



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

– kunskap för en hållbar utveckling

Trädgårdsblåbärs upptag av kväve

- och hur detta påverkas av kväveform och ericoid mykorrhiza

LTJ-Fakulteten SLU

2012

Linda Lundin



Självständigt arbete vid LTJ-fakulteten, SLU
Trädgårdsingenjörprogrammet, Alnarp
Examensarbete, 15 hp

TRÄDGÅRDSBLÅBÄRS UPPTAG AV KVÄVE och hur detta påverkas av kväveform och ericoid mykorrhiza

**Nitrogen uptake of American blueberries
how it is affected by the form of nitrogen and ericoid mycorrhiza**

Av: Linda Lundin
2012-05-31

Handledare: *Siri Caspersen, SLU, Hortikultur*
Examinator: *Håkan Asp, SLU, Hortikultur*

Omfattning: *15 hp*
Nivå och fördjupning: *G2E*
Kurskod: *EX0493*
Kurstitel: *Kandidatarbete i Biologi*

Universitet: *SLU, Sveriges Lantbruksuniversitet*
Fakultet: *Fakulteten för landskapsplanering, trädgårds- och jordbruksvetenskap*
Område: *Hortikultur*
Program/utbildning: *Trädgårdsingenjörsprogrammet, inriktning odling*
Examen: *Kandidatexamen i biologi*
Serienamn: *Självständigt arbete vid LTJ-fakulteten, SLU*

Utgivningsort: *Alnarp*
Utgivningsår: *2012*
Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Omslagsbild: *Linda Lundin, mikroförökade blåbärsplantor i upptagsförsöket, Alnarp*
Bilder: *Samtliga bilder är tagna av författaren*
Nyckelord: *Kväve, NH_4^+ , NO_3^+ , Blåbär, *Vaccinium corymbosum* x *Vaccinium angustifolium*,
*Ericoid mykorrhiza, pH**

FÖRORD

Mitt intresse för växter och odling har vuxit under min utbildning och jag har särskilt fastnat för ämnen som berör växtfysiologi, hur näringsämnen rör sig i mark och växt samt hur växter och svampar interagerar med varandra. Examensarbetet gav mig möjlighet att fördjupa mig i dessa ämnen och arbetet har även ökat min lust att lära mig mer. Mitt syfte med arbetet var att lära mig mer om hur näringsupptag fungerar hos surjordsväxter samt hur dessa växter klarar av att leva i miljöer som kan verka ogynnsamma för växter. Jag ville även lära mig mer om näringsämnen generellt samt få träna på att arbeta praktiskt mer näringslösningar etc. Mitt mål var dessutom testa ett sätt att mäta näringsupptag hos en växt. Ett sätt som är förhållandevis lätt att hantera själv och som inte kräver en omfattande analys. Det har varit en utmaning att genomföra detta arbete och jag är tacksam över att SLU har gjort det möjligt för mig att testa mig fram. Arbetet riktar sig främst till studenter och yrkesverksamma inom hortikultur – människor som är bevandrade inom området och som har ett intresse för växtfysiologi. Jag vill särskilt tacka min handledare Siri Caspersen för all hjälp och stöttning i mitt arbete samt för den kunskap hon har förmedlat. Jag vill även tacka andra på SLU, Alnarp som har hjälpt mig med praktiska saker under mitt försök.

Linda Lundin

Malmö, 2012-05-31

SAMMANFATTNING

Blåbär växer naturligt i mark med låga pH-värden. Aciditeten leder till en minskad tillgänglighet av näringsämnen och en ökad förekomst av metaller som kan vara skadligt för växter. Att blåbär klarar av att växa i dessa miljöer är en stark konkurrensfördel och blåbär har under evolutionens utveckling utvecklat olika anpassningar för att det ska vara möjligt att växa där. Bland annat antas blåbär föredra NH_4^+ (ammonium) framför NO_3^- (nitrat), vilket är en fördel med tanke på att nitrifikationen är låg i en sur miljö. För att skydda sig mot skadliga ämnen samt kunna tillgodogöra sig markens näring bildar de symbios med svampar (ericoid mykorrhiza).

Mikroförökande blåbär av hybridsorten "North blue" (*Vaccinium corymbosum* och *Vaccinium angustifolium*) testades i ett hydroponiskt system för att studera upptaget av kväve. Tre behandlingar med olika kväveform användes, en med endast NH_4^+ , en med endast NO_3^- och en med hälften NH_4^+ och hälften NO_3^- . NH_4^+ användes som $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NO_3^- som KNO_3 och blandningen som NH_4NO_3 . Samtliga näringslösningar blandades till en kvävekonzentration på 5,0 mM och pH ställdes till $4,3 \pm 0,05$. Upptaget testades med hjälp av bägare med och utan växt och mätningar gjordes med hjälp av jonselektiva elektroder för NH_4^+ och NO_3^- . Försöken pågick i 6 timmar (4 timmar, försök 1) vid tre olika tillfällen och vid varje tillfälle mättes koncentrationen NH_4^+ och NO_3^- , vid start (0 timmar) och vid slut (efter 4/6 timmar). Resultatet visade att blåbär tar upp NH_4^+ snabbare eftersom det var en signifikant reduktion av koncentrationen NH_4^+ i lösningen med växt och endast NH_4^+ . Mängden NH_4^+ som togs upp från den näringslösningen var ca 2,6 $\mu\text{mol N/g}$ färskvikt och timme.

ABSTRACT

Blueberries are growing in soils where the pH value is low. The acidity leads to a reduced availability of nutrients and an increased presence of metals that can be harmful to plants. The fact that blueberries are able to grow in these environments is a strong competitive advantage and blueberries have, during evolution, developed various adaptations to make it possible for them to grow there. For instance, blueberries seem to prefer NH_4^+ (ammonium), over NO_3^- (nitrate), which is advantageous considering that the nitrification is low in an acidic environment. As protection against harmful substances and to be able to absorb soil nutrients, they form a symbiosis with fungi (ericoid mycorrhiza).

Micropropagated blueberries "North blue" (*Vaccinium corymbosum* x *Vaccinium angustifolium*) were tested in a hydroponic system to study the uptake of nitrogen. Three treatments, with nutrition solutions with different forms of nitrogen were used, (a) with only NH_4^+ , (b) with only NO_3^- and (c) with 50/50 NH_4^+ and NO_3^- . NH_4^+ was used as $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NO_3^- as KNO_3 , and the mixture NH_4NO_3 . All nutrient solutions were mixed to a nitrogen concentration of 5.0 mM and pH was fixed to 4.3 ± 0.05 . The uptake was tested using a cup *with* plant and one *without*, and measurements were made using ion-selective electrodes for NH_4^+ or NO_3^- . The trials lasted for 6 hours (4 hours in test 1) on three separate occasions and each time the concentration of NH_4^+ and NO_3^- were measured, at the start (0 h) and at the end (after 4/6 hours). The results showed that NH_4^+ uptake was faster than NO_3^- uptake and that the nutrient solution with only NH_4^+ was the only one where there was a significant difference between the treatments *with* and *without* plant was. The amount of NH_4^+ taken up from the nutrient solution was about 2.6 $\mu\text{mol N / g}$ fresh weight and hour.

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

FÖRORD

SAMMANFATTNING

ABSTRACT

1. INTRODUKTION	6
1.1 Blåbär	6
1.1.1 <i>Botanik</i>	6
1.1.2 <i>Odling och förekomst</i>	6
1.1.3 <i>pH hos blåbär och andra surjordsväxter</i>	6
1.2 Ericoid mykorrhiza	7
1.3 Kväve	9
1.3.1 <i>Kvävegödsling i blåbärsodlingar</i>	9
1.3.2 <i>NH₄⁺ och NO₃⁻ i marken</i>	9
1.3.3 <i>Upptag av NH₄⁺ och NO₃⁻</i>	10
1.3.4 <i>Assimilering av NH₄⁺ och NO₃⁻</i>	12
1.4 Syfte och mål	12
2. MATERIAL OCH METOD	13
2.1 Försöket	13
2.1.1 <i>Växtmaterial</i>	14
2.1.2 <i>Näringslösningar</i>	14
2.1.3 <i>Försöksgenomförande</i>	15
3. RESULTAT	16
4. DISKUSSION	18
REFERENSER	22

1. INTRODUKTION

1.1 Blåbär

1.1.1 Botanik

Blåbär tillhör familjen *Ericaceae*, tillsammans med bland andra ljung, lingon, tranbär och rhododendron. Släktnamnet är *Vaccinium* (Anderberg, 1999) och släktet innefattar både skogsblåbär och odlade blåbär. Den svenska arten *Vaccinium myrtillus* växer vilt i hela Sverige (Anderberg, 1999). Några av de amerikanska arterna är *V. corymbosum* (highbush), *V. angustifolium* (lowbush) och *V. ashei* (rabbiteye) (Hancock et al., 2012). Dessa sägs skilja sig från *V. myrtillus* genom att de har större bär med vitt fruktkött och mindre smak (Jensen, 2006) samt att de blir betydligt högre och har ett växtsätt som ger en busklik karaktär. En annan *Vaccinium*art som växer vilt i Sverige och som påminner om blåbär är odon (*V. uliginosum*).

