandling 2 med lösning B och väteperoxid och behandling 3 med enbart lösning B. Behandlingen 1 med lösning A med mangansulfat och väteperoxid görs för att undersöka den manganberoende aktiviteten genom att se till att tillgången på mangan ej är den begränsande faktorn för manganperoxidasaktiviteten. Behandlingen 2 med lösning B med EDTA och väteperoxid görs för att undersöka aktiviteten av manganberoendeaktivitet genom att EDTA binder upp metalljoner vilket förhindrar manganberoende peroxidaser från att reagera. Behandling 3 utan väteperoxid genomförs som en kontroll då ingen peroxidasaktivitet ska kunna ske utan det.

50 µl supernatant från varje prov pipetterades i 4 x 3 brunnar på en genomskinlig platta varpå 140 µl av antingen lösning A eller B tillsattes till avsedda brunnar. För att starta reaktionen tillsattes slutligen 10 µl väteperoxid till avsedda brunnar. Plattorna inkuberades i en plattspektrofotometer där absorbansen, som är proportionell mot koncentrationen av reaktionsprodukten, mättes för våglängden 590 nm var 30 s i 30 min. Mätningarna sammanställdes i ett Excel-ark där ett medelvärde för tekniska replikat beräknades. Medelvärdet för varje prov och behandling användes för att beräkna lutningen som visar reaktionshastigheten för varje behandling och prov. För att räkna ut den Mn-beroende aktiviteten beräknades skillnaden mellan lutningen på behandling 1 och 2, för Mn-oberoende togs skillnaden mellan behandling 2 och 3 och för totala peroxidasaktivitet togs skillnaden mellan behandling 1 och 3. Slutligen normaliserades den beräknade enzymaktiviteten (reaktionshastigheten) per gram organiskt material i varje brunn för ett mer representativt resultat.

2.5 Insamling av övriga markdata

För mätning av pH blandades 5 gram jord från varje provplats med 15 ml avjoniserat ultrarent vatten som sedan blandades i en skakare i 30 min. Därefter fick proverna stå ostörda och sedimentera i 1,5 timme. Mätningen av pH genomfördes med pH metern PHM 93, kalibrering och mätning gjordes enligt instruktioner från tillverkaren. Varje prov mättes 2 gånger varpå ett medelvärde räknades ut.

För mätning av vattenhalt vägdes ca 4 g färsk jord per prov in i keramiska deglar, den exakta vikten av både jord och degel mättes innan de placerades i torkugn på 105 °C i 36 timmar. När jordproverna var helt torra vägdes de igen och vattenhalten per färskvikt räknades ut. Mätningen av halt organiskt material gjordes på samma uppmätta prover som efter torkning placerades i en brännugn

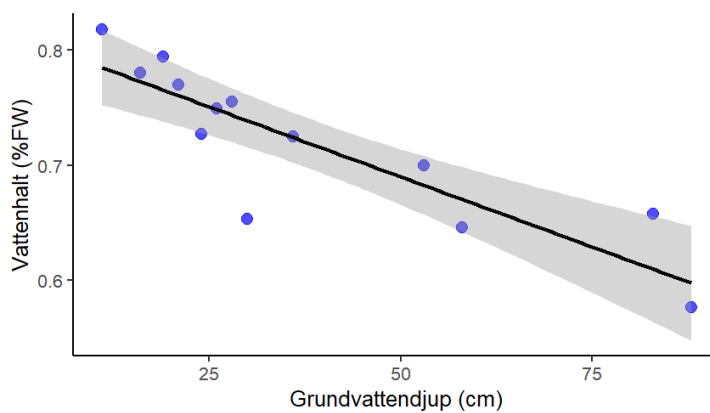
på 550 °C i 6 timmar. Proverna vägdes en sista gång och halten organiskt material per torrsvikt räknades ut.