1.1.2 Odling och förekomst

Blåbär odlas i stora delar av världen och i många olika klimat, främst i Nordamerika men även i Afrika, Asien, Europa, Australien, Nya Zeeland och Sydamerika (Hancock & Retamales, 2012). De dominerande arterna är *V. corymbosum*, *V. ashei* och *V. angustifolium*, vilka alla härstammar från Nordamerika (Hancock & Retamales, 2012) och odlade bär kallas i dagligt tal för amerikanska blåbär eller trädgårdsblåbär (Jensen, 2006). *Vaccinium myrtillus* används vanligen inte till odling men Åkerström (2004) har visat att den svenska arten är väl lämpad till odling i större skala. Lund (1994) påpekar svårigheterna vid skörd hos de svenska blåbären, då de är lågväxande, och anger detta som en förklaring till varför *V. myrtillus* inte odlas.

Sedan början av 1900-talet har det odlats en mängd olika sorter och hybrider av de amerikanska arterna (Hancock & Retamales, 2012). Enligt Lund (1994) är *V. angustifolium* den mest hårdiga och därför lämplig för odling i Sverige. Detta kan bekräftas av Hancock & Retamales (2012) som anger att *V. angustifolium* kräver en köldperiod på minst 1000 timmar, och att de klarar temperaturer på ner till -30 grader. Nilsson (2011) menar också att sorter av *V. corymbosum* samt hybrider mellan *V. corymbosum* och *V. angustifolium* tål det svenska klimatet bra och att *V. ashei* antas vara den minst lämpade.

1.1.3 pH hos blåbär och andra surjordsväxter

Gemensamt för släktet *Vaccinium* – och hela familjen *Ericaceae* (Widén & Widén 2008) – är att de föredrar kalkfattiga jordar och således växer i jordar med låga pH-värden (Anderberg 1999; Rosen et al, 1990; Hancock & Retamales, 2012). Blåbär sägs kräva ett pH mellan 4,0 och 5,5 för en god utveckling (Hancock & Retamales 2012; Jensen 2006) och det optimala pH-värdet verkar variera något. Enligt Jensen (2006) ligger det optimala pH-värdet på 4,5 - 4,8 medan det enligt Nilsson (2011) ligger på 4,2 - 5,2. Variationerna hos *Ericaceae* verkar emellertid vara större än så. Jensen (2006) förklarar att blåbär kan odlas i pH upp till 6, förutsatt att plantorna tillsätts en stor mängd organiskt material. Xiao & Berch (1996) gjorde ett försök med vaktelbär (*Ericaceae*) och använde sig då av plantor som växte naturligt i pH-värden så lågt som 3,2. Det har dessutom visat sig att det

även förekommer en viss skillnad mellan olika *Vaccinium*-arter, där exempelvis *V. arboreum* gynnas av ett något högre pH i växtbädden (Darnell & Cruz-Huerta, 2011).

Ett lågt pH genererar sämre tillgänglighet av näringsämnen som Ca, S, P, NO_3^- och Mg (Eriksson et al., 2005; Hancock & Retamales 2012) och ökar lösligheten av metalljoner, exempelvis Al och Fe (Bradley et al. 1982; Eriksson et al. 2005; Taiz & Zeiger, 2006 s 306) samt tillgängligheten av fenoliska och alifatiska syror (Read & Kerley, 1995). Metalljoner, som exempelvis Al, är i stora mängder toxiskt för växter (Yang & Goulart, 2000; Eriksson et al., 2005) men kan också vara nödvändiga. Järn har bland annat en viktig funktion som i enzym i elektrontransportkedjan i fotosyntesen och för växter som, i motsats till blåbär, vanligen lever i alkaliska miljöer regleras tillgängligheten bland annat genom att rötterna utsöndrar organiska syror som sänker pH i rotzonen (Taiz & Zeiger, 2006).

Det är olika faktorer hos växten som påverkas av det rådande pH-värdet. Rosen et al. (1990) har genomfört ett försök där näringslösningar med pH 4,5 och 6,5 jämfördes och det visade sig att tillväxten och konditionen för både skott och rot var bättre hos blåbären behandlade med ett lägre pH. Även rötternas torrsvikt var betydligt högre i pH 4,5. Något som upptäcktes i samma studie, och som också har rapporterats i liknande försök var att rötterna antog en brun färg vid det högre pH-värdet. Rosen et al. (1990) har dragit slutsatsen att den bruna färgen orsakats av Mn-oxidering. Mn har bland annat som funktion att aktivera flera enzymer i växtens celler (Taiz & Zeiger, 2006 s. 81) och är därför ett livsnödvändigt näringsämne. I sura jordar ökar lösligheten av Mn och den höga koncentrationen blir toxiskt för växter (Eriksson et al., 2005). Jaoual & Cox (1998) menar också att rötter som antar en brun färg visar symptom på Mn-toxicitet.

1.2 Ericoid mykorrhiza

Mykorrhiza betyder "svamprot" och är en symbios mellan jordlevande svampar och växters rötter (Raven et al, 2005). Ericoid mykorrhiza är en viss typ av mykorrhiza som bildas inom familjen *Ericaceae* och som till skillnad från arbuskulär mykorrhiza - som penetrerar rotceller, och ectomykorrhiza - som lägger sig runt celler, istället bildar ett mycel runt själva rötterna (Raven et al, 2005) eller penetrerar de yttersta rotcellerna. De arter som bildar ericoid mykorrhiza är främst svampar inom fylum Ascomycota eller Basidiomycota (Raven et al, 2005). Den mest välkända arten är *Hymenoscyphus ericae* (ascomycet) (Staker, 1996) och andra kända arter är *Oidiodendron griseum*, *O. jlavum*, *O. maius*, *Pseudogymnoascus roseus* och *Scytalidium vaccinii* (Xiao & Berch, 1996). Även om det finns arter som karaktäriseras som typiska vid bildning av ericoid mykorrhiza finns studier som visar att svamparna även har förmåga att bilda andra typer av mykorrhiza (Read & Kerley, 1995; Grelet et al., 2010).

Omfattningen av kolonisering hos plantor i ett område är enligt Xiao & Berch (1996) stor. Dessa slutsatser drog de av ett försök där de testade ericoid mykorrhizabildning hos vilt växande vaktelbär (*Gaultheria shallon*). Vaktelbären hämtades från två olika områden i norra Kanada, där marken i det ena området höll ett pH 3,4–3,8 och i det andra 3,2–4,0. Resultatet visade att 85 % av rötterna var koloniserade av ericoid mykorrhiza (olika arter) och av dessa var 90 % av cortexcellerna koloniserade. Varken ecto- eller arbuskulär mykorrhiza hittades i rötterna och de såg ingen signifikant skillnad mellan två olika områdena. Xiao & Berch (1996) testade även skillnaden mellan en typisk ericoid mykorrhizabildande svampart (*O. griseum*) med en art som vanligen inte

bildar ericiod mykorrhiza (*Acremonium strictum*). Det visade sig att de två olika arterna hade olika sätt att kolonisera rotens celler och att *O. griseum* var betydligt mer effektiv än *A. strictum*. När *A. strictum* väl hade vuxit till sig gynnade den dock tillväxten hos småplantor (Xiao & Berch, 1996).

Eftersom många *Vaccinum*-arter föredrar att växa i sur jord är ericiod mykorrhiza behövligt genom att bland annat hjälpa till med näringsupptaget (Bradley et al. 1982; Kosola & Workmaster 2007; Hancock & Retamales, 2012), och koloniseringen av ericiod mykorrhiza sägs minska i takt med en ökad näringstillförsel (Hancock & Retamales, 2012). Vidare menar Hancock & Retamales (2012) att detta fenomen dock är sortberoende och att man vid försök på highbush-blåbär sett skillnad i kolonisering i förhållande till näring på sorterna "Duke" och "Reka". Behovet av assistering vid näringsupptag är också stor med tanke på att blåbär har ett ytligt fint rotsystem (Darnell & Cruz-Huerta, 2011; Nilsson, 2011; Hancock & Retamales, 2012; Åkerström, 2004) som enligt Nilsson (2011) och Hancock & Retamales (2012) dessutom saknar rothår. Tillväxten av rothår och rotspets gynnas i en jord där näringsämnen inte har urlakats (Taiz & Zeiger, 2006. s. 89), och rothårens funktion är att öka rotens upptagsyta. Blåbär antas därför har en sämre upptagsförmåga jämfört med många andra växter och bristen på rothår skapar dessutom en sämre stabilitet (Hancock & Retamales, 2012).

För näringsupptaget sägs ericiod mykorrhiza framför allt svara för upptaget av kväve (Raven et al, 2005; Bradley et al. 1982) och kan göra det effektivt genom att nyttja markens oorganiska och organiska kväve. Ericioid mykorrhiza sägs hjälpa till med växtens kväveupptag genom att utnyttja aminosyror och andra enkla proteiner (Cairney et al., 2000). *Hymenoscyphus ericae* producerar dessutom enzymer för att kunna bryta ner cellväggar och utnyttja kväve i dött växtmaterial (Cairney & Bougoure, 2006). Read & Kerley (1995) menar att det i tidigare studier visats att ericioid mykorrhiza inte bara har betydelse för upptaget av kväve utan också spelar en roll i mobilisering, assimilering och transport av näringsämnen som kväve (och fosfor) i sura jordar. Kvävets förekomst i marken påverkar även andra typer av mykorrhiza. Treseder (2004) menar att kolonisering av både arbuskulär- och ectomykorrhiza påverkas av kväve genom att den minskar när koncentrationen kväve ökar.

Det som påverkar koloniseringen verkar framförallt vara kvävet förekomst i marken. Kosola & Workmaster (2007) tittade på rotsystemet hos 13 olika kulturer av tranbär växande i Wisconsin. De samlade in tre stycken jordprov från åtta olika odlingar med varierande tranbärssorter, pH (mellan 4,1 och 6,6) och substrat (organisk, sand och både och). Det visade sig att samtliga rotsystem var koloniserade av ericiod mykorrhiza, och att varken pH, kultur eller substrat påverkade koloniseringen av svamparna. Däremot minskade kolonisering med en ökad djup för rotzonen, där blad var mer nedbrutna än längre upp, där jorden antas ha en högre halt kväve.

Med tanke på att aciditeten bidrar till att metalljoner frigörs och blir växttillgängliga ökar risken för fytotoxicitet, om växterna tar upp stor mängder av dessa ämnen. Ericioid mykorrhiza fungerar som ett slags skydd mot detta, då svampen kan hindra ett överdrivet upptag. Svamparnas effektivitet har visat sig i ett försök där Yang & Goulart (2000) tittade på ericioid mykorrhizas påverkan på blåbärs (*V. corymbosum*) upptag av Al. Det visade sig att blåbär utan ericioid mykorrhiza hade en betydligt högre koncentration Al i både rötter och blad än vad blåbär med ericioid mykorrhiza hade. Även för andra surjordsväxter har ericioid mykorrhiza visat sig vara nödvändiga för att undvika skador till följd av de låga pH-värdena. Bradley et al. (1982) har

genomfört studier med ericoid mykorrhiza hos *Calluna vulgaris*, *V. macrocarpon* och *Rhododendron ponticum* och tittat på upptaget av tungmetaller hos dessa växter. Plantorna behandlades med Cu i koncentrationerna 0, 10, 25, 50 och 75 mg och med Zn i koncentrationerna 0, 25, 50, 100 och 150 mg. Samtliga behandlingar *med* och *utan* ericoid mykorrhiza. Resultaten visade att plantorna som fick växa tillsammans med mykorrhiza hade en gynnsam tillväxt i samtliga koncentrationer Zn och Cu, och att plantorna utan mykorrhiza växte betydligt sämre i de högre koncentrationerna. Mängden Cu och Zn var i slutet av försöket lägst i skotten hos plantorna *med* mykorrhiza, och högst i rötterna hos de *utan* mykorrhiza. Dessutom isolerade Bradley et al. (1982) endofytiska svampar som naturligt växte på plantorna och behandlade dessa med båda metalljonerna. De endofytiska svamparna hade en kraftig tillväxt i samtliga koncentrationer Zn och Cu.

1.3 Kväve

Kväve förekommer i jorden som NO_3^- (nitrat), NH_4^+ (ammonium) och aminosyror och växter kan ta upp samtliga av dessa former. Vilken form som växter föredrar beror på växtens och markens/substratets egenskaper.

1.3.1 Kvävegödsling i blåbärsodlingar

Nitrat binds inte till lerpartiklar i jorden, som NH_4^+ gör, utan rör sig mer eller mindre fritt. Detta innebär att urlakning av NO_3^- är vanligt när det finns mer än vad växter kan ta upp (Taiz & Zeiger, 2006). Många typiska jordbruksmarker har högt pH-värde, är torra och har brist på organiskt material (Darnell & Cruz-Huerta, 2011) vilket är en mark som inte lämpar sig väl för odling av blåbär, då de flesta blåbärsarter kräver motsatta förhållanden. Det är därför nödvändigt att behandla marken så att pH sänks samt att tillföra näringsämnen med organiskt material (Darnell & Cruz-Huerta, 2011). Markens pH-värde kan bland annat sänkas genom att använda gödsel med NH_4^+ , eftersom att upptag av NH_4^+ leder till en ökad koncentration H^+ i marken. Vid tillförelse av stora mängder organiskt material finns det dock en risk att kväve lätt immobiliseras och Darnell & Cruz-Huerta (2011) menar därför att det behövs 3 gånger så mycket kväve jämfört många andra kulturer. Vad som kan påpekas är emellertid att denna metod är mycket kostsam och inte ekologisk (Darnell & Cruz-Huerta, 2011). Det bör även påpekas att det finns de som påstår att blåbär inte har samma krav på näring som många andra kulturer har och vidare inte behöver gödulas i så stor utstreckning (Hancock & Retamales, 2012).

1.3.2 NH_4^+ och NO_3^- i marken

Med tanke på att lerpartiklar är negativt laddade har jordar sämre förmåga att binda NO_3^- än NH_4^+ (Taiz & Zeiger, 2006; Eriksson et al., 2005) och NO_3^- bildar därför inga ytkomplex på lerpartiklar. Ammonium, däremot, binds snabbare till lerpartiklar i jorden, men om miljön är gynnsam för nitrifierande bakterier omvandlas istället NH_4^+ snabbt till NO_3^- (Eriksson et al., 2005; Taiz & Zeiger, 2006) och blir ändå inte tillgänglig för växter. De bakterier som är verksamma vid nitrifikationen gynnas av ett högt pH och omvandlingen av NH_4^+ till NO_3^- är därför långsam i en sur jord (Eriksson et al., 2005). I en mark med lågt pH-värde förekommer därför kväve i form av NH_4^+ och är den form

som blåbär har störst tillgång till. Upptag av NO_3^- sker via symport och kräver således en hög koncentration av H^+ i rotzonen, vilket det är i en jord med lågt pH, men upptagningen av NO_3^- styrs också av koncentrationen NO_3^- i marken, då de enzymer som transporterar NO_3^- induceras när det finns tillgängligt NO_3^- (Taiz & Zeiger, 2006).

Denitrifikation sker vid anaeroba förhållanden och resulterar i att kväve avgår till atmosfären i gasform, antingen som NO_2 (lustgas) eller N_2 (kvävgas). NO_2 är mindre vanlig men är däremot ett allvarligt hot även i små mängder, genom att den förstör ozonlagret (Eriksson et al., 2005). Reduktion till NO_2 gynnas av ett lågt pH (Eriksson et al., 2005) och kan därför antas vara ett problem i blåbärsodlingar, om markens struktur dessutom begränsar syremängden.

1.3.3 Upptag av NH_4^+ och NO_3^-

Vid upptag av NH_4^+ sker en försurning av rotzonen, i och med att inflödet av katjoner till rotens celler regleras av ett utflöde av H^+ till rotzonen (Eriksson et al., 2005). Upptag av NO_3^- har således motsatt effekt på rotzonens pH-värde då anjoner transporteras in i cellen genom symport (med H^+) och att det dessutom sker ett utflöde av OH^- till rotzonen (Taiz & Zeiger, 2006). Många studier har visat att blåbär föredrar NH_4^+ framför NO_3^- (Rosen et al, 1990; Claussen & Lenz, 1999; Nilsson, 2011; Hancock & Retamales, 2012) antingen som enskild kvävekälla eller tillsammans med NO_3^- och har visat sig genom bland annat högre tillväxt, skottorrvikt samt upptagshastighet.

Peterson et al. (1988) visar i ett upptagsförsök att blåbär (*V. corymbosum*) föredrar NH_4^+ framför NO_3^- . I försöket tillsattes kväve i olika form, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ och $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ och i olika koncentrationer och pH ställdes till $4,5 \pm 0,5$. Båda kväveformerna gav plantor i god kondition, men för samtliga behandlingar med NH_4^+ var plantorna större och hade också dubbelt så hög skottorrvikt som de behandlade med endast NO_3^- . Rötternas torrsvikt skilde sig däremot inte signifikant. Koncentrationen kväve var för NH_4^+ behandlingen (med och utan NO_3^-) var alltid högre i rot än i skott. Dessutom visade resultaten att *V. corymbosum* tog upp NH_4^+ snabbare NO_3^- . I en behandling med 90 mg NH_4^+ resp. NO_3^- var efter 11 veckor endast 25 % NO_3^- medan allt NH_4^+ var borta från näringslösningen. I lösningen med både NO_3^- och NH_4^+ fördröjdes även upptaget av NH_4^+ med ca 1 vecka (Peterson et al., 1988). Denna egenskap verkar emellertid inte vara unikt för blåbär utan det har även visat att NH_4^+ är den kvävekälla som många andra kulturer svara bättre på när det gäller tillväxt. Stratton et al., (2001) nämner *Rhododendron obtusum* (azalea) och *V. macrocarpan* (tranbär), *Quercus shumardii*, *Pinus radiata* och *Picea glauca* som exempel.

Även torrsvikten för rot har visat sig gynnas av NH_4^+ eller en kombination av NH_4^+ och NO_3^- . I ett omfattande hydroponiskt försök utfört av Tamada (2004) visade det sig på skott- och rottillväxt att blåbär (*V. ashei*) svarar bäst på endast NH_4^+ ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) eller en kombination av NH_4^+ och NO_3^- (NH_4NO_3) samt att låga pH-värden mellan 3,5 och 5,0 var att föredra. Tamada (2004) studerade olika kväveformer i kombination med olika pH-värden och dessutom 10 olika salter innehållande kväve. Bladens mineralnäringsammansättning mättes också. Tamada (2004) redovisar att de salter som *V. ashei* gav högst ökad skott- och rottillväxt är NH_4Cl , $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ och NH_2CONH_2 (urea) och att de som gav sämst tillväxt var $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ och KNO_3 . Tillväxten var medelbra hos blåbär behandlade med $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, NaNO_3 och NH_4NO_3 eller i en kombination av $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ and NaNO_3 .