2.6 Statistiska tester

För att säkerställa signifikansen av sambandet mellan de undersökta variablerna gjordes en variansanalys (ANOVA) med programmet Rstudio. Innan variansanalysen genomfördes kontrollerades normaliteten för att vara säker på lämpligheten av att använda variansanalys trots få datapunkter. Normaliteten kontrolleras genom ett histogram över residualerna för varje samband som undersöktes. Samtliga samband ansågs vara tillräckligt normalfördelade för att en variansanalys skulle vara aktuellt. De p-värden som erhöles antecknades och för de samband där p var under 0,05 kunde nollhypotesen att fördelningen var slumpmässig förkastas och sambandet påvisades vara signifikant.

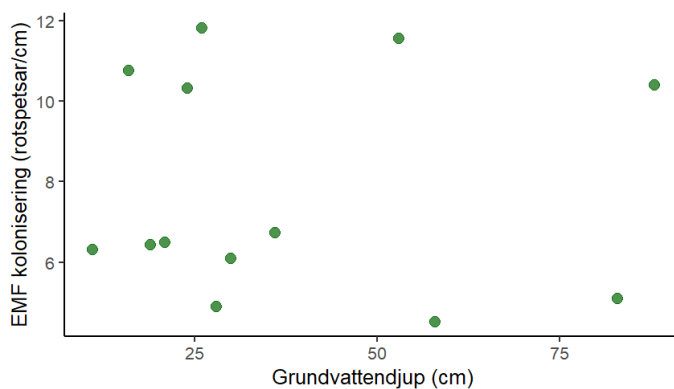
3. Resultat

Gradienten gick från väst till öst där den torrare delen var mot väst och det blev blötare österut. Det fanns ett negativt förhållande mellan grundvattendjup och fuktighet i det översta lagret ($p < 0,001$) (tabell 1) som visas i figur 5. Eftersom sambandet är signifikant antas grundvattendjupet vara en god indikator på markens fuktighet för samtliga provpunkter. PH varierade mycket lite över gradienten, mellan 3,3 och 3,8, och visade inget samband med markfukten ($p=0,60$) (tabell 1). Det fanns alltså vidare inte heller något samband mellan pH och kolonisering eller enzymaktivitet.



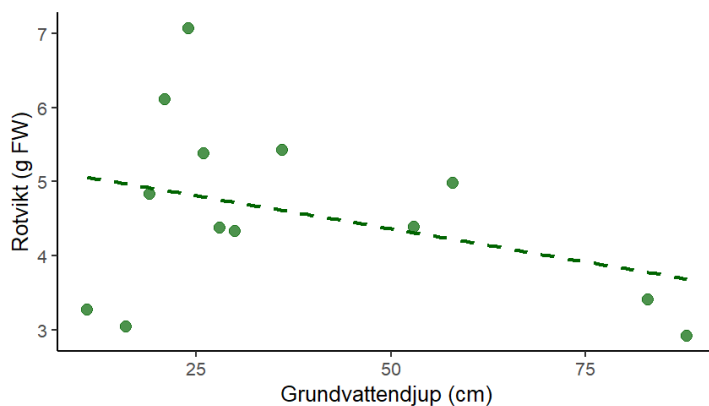
Figur 5. Spridningsdiagram som visar det signifikanta sambandet mellan vattenhalt och grundvattendjup för samtliga provpunkter med regressionslinje och konfidensintervall. Vattenhalt för proverna är mätt i andel av den färska vikten (%FW).

Inga samband mellan kolonisering och grundvattendjup observerades ($p=0,95$) (tabell 1) vilket visas i figur 6.