Jämfört med andra kulturer, som vanligen inte föredrar låga pH-värden, har man även sett att blåbär påverkas positivt av NH_4^+ vad gäller bland annat fotosynteseffekten. Detta har visat sig i Claussen & Lenz (1999) försök där de jämförde effekten av NH_4^+ och NO_3^- hos blåbär (*V. corymbosum*), hallon (*Rubus idaeus*) och jordgubb (*Fragaria ananassa*). De tittade på netto fotosyntes, tillväxt och enzymaktivitet hos de olika arterna och det gjordes även en behandling med $\text{NH}_4^+ + \text{CaCO}_3$ (kalciumcarbonat). Resultatet visade att skottorrvikten hos blåbär var högst med NH_4^+ , hos jordgubb högst med NO_3^- och ingen signifikant skillnad mellan NH_4^+ och NO_3^- hos hallon. Även fotosynteseffektiviteten var hos blåbär högst med NH_4^+ . Hos jordgubb visade behandlingen med NH_4^+ (utan CaCO_3) på toxisk effekt och fotosyntesen var mycket låg i förhållande till respirationen. För hallon såg man att högst netto fotosyntes hade behandlingen med $\text{NH}_4^+ + \text{CaCO}_3$.

Det har även visat sig att NH_4^+ tas upp snabbare än NO_3^- . Merhaut & Darnell (1995) genomförde ett försök på *V. corymbosum* där de under olika tider (0, 6, 12, 24 och 48 timmar) mätte upptaget av NH_4^+ och NO_3^- . I resultaten kunde de avläsa att NH_4^+ , med 17,1 $\mu\text{g N/timme}$, togs upp snabbare än NO_3^- , 8,6 $\mu\text{g N/timme}$. Vid slutet av försöket (48 timmar) kunde de se att plantorna behandlade med NH_4^+ hade ackumulerat 79 mg N/planta och de med NO_3^- 40 mg N/planta. Även transporten till skott visade sig gå snabbare för NH_4^+ än för NO_3^- , 7,7 g N/g skottorrvikt i timmen jämfört med 1,9 g N/g.

Ett år senare gjorde ytterligare ett upptagsförsök på *V. corymbosum*, som visade att NO_3^- ger en högre tillväxt än vad motsvarande för NH_4^+ gör. Merhaut & Darnell (1996) tittade bland annat på vegetativ tillväxt hos blåbär och det visade att gödsling med NO_3^- (NaNO_3) ökade blad, skott- och rottorrvikt jämfört med NH_4^+ ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$), men att det totala kväveupptaget inte skilde sig mellan de olika kväveformerna. Blåbärsplantorna odlades i krukor under två år och tillsattes näringslösning med antingen NH_4^+ ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) eller NO_3^- (NaNO_3). Kvävekoncentrationen var på 5,0 mM och man lät pH fluktuera i båda behandlingarna. NO_3^- behandlingen ställdes vid start till pH 3,0, för att stiga och sedan stabiliseras vid 6,0. NH_4^+ -behandlingen ställdes till 6,5, för att tillslut sjunka till ett stabilt värde på 3,0. Merhaut & Darnell (1996) drar slutsatsen att blåbär på ett effektivt sätt kan tillgodogöra sig NO_3^- förutsatt att rotzonens pH-värde är optimalt och att blåbär därmed är mer beroende av pH än kväveform. Merhaut & Darnell (1996) menar också att upptag av NO_3^- kan gynnas i ett lågt pH med tanke på att antalet H^+ är stort i rotzonen och att NO_3^- transporteras via symport.

I ett annat försök har man sett liknande resultat. Rosen et al. (1990) testade i ett hydroponiskt odlingsförsök upptag av kväve i två olika pH (4,5 och 6,0) hos *V. corymbosum* x *V. angustifolium* och kom fram till att tillväxten och konditionen hos blåbär påverkades mer av pH än av kväveform. Koncentrationen av kväve var i samtliga behandlingar 2,0 mM, en med endast NH_4^+ ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$), en med endast NO_3^- ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$) samt en blandning av dessa (NH_4NO_3). I försöket testades även tranbär (*V. macrocarpa*) och man såg att upptaget skilde sig mellan de olika arterna. Hos blåbär gynnades tillväxten av pH 4,5 men var oberoende kväveform. Hos tranbär däremot, var NH_4^+ eller en kombination av NH_4^+ och NO_3^- den kväveform som bidrog till störst färsk- och torrsvikt. Rosén et al. (1991) förklarar att den påvisbara skillnaden kan bero på miljön där de hämtades ifrån och att blåbär, till skillnad från tranbär, växte i en jord som hade ett förhållandevis högt pH.

Både upptag och assimilering av NO_3^- är en mer energikrävande process än vad NH_4^+ är (Taiz & Zeiger, 2006). Enligt Metcalfe et al. (2011) har växter inom släktet *Ericaceae* lättare att ta upp och assimilera NH_4^+ än NO_3^- , på grund av att de saknar enzymer som reducerar NO_3^- i skotten och Metcalfe et al. (2011) menar vidare att många barrträd (sur jord) också saknar dessa. Dessutom antas transportenzymer för NO_3^- även har en låg aktivitet hos dessa barrträd (Metcalfe et al., 2011). Hancock & Retamales (2012) förklarar att enzymaktiviteten för transport av NO_3^- hos blåbär finns i blad, stam och rot men att den jämfört med många andra växter är mycket låg.

Även om *Ericaceae* karaktäriseras som en "surjordsfamilj" finns det arter som avviker. Darnell & Cruz-Huerta (2011) har i sin studie jämfört *V. arboreum* (som växer i pH 6-6,5) med *V. corymbosum* och tittat på skillnaden i upptag av NO_3^- och Fe. Som NO_3^- källa användes KNO_3 i två olika koncentrationer, 0,5 mM och 1 mM, och i båda behandlingarna reglerades pH till 5,5. Inget NH_4^+ användes. Upptaget av NO_3^- mättes en gång i veckan under 14 veckors tid med hjälp av en spektrofotometer. Man mätte även reduktasaktiviteten för NO_3^- i rot, samt reduktasaktiviteten för Fe-chelat i rot och blad. Resultaten visade att upptaget av NO_3^- var under hela försöksperioden högre hos *V. arboreum*. *V. corymbosum* tog upp 2,0 – 3,7 $\mu\text{mol NO}_3^-/\text{g}$ färskvikt och dag medan *V. corymbosum* tog upp 0,8 – 1,5 $\mu\text{mol NO}_3^-/\text{g}$ färskvikt och dag. Aktiviteten för NO_3^- - reduktas i rot var också högre hos *V. arboreum* under hela försöket. Det var ingen signifikant skillnad på aktiviteten av NO_3^- - reduktas i de olika NO_3^- koncentrationerna men det fanns en tydlig trend mot en ökad aktivitet i den högre koncentrationen. (Darnell & Cruz-Huerta, 2011).

Var i roten upptag av näringsämnen sker beror delvis på näringsämne men också på växtart. Kväve kan tas upp överallt på rotens yta medan exempelvis Ca endast verkar kunna tas upp i rotens apikala delar (Taiz & Zeiger, 2006). Taiz & Zeiger (2006) redovisar vidare att näringsämnen som tas upp i de apikala delarna är ämnen som vanligen behövs just där. För att exempelvis stimulera celledelning i meristem föredras NH_4^+ framför NO_3^- , eftersom assimilering av NH_4^+ kräver mindre energi. Växters upptag av NO_3^- sker genom symport med H^+ som har både hög och låg affinitet (Taiz & Zeiger, 2006), vilket enligt Tzay et al. (2007) styrs av två olika typer av gener, NRT1 och NRT2, där den senare står för låg affinitet. Glass et al. (2001) menar att det finns två högaffinitet-transportssystem (HATS) för NO_3^- och en för NH_4^+ .

1.3.2 Assimilering av NH_4^+ och NO_3^-

NH_4^+ är i stora mängder toxiskt för växter, eftersom det kan störa pH-gradienten i cellens inre membran, där elektrontransportkedjan för fotosyntes och respiration är (Taiz & Zeiger, 2006). Assimileringen av NH_4^+ till aminosyror sker därför snabbt och kan vid behov även lagras i vakuolen (Taiz & Zeiger, 2006.s.292). Dessutom transporteras vanligen inte NH_4^+ utan assimileras istället nära upptagskällan (i roten), men kan enligt Taiz & Zeiger (2006) även omvandlas i blad. Andra näringsämnen som är viktiga vid assimilering av NH_4^+ är tvåvärda katjoner som Mg, Mn eller Cu (Taiz & Zeiger, 2006). Nitrat däremot, kan lagras i stora mängder och kan dessutom förflyttas mellan växtens olika vävnader utan att de tar skada av det. Stora mängder NO_3^- sägs däremot vara skadligt för både människor och djur (Taiz & Zeiger, 2006). NO_3^- absorberas av rotens celler för att sedan transporteras via xylemet och tas upp av celler i rot eller blad. Var NO_3^- transporteras beror på bland annat på i vilken del av växten som har celler med enzymer som reducerar NO_3^- .

Assimilering från NO_3^- till aminosyror sker i flera steg i olika delar av cellen. I cytoplasman reduceras NO_3^- till NO_2^- (nitrit) för att sedan i plastiden (kloroplasten för blad) reduceras till NH_4^+ . Reduktionen från NO_2^- till NH_4^+ är en snabb process, eftersom NO_2^- är extremt reaktivt och kan vara toxiskt för växten. I denna process är också Fe viktigt. Vidare ut i cytosolen bildas en rad aminosyror av NH_4^+ , vilka kan användas som växtens byggstenar (Taiz & Zeiger, 2006). Reduktion av NO_3^- kräver Mo, och brist på Mo kan visa sig genom att NO_3^- ackumuleras istället för att assimileras till användbara organiska kvävekällor. Darnell & Cruz-Huerta (2011) redovisar att man i tidigare försök har sett att *V. arboreum* (som växer i pH 6-6,5) har en högre aktivitet av NO_3^- reduktas och ett större upptag av NO_3^- än vad *V. corymbosum* har. Darnell & Cruz-Huerta (2011) poängterar dock att båda arterna har en låg aktivitet NO_3^- reduktas i bladen och menar att assimilering av NO_3^- för dessa arter i huvudsak sker i rötterna. De visar även på att upptaget av Fe skiljer sig mellan arterna och att det är bättre hos *V. arboruem* på grund av att den arten har en högre aktivitet av Fe-chelatreduktas i rötterna. NO_3^- reduktasaktiviteten minskar direkt när fotosyntesen hämmas, exempelvis i mörker eller vid låg CO_2 -halt (Taiz & Zeiger, 2006).

1.4 Syfte och mål

Syftet med arbetet var att få en ökad kunskap om hur kväueupptag för surjordsväxter som blåbär fungerar samt att ta reda på hur mykorrhiza påverkar bland annat näringsupptaget. Målet med försöket var att studera upptaget av NH_4^+ och NO_3^- hos blåbär, för att se vilken form blåbär snabbast tar upp. Den frågeställning som studien besvarar är: Hur ser kväueupptaget ut för blåbär och hur påverkas upptaget av dess form samt av ericoid mykorrhiza?

2. MATERIAL OCH METOD

Studien har utförts dels genom ett praktiskt upptagningsförsök och dels genom litteraturstudier. Det praktiska försöket innefattade från början även mykorrhizabildning och dess påverkan på upptaget av kväve men detta försök kunde inte fullföljas på grund av att svamparna enbart levde saprofytiskt på rötterna istället för att bilda mykorrhiza. Detta har därför inte tagits med som en del av metoden. Mykorrhiza och dess påverkan har däremot tagits upp i introduktionsdelen och varför det inte gick att genomföra försöket har diskuterats.

2.1 Försöket

Försöket gick ut på att testa upptaget av kväve i form av NH_4^+ och NO_3^- . Tre behandlingar användes, en med endast NH_4^+ , en med endast NO_3^- och en med hälften NH_4^+ och hälften NO_3^- . Med dessa testades upptaget av NH_4^+ och NO_3^- genom att ha en bägare *med* växt och en bägare *utan* växt, till varje behandling. Försöket innefattade tre försöksomgångar / mättillfällen.

2.1.1 Växtmaterial

Mikroförökade trädgårdsblåbär av hybridsorten "North blue" (*Vaccinium corymbosum* och *Vaccinium angustifolium*) användes för att testa upptaget av NH_4^+ och NO_3^- hos blåbär. Innan försöket hade plantorna förökats upp i steril miljö i 8 veckor i McCown Woody Plant Medium (MPW), full koncentration.

Blåbärsplantorna acklimatiserades i fyra veckor i växthus inställt på 10 grader natt med luftning vid 12 grader och 15 grader natt med luftning vid 17 grader (se diskussion). Dagslängden var inställd på 12 timmar dag (och 12 timmar natt). De var placerade i sina ursprungliga plastburkar och dessa i semipermeabla plastpåsar. Acklimatiseringen startade i mitten av april. För att vänja sig vid de nya näringslösningarna fick de under acklimatiseringen en gradvis koncentrationsförändring av en del näringsämnen. De sista två veckorna innan försöket stod plantorna i WPM, med halv koncentration makronäringsämnen utan CaCl. pH i näringslösningen var vid slutet av acklimatiseringen ställt till $4,5 \pm 0,3$. Plantorna duschades dagligen med avjoniserat vatten för att inte torka ut. Försöket krävde att plantorna utvecklade mycket rötter och genomförandet av upptagsförsöket var därför beroende av detta.

2.1.2 Näringslösningar

Under upptagsförsöket användes tre olika näringslösningar (behandling a, b och c) med varierande kväveform och koncentration av SO_4 och K (se tabell 1). I samtliga näringslösningar ställdes pH till $4,3 \pm 0,05$ med 1M H_2SO_4 .

Tabell 1. Tre olika näringslösningar/brukslösningar

	NH ₄ +lösning (a)	NO ₃ -lösning (b)	NH ₄ +NO ₃ -lösning (c)
	<i>mM</i>	<i>mM</i>	<i>mM</i>
CaSO ₄ * 2H ₂ O	0,33	0,33	0,33
K ₂ HPO ₄	0,63	0,63	0
KH ₂ PO ₄	0	0	0,63
K ₂ SO ₄	2,22	0	2,53
MgSO ₄	0,75	0,75	0,75
(NH ₄) ₂ SO ₄	2,5	0	0
KNO ₃	0	5	0
NH ₄ NO ₃	0	0	2,5
	<i>μM</i>	<i>μM</i>	<i>μM</i>
Fe-EDTA	100,00	100,00	100,00
H ₃ BO ₄	100,27	100,27	100,27
CuSO ₄ * 5H ₂ O	1,00	1,00	1,00
MnSO ₄ * H ₂ O	131,94	131,94	131,94
Na ₂ MoO ₄ * 2H ₂ O	1,03	1,03	1,03
ZnSO ₄ * 7H ₂ O	29,91	29,91	29,91
mM SO ₄	SO ₄ 5,96	SO ₄ 1,24	SO ₄ 3,77
mM K	5,7	6,26	5,69

2.1.3 Försökgenomförande

Inför varje mättillfälle justerades pH till $4.3 \pm 0,05$ i samtliga tre näringslösningar (behandlingar), och standardkurvor för båda elektroderna gjordes. Varje försöksomgång innefattade totalt 18 bägare med näringslösning, nio stycken till NO_3^- elektroden och nio stycken till NH_4^+ -elektroden (se figur 1). Samtliga av dessa fylldes med 25 ml näringslösning, tre stycken med lösning (a), tre stycken med lösning (b) och tre stycken med lösning (c). Därefter gjordes försöksomgångens startmätningar. Koncentrationen NO_3^- och NH_4^+ mättes i samtliga tre behandlingar. Temperaturen för de näringslösningar som mättes var ca 19 grader. Efter mätningarna placerades alla 18 bägare i växthus och i varje behandling tillsattes ett knippe växtmaterial. Ingen randomisering gjordes. För att undvika att de olika "grupperna" skulle behandlas under olika lång tid gjordes en fördröjning på 30 min mellan mätningarna av NH_4^+ och NO_3^- . Samtliga bägare stod i växthuset i 6 timmar (4 timmar för omgång 1, se diskussion) och för att inte torka ut duschades de kontinuerligt med avjoniserat vatten.



Figur 1. Försökets upplägg med 9 bägare till NH_4^+ elektroden (t.v) och 9 bägare till NO_3^- elektroden (t.h). Båda bilderna visar bägarna med blåbärsplantor i främre raden.

Efter 6 timmar gjordes försöksomgångens slutmätningar och koncentrationen av NO_3^- respektive NH_4^+ mättes i samtliga behandlingar, med hjälp av jonselektiva elektroder. Blåbärsplantorna togs bort innan mätning. Efter slutmätningarna vägdes blåbärsplantornas färskvikt och plantorna torkades i 70 grader i ett dygn för att sedan vägas för torrsvikt. Försöksomgångarna utfördes tre gånger: 27 april, 30 april och 2 maj, och pågick varje gång i totalt 8 timmar under dagtid. De tre försöksomgångarna fungerade som replikat. Resultatet av försöket redovisades i $\mu\text{mol N/g}$ torr- och färskvikt per timme och av de tre försöksomgångarna räknades ökning och minskning ut i procent. Av dessa värden gjordes ett medelvärde för varje näringslösning. Skillnaden i koncentration med och utan växt jämfördes genom t-test, för att se om skillnaden mellan bägarna med och utan växt var signifikant. Samtliga behandlingar mättes med båda elektroderna och mätvärden för NO_3^- med NH_4^+ elektroden och NH_4^+ med NO_3^- elektroden togs inte med i resultatet då dessa värden var 0 eller mycket små.