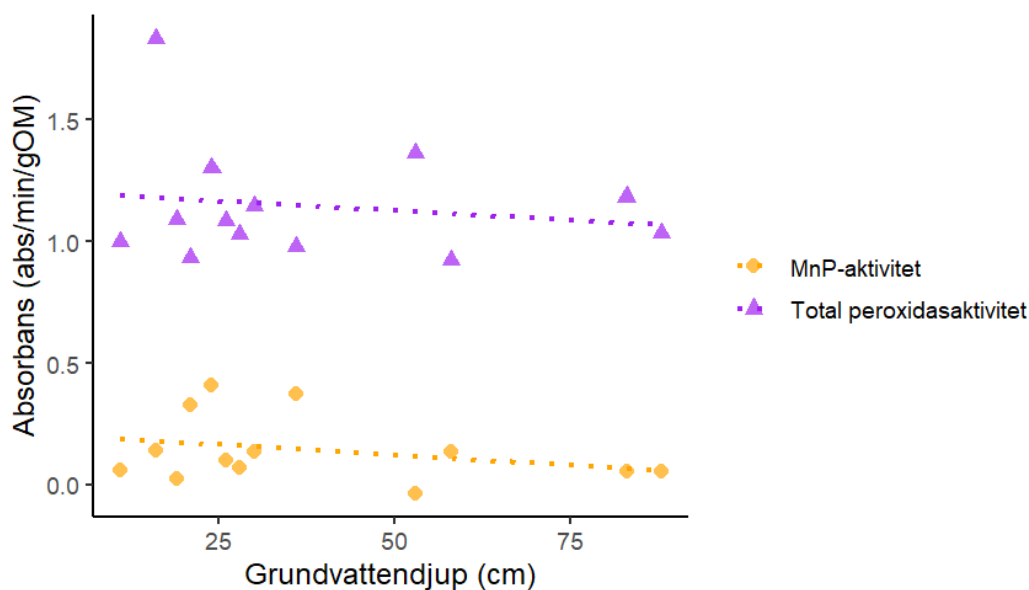
Figur 6. Spridningsdiagram som visar hur koloniseringsgraden, mätt i antalet koloniserade rotspetsar per cm primärrot (EMF kolonisering) förhåller sig till grundvattendjupet. Spridningen saknar samband och visas därför utan trendlinje.

Inget statistiskt fastställt samband fanns mellan den färska rotvikten och grundvattendjupet ($p=0,23$) (tabell 1) vilket syns i figur 7.



Figur 7. Spridningsdiagram som visar hur den totala färskvikten (g FW) insamlade rötter per prov förhåller sig till grundvattendjupet. Trendlinjen är streckad då statistiskt fastställt samband saknas.

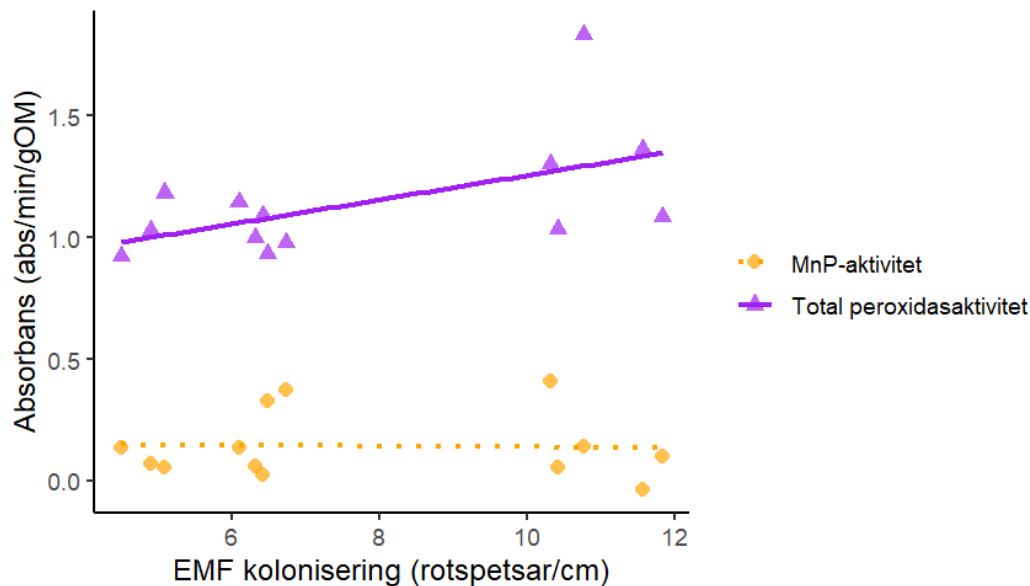
Inget signifikant samband fanns mellan grundvattendjupet och enzymaktiviteten (figur 8) varken för manganperoxidasaktiviteten ($p=0,32$) eller total peroxidasaktivitet ($p=0,61$) (tabell 1).