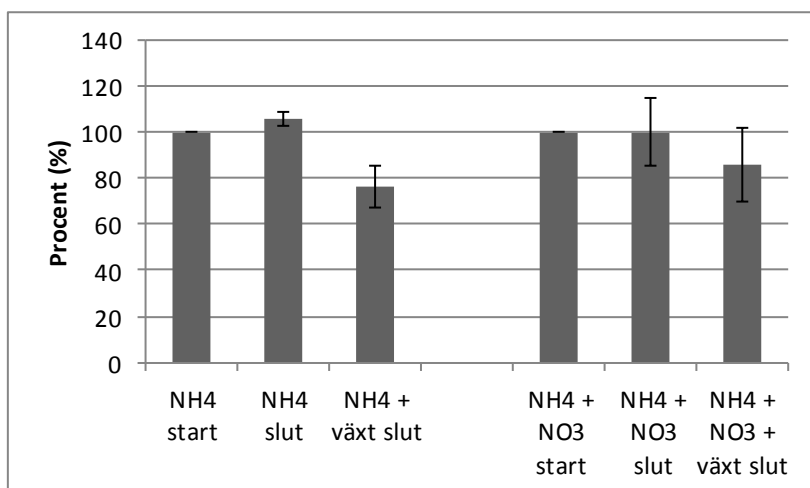


Figur 2. T.v: Närbild på blåbärsplanta i bägare, under försöket. Mitten: Blåbärsplanta, efter sista mätning. T.h: Mätning med NO_3^- elektrod och referenselektrod, under sista mätningen.

Under tiden för acklimatiseringen testades det material som skulle användas samt försökets metod. De jonselektiva elektroderna monterades ihop och kontrollerades enligt instruktion. Samtliga lösningar blandades för att kunna göra test av elektrodernas funktion och för att göra standardkurvor. Mikroförökade blåbärsplantor av samma sort som i försöket användes och plantor med ett väl utvecklat rotsystem valdes ut. Näringslösningar blandades, och genom att med en pipett droppa i $1\text{M H}_2\text{SO}_4$ kunde det avgöras hur mycket som behövdes för att justera pH till önskad nivå mellan 4,2 och 5,2. Därefter gjordes försökstestet utifrån skriven instruktionsplan, vilken efter hand modifierades. Den modifierade försöksinstruktionen användes sedan som mall för det riktiga försöket.

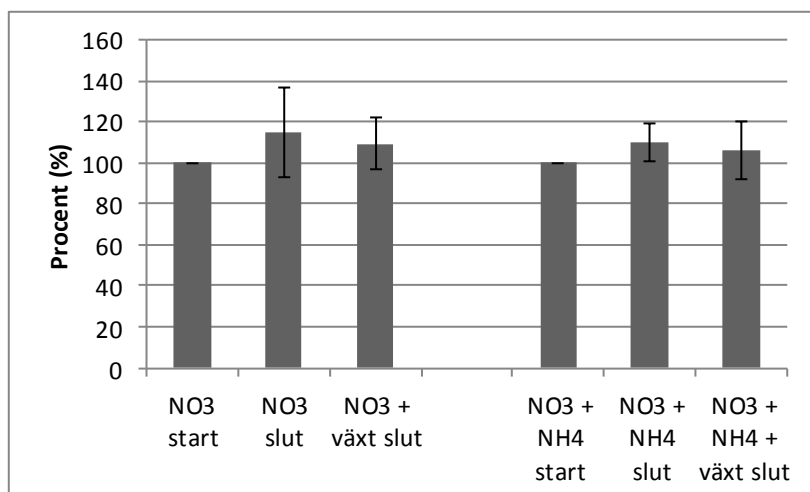
3. RESULTAT

Resultatet indikerar att blåbär under försöket har tagit upp NH_4^+ men inte NO_3^- (se figur 3). Slutvärdena visar även att koncentrationen av NH_4^+ har påverkats i behandling *med* växt i båda näringslösningarna (se figur 3) och att det inte har skett någon koncentrationsförändring av NH_4^+ i lösningarna *utan* växt (se diskussion). Den enda behandlingen där det förekom en signifikant skillnad (p-värde= 0,006) mellan "med och utan växt" var i behandling a (endast NH_4^+), i övriga behandlingar var skillnaden mellan värdena inte signifikant. Koncentrationen av NH_4^+ minskade med 24 % i behandling a *med* växt och plantan ackumulerade i genomsnitt 2,6 $\mu\text{mol N/g}$ färskvikt och timme. Variationen av mätvärdena var stor mellan de olika försöksomgångarna. Standardavvikelserna är särskilt stora för behandling c (se figur 3). I behandling c, försöksomgång 1 *med* växt, skedde det en ökning med 4 % av koncentrationen NH_4^+ (se figur 3 och 5) medan NH_4^+ under försöksomgång 2 hade sjunkit med 27 %. I samma behandling *utan* växt hade koncentrationen ökat med 13 % under försök 1 och sjunkit med 15 % under försök 2.



Figur 3. Diagrammet visar i procent förändringen av koncentrationen av NH_4^+ i behandling med och utan växt för behandling a (endast NH_4^+) och c (både NH_4^+ och NO_3^-). Startvärdet är satt till 100 % och slutvärdet visar ökning eller minskning i förhållande till startvärdet.

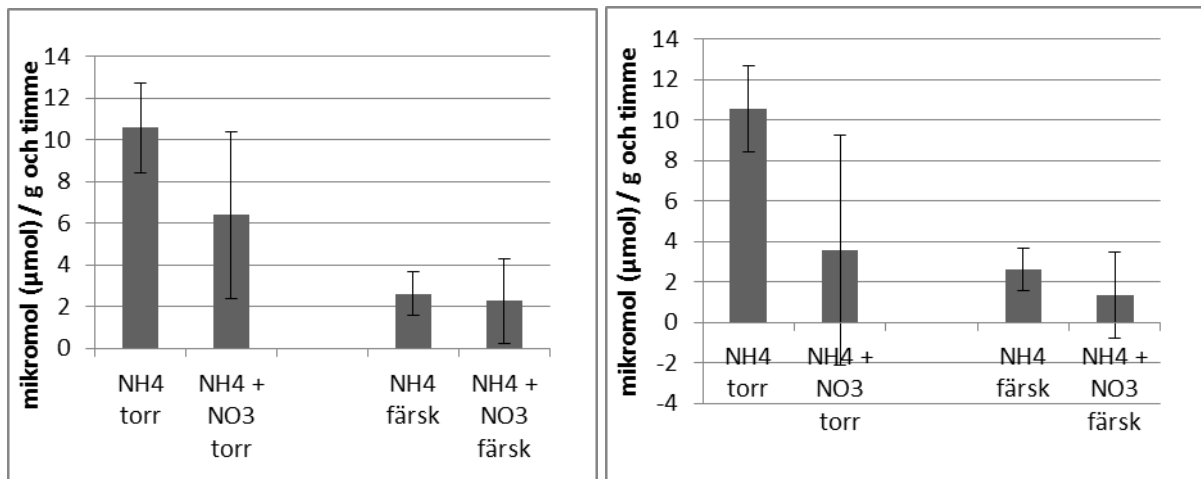
Slutvärdena visar också att koncentrationen av NO_3^- har ökat med mellan 6 % och 15 % i båda näringslösningarna, både *med* och *utan* växt (se figur 4). Däremot var det ingen signifikant skillnad mellan "med och utan växt". Standardavvikelsen var i behandling b och c relativt höga (se figur 4). I näringslösning b (endast NO_3^-) var spridningen mellan mätvärdena störst och visade på en minskning på 1,6 % (omgång 1) och en ökning på 40 % (omgång 2) av koncentrationen NO_3^- (se figur 4). I näringslösning c (blandad) hade koncentrationen NO_3^- under omgång 3 minskat med 9 % i behandlingen *med* växt, medan den i omgång 1 hade ökat med 20 %.



Figur 4. Diagrammet visar i procent förändringen av koncentrationen av NO_3^- i behandling med och utan växt för behandling b (endast NO_3^-) och c (både NH_4^+ och NO_3^-). Startvärdet är satt till 100 % och slutvärdet visar ökning eller minskning i förhållande till startvärdet.

Mängden NH_4^+ som togs upp av växten redovisas som ett medelvärde i $\mu\text{mol N/g}$ färskvikt/torrsvikt och timme i figur 5. Resultatet visar att det fanns en tendens till skillnad mellan behandling a och c för torrsvikt och färskvikt men skillnaden var inte signifikant. Upptaget av NH_4^+ i lösning a hade ett medelvärde på $2,62 \mu\text{mol N/g}$ färskvikt och timme och det var också i den behandlingen som skillnaden mellan "med och utan växt" var signifikant. För både färskvikt och torrsvikt i näringslösning c förekom det en stor spridning mellan värdena, och standardavvikelsen är därför

stor (se figur 5). Under försök 1 hade växten inte tagit upp NH_4^+ utan koncentrationen i näringslösningen hade istället ökat med 4 % ($0,5 \mu\text{mol N/g}$ färskvikt) (se figur 5 och 3) och i försök 2 hade växten tagit upp $3,7 \mu\text{mol N/g}$ färskvikt och timme. För att se skillnaden i medelvärde med och utan det mätvärdet som avvek har två diagram gjorts (figur 5) och resultaten ser därför någon olika ut. I diagrammet till vänster (utan mätvärdet) är därför skillnaden mellan behandling a och c inte lika stor som i diagrammet till höger.