Figur 8. Spridningsdiagram över förhållandet mellan absorbansen uppdelat på Manganperoxidasaktivitet och den totala peroxidasaktiviteten och grundvattendjup med streckade trendlinjer då statistiskt fastställt samband saknas.

Det fanns ett signifikant positivt samband mellan den totala peroxidasaktiviteten och koloniseringsgraden ($p < 0,05$) (tabell 1) vilket visas i figur 9 med en heldragen

trendlinje. Samma samband går ej att fastställa för aktiviteten av manganperoxidase ($p=0,91$) (tabell 1).



Figur 9. Spridningsdiagram över förhållandet mellan absorbansen uppdelat på manganperoxidaseaktivitet och total peroxidaseaktivitet och koloniseringsgraden av ektomykorrhiza (EMF kolonisering (rotspetsar/cm)). Sambandet mellan den totala peroxidaseaktiviteten och koloniseringsgraden är signifikant vilket visas med en heldragen linje, sambandet med manganperoxidaseaktiviteten är ej signifikant vilket visas med en streckad trendlinje.

Tabell 1. Avrundade p -värden för samtliga undersökta samband där samband med ett värde på under 0,05 antas vara signifikanta och samband med värden över 0,05 antas vara utan signifikans.

Parameter	Sambandsparameter	p -värde
Grundvattendjup		
	Vattenhalt %FW	0,0001
	pH	0,60
	Koloniseringsgrad	0,95
	MnP-aktivitet	0,32
	Total peroxidaseaktivitet	0,61
	Rotvikt	0,23
Koloniseringsgrad		
	MnP-aktivitet	0,91
	Total peroxidaseaktivitet	0,050

4. Diskussion

Det förväntade sambandet mellan en ökning i aktivitet av manganperoxidas med minskande markfukt (Defrenne et al. 2023) gick inte att visa med de erhållna resultaten. Att samma resultat som fåtts i tidigare studier inte gick att se skulle kunna bero på skillnaden i valet av provplats. Både Defrenne et al. (2023) och Hupperts & Lilleskov (2022) genomförde sina studier på markfuktsgradients som bildats till följd av dikning vilket gett en väldigt tydlig skiftning i både vegetation och markfuktighet. Dikning innebär en torrläggning som leder till en ökad nedbrytning vilket får en gödande effekt när organiskt bundet kväve frisätts genom nedbrytningen. Nedbrytningen kan öka då torrläggningen innebär en ökad tillgång till syre som är nödvändig för oxidativ nedbrytning. I den här studien undersöktes istället en plats med en mer naturlig fuktighetsgradient, inga tecken hittades på att skogen som provtogs skulle vara dikad, och ingen undersökning av kvävehalt gjordes som skulle kunnat tyda på en tidigare dikning.

En annan möjlig orsak till skillnaderna är att gradienterna skiljer sig åt i längd och i kontrasterna mellan ändarna av gradienten. Defrenne et al. (2023) och Hupperts & Lilleskov (2022) undersökte samma markfuktsgradients på 215–525 m som gick från myrmark bevuxen av buskar till boreal skog, medan gradienten som användes i den här studien enbart var ca 150 m lång och skogbeklädd över hela gradienten. Ett ytterligare tecken på en högre homogenitet i den undersökta gradienten är att majoriteterna av provpunkterna uppvisade ett grundare grundvattendjup och hög vattenhalt. Det syns i spridningsdiagrammet i figur 5 där majoriteten av punkterna tillhör den grundare halvan av grundvattendjupen. Den ”torra” delen av gradienten var även den relativt blöt (vattenhalt ca 60% (figur 5)), vilket kan ha begränsat skillnaderna som går att se både i markfukten över gradienten men kanske framförallt på avsaknaden av variation längs gradienten i pH.

Det positiva sambandet som hittades mellan den totala peroxidasaktiviteten och koloniseringsgraden kan vara intressant, men det är mest troligt inte en direkt kausalitet eftersom det finns andra grupper av organismer, särskilt saprotrofa svampar, som använder extracellulära peroxidaser för nedbrytning av organiskt material. Även vissa växter och flera arter av vitmossa producerar olika sorters peroxidaser för nedbrytning i och utanför celler som kan ha förekommit i proverna (Jassey et al. 2012). Särskilt vitmossa var frekvent förekommande på provplatsen vilket kan ha bidragit till peroxidasaktiviteten som uppmättes. Det finns alltså inga belägg för att påstå att de arter av ektomykorrhizasvampar som räknats vid beräkningen av koloniseringsgraden skulle orsaka högre nivåer av peroxidasaktivitet.

Oxidativ nedbrytning av organiskt material hos svampar är ursprungligen en vednedbrytarsvampsegenskap (Kohler et al. 2015). Det som är speciellt i boreal skog är att de ektomykorrhizasvampar som producerar manganperoxidas framförallt är aktiva längre ned i den organiska horisonten (Sterkenburg et al. 2018). Därför antas det att den manganperoxidasaktivitet som uppmäts är från ektomykorrhizasvampar eftersom lagret med förna plockades bort vid insamlingen av proverna. Därmed stärks slutsatsen om att det inte är en direkt kausalitet, då samma positiva samband mellan kolonisering och enzymaktivitet inte syns för manganperoxidaser. Det är möjligt att det finns flera orsaker till en ökad peroxidasaktiviteten som kan sammanfalla med ökad förekomst av ektomykorrhizasvampar. Om det handlar om artsammansättningen och förekomst av vitmossor, temperaturen eller förekomst av andra saprotrofer, går det inte att dra några slutsatser om baserat på materialet i den här studien.

Koloniseringsgraden varierade över gradienten men inte i samband med markfukten som förväntat. I studien av Defrenne et al. (2023) berodde fördelningen av ektomykorrhiza och erikoid mykorrhiza på förändringar i förhållanden under marken orsakade av dikningen. Antingen så är orsaken till skillnaden något annat än de faktorer som undersöktes eller så är det inom en normal variation som snarare beror på provstorleken av rotsegmenten där koloniserade rotspetsar räknades. Det är möjligt att även valet av metod för rotspetsanalysen har haft en påverkan på resultatet då bedömningen av vad som räknades som primärrötter var svårt att hålla konsekvent mellan proverna.

En ytterligare begränsning med valet av metod för rotspetsanalysen är att den varken tar hänsyn till arterna av de observerade ektomykorrhizasvamparna eller mängden koloniserade rotspetsar per ytenhet. Information om vilka arter som förekommer i proverna hade kombinerat med vilken utforskarstrategityp de tillhör hade kunnat säga mer om den förväntade enzymaktiviteten då en svamp med större mycel borde kunna producera större mängder med enzym och därmed uppvisa högre grad av aktivitet. Att mäta koloniseringsgraden i antal koloniserade rotspetsar per cm primärrot blir inte heller ett perfekt mått på förekomsten av ektomykorrhizasvamp i marken då det inte tar hänsyn till mängden rötter per ytenhet på platsen. En hög grad av kolonisering skulle kunna betyda olika mycket påverkan på enzymaktiviteten beroende på den totala mängden rötter som koloniseringsgraden gäller. Ett bättre mått på förekomsten av ektomykorrhizasvampar hade kunnat visa om en hög uppmätt enzymaktivitet beror på ett fåtal särskilt aktiva arter eller på hög frekvens av mindre aktiva arter. Vikten rötter per prov visas i figur 7 men i det här fallet visade det inte något tydligt samband med markfuktsgradienten som hade kunnat ge mer klarhet i avsaknaden av samband mellan manganperoxidasaktiviteten och markfukten.