Figur 5. Diagrammen visar medelvärden för mängden $\mu\text{mol N/g}$ torr- eller färskvikt och timme som blåbär i näringslösning a (enbart NH_4^+) och c (både NH_4^+ och NO_3^-) har tagit upp. I diagrammet till vänster utan värde $-2,109$ för torrsvikt och $-0,4975$ för färsksvikt och i diagrammet till höger är dessa värden medräknade. Torr=torrvikt och färsk=färsksvikt.

DISKUSSION

Kväveupptag och kvävekälla

Tidigare studier har visat att blåbär snabbare tar upp kväve i form av NH_4^+ än NO_3^- (Peterson et al., 1988; Merhaut & Darnell, 1995) och det fanns därför anledning att anta att plantorna i detta försök också skulle göra det. Resultatet visar på en signifikant skillnad mellan "med och utan växt" i behandling a (figur 3). Koncentrationen upptaget NH_4^+ i behandling a ca $2,6 \mu\text{mol N/g}$ färskvikt (figur 5) och timme, eller 24 % totalt (figur 3). Detta resultat är jämfört med det som Merhaut & Darnell (1995) redovisar relativt högt, då NH_4^+ togs upp med $17,1 \mu\text{g N/g}$ torrsvikt och timme i deras försök och $191 \mu\text{g N/g}$ torrsvikt och timme i detta försök. Merhaut & Darnell (1995) menar däremot att man i andra studier har uppmätt betydligt högre värden än vad de gjorde i sitt försök, vilket gör att värdena i detta försök ändå kan vara rimliga. Det bör dock tilläggas att resultaten inte direkt jämförbara, då Merhaut & Darnell (1995) utförde sin studie under 48 timmar och att detta försök endast pågick i 6 timmar. Även om man räknar ut medelvärde på dessa timmar och jämför upptagningen/timme, kan resultaten skilja sig med tanke på att upptaget av NH_4^+ och NO_3^- förmodligen förändras under en längre tid.

Att blåbär tar upp NH_4^+ snabbare än NO_3^- kan ha att göra med att NH_4^+ är en katjon och att dessa generellt föredras framför anjoner (Eriksson et al., 2005) samt att både upptag och assimilering av NO_3^- är en mer energikrävande process än vad NH_4^+ är (Taiz & Zeiger, 2006). Att NH_4^+ är den form som förekommer i en sur jord är också en förklaring till att blåbär tar upp NH_4^+ framför NO_3^- , eftersom det helt enkelt inte finns tillgängligt. Taiz & Zeiger (2006) menar att

upptagningen av NO_3^- delvis har att göra med NO_3^- -reduktas och att dessa syntetiseras när NO_3^- finns tillgängligt. Om det då inte finns tillgängligt i så stor utsträckning, som i låga pH-värden, är det möjligt att blåbär på grund av det har lättare att ta upp NH_4^+ . Upptaget av NH_4^+ säger heller ingenting om vilken form som tillväxten gynnas av, med tanke på att försöket endast utfördes under sex timmar och att ingen tillväxt mättes.

Vid två av tre försöksomgångar syntes även ett upptag av NO_3^- med 1,6 % respektive 9 %, även om medelvärdena endast visar på en ökad koncentration av NO_3^- vid slutmätningarna. Dessa värden visar inte på någon signifikans, men kan ändå diskuteras. Det är fullt rimligt att blåbärsplantorna har tagit upp små mängder av NO_3^- , då det har visats i flera studier att upptag av NH_4^+ inte utesluter upptag av NO_3^- (Peterson et al., 1988; Merhaut & Darnell, 1995; Tamada, 2008). Om försöket hade pågått en längre tid är det möjligt att plantorna hade tagit upp högre koncentrationer av NO_3^- än vad de gjorde. Andra studier har dessutom förmedlat att pH-värdet har större påverkan på upptaget av kväve än var dess form har och att blåbär gynnas av ett lågt pH vad gäller exempelvis tillväxt och torrsvikt (Rosen et al., 1990; Merhaut & Darnell, 1996). Blåbär kan ta upp NO_3^- (Peterson et al., 1988; Tamada, 2004) om det finns tillgängligt och det är därför rimligt att anta att blåbärsplantorna i detta försök skulle ta upp NO_3^- .

Dessutom säger Rosen et al. (1990) att de i sitt försök misstänker att upptaget av NO_3^- kan bero på att blåbärsplantorna från början växte i en mer alkalisk jord där NO_3^- fanns tillgängligt för plantorna. Taiz & Zeiger (2006) menar att upptagningen av NO_3^- delvis har att göra med de enzymer som reducerar det och att dessa syntetiseras vid närvaro av NO_3^- . I detta försök hade samtliga plantorna tillgång till NO_3^- under mikroförökningen och acklimatiseringen och pH-värdet var relativt högt i början (gissningsvis $6,0 \pm 0,5$). Det var först den sista veckan under acklimatiseringen som pH i näringslösningen reglerades till $4,5 \pm 0,5$. Att plantorna hade tillgång till både NH_4^+ och NO_3^- innan försöket började kan ha lett till att NO_3^- -reduktas hade syntetiserats under den tiden.

I detta försök var dock upptaget av NH_4^+ större än upptaget av NO_3^- (figur 3, 4) vilket var ett väntat resultat med tanke på att litteraturen visar på liknande resultat (Peterson et al., 1988; Merhaut & Darnell, 1995). Däremot säger inte upptaget i sig att blåbär skiljer sig från växter som föredrar ett högre pH, eftersom upptag och assimilering av NH_4^+ kräver mindre energi för alla växter och att katjonsupptaget generellt är större än anjonsupptaget (Eriksson et al., 2005). Det hade därför varit intressant att jämföra upptaget hos *Vaccinium* med kulturer som trivs i ett högt pH.

Ericoid mykorrhiza

Tidigare studier har visat att ericoid mykorrhiza har stor inverkan på näringsupptaget hos *Vaccinium*-arter (Cairney et al., 2000; Kosola & Workmaster, 2007) och ett av de ursprungliga målen med detta försök var att studera mykorrhizas påverkan på upptaget av NH_4^+ och NO_3^- . De mikroförökade blåbärsplantorna som skulle ha använts i försöket inokulerades med svampar i två olika koncentrationer. Svampen växte till sig snabbt under mikroförökningen, då socker tillfördes WPM och svamparna levde saprofytiskt på rötterna istället för att bilda symbios. Detta tyder på att förhållandet mellan svamp och växt är en viktig faktor för att växten inte ska ta skada. Mycelet låg som en tjock hinna runt rötter och rothalsar och trots att de vid upprepade tillfällen sköljdes med

avjoniserat vatten växte hyferna till sig snabbt. Rötterna kontrollerades i mikroskop och det var kraftigt bildat mycel runt rötterna men ingen penetrering av rotcellerna syntes. I kontrollplantorna fanns ingen svampbildning runt rötterna, vilket tyder på att det var de inokulerade svamparna som levde på övriga blåbärsplantor.

Plantorna med mykorrhiza torkade snabbare än kontrollplantorna och en anledning till det kan vara att de inte hade utvecklat lika mycket rötter som kontrollplantorna hade gjort och att de därför hade svårare att ta upp vatten. En annan anledning kan vara att svamparna orsakade syrebrist i näringslösningen och att plantorna påverkades negativt genom att rötterna då inte kunde respirera. Det kan även ha att göra med att det vid vissa tillfällen var varm i växthuset men den största anledningen är förmodligen att mikroförökade plantor är känsliga jämfört med kulturer odlade i växthus eller på friland och har vissa begränsningar som missgynnar dem. Då de är uppförökade i en steril miljö måste de acklimatiseras innan de kan tillgodogöra sig den omgivande miljön. De har till exempel en nedsatt fotosyntetiserande effekt genom att de i och med tillsatt socker endast producerar en viss mängd av de kolhydrater de behöver genom fixering av CO_2 (George & Sherrington, 1986). Det innebär att mikroförökade plantor som placeras i växthus gör av med mer kolhydrater än vad de själva kan tillverka. Samtliga plantor hade dålig rotutveckling, även om kontrollplantorna samt plantor i torv hade mer rötter än resterande, och en anledning till det skulle kunna vara att den fotosyntetiserande effekten inte var så effektiv. Vissa mikroförökade plantor kan även sakna kutikula (George & Sherrington, 1986) vilket minskar förmågan att hålla kvar vatten och således ökar transpirationen och risken för torka. Risken för torka ökar också på grund av att klyvöppningarna hos vissa mikroförökade plantor inte reagerar på de hormonsignaler (ABA) som reglerar stängning av dessa (George & Sherrington, 1986).

Metoden

Att koncentrationen av NO_3^- hade ökat vid slutmätningarna var inte väntat, då ingen av refererade forskningsresultat har visat på något liknande. En anledning till att de gjorde det kan vara att elektroderna var känsliga för kallare/varmare temperatur än rumstemperatur och lösningarna som användes till standardkurvan kan ha haft en annan temperatur än lösningarna i försöket. Försöken utfördes dessutom under dagar då det var mycket sol och även fast växthuset var inställt på 15 grader var det varmare än väntat (gissningsvis 25 grader). Det kan även vara så att vatten avdunstade under försökets gång och att koncentrationen av NO_3^- därför var högre vid mätomgång 2. I så fall borde vatten ha avdunstat i samtliga bägare och då borde även NH_4^+ ha ökat i koncentration. Under försökets gång sprayades dessutom blåbärplantorna (och samtliga bägare) med avjoniserat vatten, för att inte torka ut, och om avdunstning skedde borde det tillförda vattnet ha kompenserat för det. För att vara säker på om vatten hade avdunstat eller inte hade det varit bra att väga bägarna med näringslösning (25 ml) vid start och slut.