Påverkan från tiden på året som provtagningen gjordes kan spela en roll i det resultat som erhöles. Eftersom proverna togs i Uppland i början på april hade vädret och temperaturerna varierat mellan snö och minusgrader veckan innan och sol och betydligt varmare dagen för provtagningen. Det här skulle alltså kunna betyda antingen att enzymaktiviteten inte riktigt kommit igång för året till följd av den låga temperaturen veckorna innan (Baldrian et al. 2013) eller att den varit som högst redan under vintern och kanske börjat avta då nedbrytningen av det organiska material som tillförts marken under hösten saktat ned (Voříšková et al. 2014). Både studien från Baldrian et al. (2013) och Voříšková et al. (2014) genomfördes i tempererad skog dominerad av olika lövträd i Tjeckien där markförhållandena som markfukt, pH och uppbyggnad av nedbrytarsamhället troligen är annorlunda. Det kan påverka jämförbarheten med den här studien som gjorts i boreal skog med annan typ av fallförna.

Slutligen går det alltså att säga att det verkar finnas ett samband mellan de faktorer som leder till en högre grad av aktivitet från extracellulära peroxidaser och högre grad av ektomykorrhizakolonisering. Dock gick ej de förväntade sambanden mellan manganperoxidasaktivitet och markfukt att påvisa. Därför hade det varit intressant att fortsätta undersöka liknande gradienter med en längre transekt och större kontraster mellan ändarna för att utesluta möjligheten att avsaknaden av variation i aktiviteten beror på avsaknaden av betydande variation i miljön. Att ta med fler variabler som kväveinnehåll och C/N-kvot kan även vara intressant då det framförallt är i kvävebegränsade system som ektomykorrhizan är viktig som nedbrytare, så tillgången på kväve skulle kunna säga ännu mer om det erhållna resultatet. Det hade även varit intressant med DNA-analyser för att undersöka påverkan av ektomykorrhizasvamparnas artsammansättning. Alternativt kan det vara intressant att jämföra enzymaktiviteten över olika årstider i liknande system, för att utesluta påverkan från tiden för provtagningen och för att se om det finns en betydande skillnad mellan årstiderna i liknande system.

Referenser

- Agerer, R. (2001). Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*, 11 (2), 107–114. <https://doi.org/10.1007/s005720100108>
- Baldrian, P., Šnajdr, J., Merhautová, V., Dobiášová, P., Cajthaml, T. & Valášková, V. (2013). Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *Soil Biology and Biochemistry*, 56, 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.020>
- Baldrian, P., Voříšková, J., Dobiášová, P., Merhautová, V., Lisá, L. & Valášková, V. (2011). Production of extracellular enzymes and degradation of biopolymers by saprotrophic microfungi from the upper layers of forest soil. *Plant and Soil*, 338 (1–2), 111–125. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0324-3>
- Bonan, G.B. & Shugart (1989). Environmental Factors and Ecological Processes in Boreal Forests. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 20. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.000245>
- Bödeker, I.T.M., Clemmensen, K.E., de Boer, W., Martin, F., Olson, Å. & Lindahl, B.D. (2014). Ectomycorrhizal Cortinari species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, 203 (1), 245–256. <https://doi.org/10.1111/nph.12791>
- Defrenne, C.E., Moore, J.A.M., Tucker, C.L., Lamit, L.J., Kane, E.S., Kolka, R.K., Chimner, R.A., Keller, J.K. & Lilleskov, E.A. (2023). Peat loss collocates with a threshold in plant–mycorrhizal associations in drained peatlands encroached by trees. *New Phytologist*, 240 (1), 412–425. <https://doi.org/10.1111/nph.18954>
- Deluca, T.H. & Boisvenue, C. (2012). Boreal forest soil carbon: distribution, function and modelling. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 85 (2), 161–184. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps003>
- Floudas, D., Binder, M., Riley, R., Barry, K., Blanchette, R.A., Henrissat, B., Martínez, A.T., Otillar, R., Spatafora, J.W., Yadav, J.S., Aerts, A., Benoit, I., Boyd, A., Carlson, A., Copeland, A., Coutinho, P.M., De Vries, R.P., Ferreira, P., Findley, K., Foster, B., Gaskell, J., Glotzer, D., Górecki, P., Heitman, J., Hesse, C., Hori, C., Igarashi, K., Jurgens, J.A., Kallen, N., Kersten, P., Kohler, A., Kües, U., Kumar, T.K.A., Kuo, A., LaButti, K., Larrondo, L.F., Lindquist, E., Ling, A., Lombard, V., Lucas, S., Lundell, T., Martin, R., McLaughlin, D.J., Morgenstern, I., Morin, E., Murat, C., Nagy, L.G., Nolan, M., Ohm, R.A., Patyshakuliyeva, A., Rokas, A., Ruiz-Dueñas, F.J., Sabat, G., Salamov, A., Samejima, M., Schmutz, J., Slot, J.C., St. John, F., Stenlid, J., Sun, H., Sun, S., Syed, K., Tsang, A., Wiebenga, A., Young, D., Pisabarro, A., Eastwood, D.C., Martin, F., Cullen, D., Grigoriev, I.V. & Hibbett, D.S. (2012). The Paleozoic Origin of Enzymatic Lignin Decomposition Reconstructed from 31 Fungal Genomes. *Science*, 336 (6089), 1715–1719. <https://doi.org/10.1126/science.1221748>
- Hupperts, S.F. & Lilleskov, E.A. (2022). Predictors of taxonomic and functional composition of black spruce seedling ectomycorrhizal fungal communities along

- peatland drainage gradients. *Mycorrhiza*, 32 (1), 67–81.
<https://doi.org/10.1007/s00572-021-01060-3>
- Jassey, V.E.J., Chiapusio, G., Gilbert, D., Toussaint, M.-L. & Binet, P. (2012). Phenoloxidase and peroxidase activities in Sphagnum-dominated peatland in a warming climate. *Soil Biology and Biochemistry*, 46, 49–52.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.11.011>
- Kohler, A., Kuo, A., Nagy, L.G., Morin, E., Barry, K.W., Buscot, F., Canbäck, B., Choi, C., Cichocki, N., Clum, A., Colpaert, J., Copeland, A., Costa, M.D., Doré, J., Floudas, D., Gay, G., Girlanda, M., Henrissat, B., Herrmann, S., Hess, J., Högborg, N., Johansson, T., Khouja, H.-R., LaButti, K., Lahrmann, U., Levasseur, A., Lindquist, E.A., Lipzen, A., Marmesse, R., Martino, E., Murat, C., Ngan, C.Y., Nehls, U., Plett, J.M., Pringle, A., Ohm, R.A., Perotto, S., Peter, M., Riley, R., Rineau, F., Ruytinx, J., Salamov, A., Shah, F., Sun, H., Tarkka, M., Tritt, A., Veneault-Fourrey, C., Zuccaro, A., Tunlid, A., Grigoriev, I.V., Hibbett, D.S. & Martin, F. (2015). Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics*, 47 (4), 410–415.
<https://doi.org/10.1038/ng.3223>
- Lantmäteriet, Min karta (u.å.). SWEREF 99 TM, Lantmäteriet.
<https://minkarta.lantmateriet.se/> [2025-05-08]
- Lindahl, B.D., Kyaschenko, J., Varenus, K., Clemmensen, K.E., Dahlberg, A., Karlton, E. & Stendahl, J. (2021). A group of ectomycorrhizal fungi restricts organic matter accumulation in boreal forest. *Ecology Letters*, 24 (7), 1341–1351.
<https://doi.org/10.1111/ele.13746>
- Nationalencyklopedin (u.å.a). *podsol*.
<https://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/l%C3%A5ng/podsol?isSearchResult=true> [2025-05-21]
- Nationalencyklopedin (u.å.b). *tajga*.
<https://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/l%C3%A5ng/tajga> [2025-04-15]
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S. & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333 (6045), 988–993.
<https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Skogsstyrelsen (2021). *Klimatpåverkan från dikad torvtäckt skogsmark – effekter av dikesunderhåll och återvätning Kunskapssammanställning och analys*.
<https://skogsstyrelsen.se/globalassets/om-oss/rapporter/rapporter-20222021202020192018/rapport-2021-7-klimatpaverkan-fran-dikad-torvtackt-skogsmark--effekter-av-dikesunderhall-och-atervatning.pdf>
- Smith, S.E. & Read, D.J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Elsevier Science & Technology. <http://ebookcentral.proquest.com/lib/slub-ebooks/detail.action?docID=349538> [2025-05-11]