Vid slutmätningen var värdena mer i nivå med de faktiska värdena i näringslösningarna än vad de var vid start, vilket kan betyda att det egentligen inte skedde någon ökning av NO_3^- utan att det istället blev något fel vid de första mätningarna. Om ökningen endast hade varit observerbar i lösningen med både NH_4^+ och NO_3^- hade det funnits anledning att anta att NH_4^+ -N hade nitrifierats, men då så inte var fallet är anledningen till den stigande koncentrationen oklar. Det hade varit

möjligt att använda nitrifikationshämmande medel och om likande försök ska göras under längre tid än 6 timmar är det något att rekommendera.

Det ska också nämnas att det inte gjordes någon randomisering av bågarna vid de tre försökstillfällena, vilket skulle kunna ha lett till att vissa bågare stod varmare och således avdunstade mer. Samtliga bågare stod dock samlade på en vagn i växthuset och även om det kan ha förekommit en skillnad i värme, ljus och luftfuktighet mellan bågarna bör den inte ha påverkat resultatet nämnvärt. Anledningen till det var att bågarna behövde stå grupperade till NH_4^+ elektroden respektive NO_3^- elektorden, för att inte blandas ihop inför mätning. Det hade varit möjligt att märka upp bågarna noggrant och att sedan randomisera men det hade samtidigt gjort försöket mer komplicerat.

Elektroden var under hela försökets gång svåra att hantera, vilket också är en anledning till att värdena och resultatet inte är fullt tillförlitligt. Dessutom kunde andra ämnen, som exempelvis Cl och SO_4 , störa elektroden och på så sätt påverka den uppmätta koncentrationen. Av den anledningen togs Cl bort från samtliga näringslösningar, men det var varierande mängd SO_4 i de olika lösningarna.

Det var svårt att veta hur förhållandet mellan växt och näringslösning (25 ml) skulle vara för att på så kort tid kunna få mätbara skillnader. Första försöket gjordes efter rekommendationer på 4 timmar men för att öka skillnaderna mellan start och slutvärde ökades tiden till 6 timmar för omgång 2 och 3. Resultatet räknades därför ut i minskning/ökning i procent utifrån startvärdet och trots de olika tiderna har det då gjorts ett medelvärde på upptaget. Med tanke på detta räknades även upptaget ut i $\mu\text{mol N/gram torr/färskvikt}$ per timme och sedan gjordes ett medelvärde för de tre försöken.

Det skulle vara intressant att mäta upptaget under en längre tid, exempelvis under 48 timmar, och att då mäta vid flera tillfällen. Det kan dock bli svårt att göra det med de jonselektiva elektroderna med tanke på att varje elektrod kräver en särskild reagenslösning vid mätning och att denna kan påverka både växtens upptag och mätvärdena. För att kunna mäta flera gånger måste man ha exemplar som är orörda, och många mätningar skulle därför bli svårt att hantera. Det är däremot möjligt att mäta två gånger vid varje omgång (start och slut), men att låta omgångarna stå under olika lång tid.

REFERENSER

- Anderberg, A.(1999) Den virtuella floran. *Nationalhistoriska riksmuseet*. Elektroniskt dokument. Tillgänglig: <http://linnaeus.nrm.se/flora/di/erica/welcome.html> (2012-04-25)
- Anderberg, A.(1999) Den virtuella floran. *Nationalhistoriska riksmuseet*. Elektroniskt dokument. Tillgänglig: <http://linnaeus.nrm.se/flora/di/erica/vacci/vacculi.html> (2012-05-10)
- Bradley, R., Burt, A., J Read, D. J. (1982) The biology of mykorrhiza in the Ericaceae VII. The role of mykorrhizal infection in heavy metal resistance. *The New Phytologist*. 91, 197-209
- Cairney, J.W.G., Sawyer, N.A., Sharples, J.M., Meharg, A.A. (2000) Intraspecific variation in nitrogen source utilization by isolates of the ericoid mykorrhizal fungus *Hymenoscyphus Ericae* (Read) Korf and Kernan. *Soil Biology & Biochemistry*. 32, 1319-1322.
- Cairney, J.W.G. Bougoure, D.S. (2006) Chitinolytic activities of ericoid mykorrhizal and other root-associated fungi from *Epacris pulchella* (Ericaceae). *Mycological research*. 110, 328-334.
- Claussen, W., Lenz, F. (1999) Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth, and activity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. *Plant and Soil*. 208: 95–102.
- Darnell, R.L., Cruz-Huerta, N. (2011) Uptake and assimilation of nitrate and iron in cultivated and wild *Vaccinium* species. *International Journal of Fruit Science*. 11: 136-150.
- Eriksson, J., Nilsson, I., Simonsson, M. (2005) *Wiklanders marklära*. Sid. 221-249. Studentlitteratur. Sverige. Lund.
- George, E.F., Sherrington, P.D. (1984) *Plant propagation by tissue culture: Handbook and directory of commercial laboratories*. Förlag. England. Sid 372-375.
- Hancock, J.F. & Retamales, J.B.(2012) *Blueberries*. Sid 1-16, 103-138
- Jensen, K. (2006) Ekologisk odling av trädgårdsblåbär. *VäxtEko*. Länsstyrelsen Västra Götaland. Tillgänglig: http://www.vaxteko.nu/html/sll/lst_o_lan/utan_serietitel_lst_o_lan/UST06-36/UST06-36.PDF (2012-04-25)
- Kosola, K.R. och Workmaster, B.A.A. (2007) Mycorrhizal colonization of cranberry: Effects of cultivar, soil type, and leaf litter composition. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 132(1):134–141.
- Lund, A. (1994) Storfruktiga blåbär. *Odlaren*. Nr:1. VäxtEko. Tillgänglig: http://www.vaxteko.nu/html/sll/forb_org_biol_odl/odlaren/ODN94-1/ODN94-1A.HTM
- Metcalfe, R.J., Nauult, J., Hawkins, B.J. (2011) Adaptations to nitrogen form: comparing inorganic nitrogen and amino acid availability and uptake by four temperate forest plants. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 1626-1637

- Nilsson, T. (2011) Odling av blåbär. *LTJ-fakultetens faktablad*. 2011:11. SLU, Alnarp.
- Merhaut, D.J., Darnell, R.L. (1996) Vegetative growth and nitrogen/carbon partitioning in blueberry as influenced by nitrogen fertilization. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 121 (5): 875-879.
- Merhaut, D.J., Darnell, R. L. (1995) Ammonium and nitrate accumulation in containerized southern highbush blueberry plants. *Hort Science*. 30 (7):1378-1381.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (2005) *Biology of plants*. Uppl.7. 291- 294. W.H. Freeman and Company. USA.
- Read, D.J., Kerley, S. (1995) The status and function of ericoid mykorrhizal systems. *Mykorrhiza: structur, function, molecular biology and biotechnology*. Varma, A., Hock, B. Springer. Berlin. S. 499-520.
- Rosen, C.J., Allan, D.L., Luby, J.J. (1990) Nitrogen form and solution pH influence growth and nutrition of two Vaccinium clones. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 115 (1), 83-89.
- Sadowsky, J.J., Hanson E.J., Schilder, M.C. (2012) Root Colonization by Ericoid Mycorrhizae and Dark Septate Endophytes in Organic and Conventional Blueberry Fields in Michigan. *International Journal of Fruit Science*, 12:1-3, 169-187
- Stratton, M.J., Good, G.L., Barker, A.V. (2001) The effects of nitrogen source and concentration on the growth and mineral composition of privet. *Journal of plant nutrition*. 24 (11) 1745 – 1772.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2006) *Plant Physiology*. Uppl. 4. Sid. 84-85, 95-121, 289-313. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Jaoual, T.E., Cox, D.A. (1998) Manganese toxicity in plants. *Journal of Plant Nutrition*. 21:2, 353-386
- Tamada, T. (2004) Effects of Nitrogen Sources on Growth and Leaf Nutrient Concentrations of 'Tifblue' Rabbiteye Blueberry Under Water Culture. *Small Fruits Review*. 3:1-2, 149-158
- Treseder, K.K. (2004) A Meta-Analysis of Mycorrhizal Responses to Nitrogen, Phosphorus, and Atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*. 164: 347-355
- Xiao, G., Berch, S.M. (1996) Diversity and abundance of ericoid mycorrhizal fungi of Gaultheria shallon on forest clearcuts. *Canadian Journal of Botany*. 74: 337-346.
- Yang, W.Q., Goulart, B.L. (2000) Mycorrhizal Infection Reduces Shortterm Aluminum Uptake and Increases Root Cation Exchange Capacity of Highbush Blueberry Plants. *HortScience*. 35(6):1083–1086.
- Åkerström, A. (2004) Nordliga blåbärsåkrar i kustnära bygder. *Fakta Trädgård* 4. SLU.