- Sterkenburg, E., Clemmensen, K.E., Ekblad, A., Finlay, R.D. & Lindahl, B.D. (2018). Contrasting effects of ectomycorrhizal fungi on early and late stage decomposition in a boreal forest. *The ISME journal*, 12 (9), 2187–2197. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0181-2>
- Voříšková, J., Brabcová, V., Cajthaml, T. & Baldrian, P. (2014). Seasonal dynamics of fungal communities in a temperate oak forest soil. *New Phytologist*, 201 (1), 269–278. <https://doi.org/10.1111/nph.12481>

Tack

Jag vill rikta ett stort tack till min handledare Karolina Jörgensen för all hjälp och stöd med det praktiska arbetet i labbet och skrivandet, samt alla snabba och pedagogiska svar på de många frågor som dykt upp under arbetets gång.

Jag vill även tacka Thomas Grabs för tipset av och informationen om provplatsen och Erica Packard för hjälpen med val av metodik för rotspetsanalysen.

Till sist vill jag tacka Anton Mylläri som agerat bollplank oräkneliga gånger och hjälpt mig med flertalet korrekturläsningar.

Bilaga 1.

Två exempel på grundvattenrören som proverna togs i anslutning till, vänstra bilden är från den torrare delen och den högra bilden från den blötare.



Ett exempel på hur jordproverna kunde se ut innan förna och mineraljord avlägsnades.



Bilaga 2.

Bilder som illustrerar tvättningsprocessen av rotproverna inför rotspetsanalysen.



Bilaga 3.

Sorteringssteget i rotanalysen där de utvalda rotbitarna med tydlig primärrot sorterats ut och placerats i den övre halvan av baljan innan de delades i 1 cm långa segment.



Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU kan publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver i sådana fall godkänna publiceringen. I samband med att du godkänner publicering kommer SLU även att behandla dina personuppgifter (namn) för att göra arbetet sökbart på internet. Du kan närsomhelst återkalla ditt godkännande genom att kontakta biblioteket.

Även om du väljer att inte publicera arbetet eller återkallar ditt godkännande så kommer det arkiveras digitalt enligt arkivlagstiftningen.

Du hittar länkar till SLU:s publiceringsavtal och SLU:s behandling av personuppgifter och dina rättigheter på den här sidan:

- <https://libanswers.slu.se/sv/faq/228316>

☒ JA, jag, Ylva Lindström har läst och godkänner avtalet för publicering samt den personuppgiftsbehandling som sker i samband med detta

☐ NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse till att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.