



UPPSALA  
UNIVERSITET

## Våtmarksväxter

- stressfaktorer och anpassningar



Linus Wikström

---

Independent Project in Biology

Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2010

Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

## Sammandrag

Ett liv i våtmarker innebär att klara av en abiotiskt svår miljö. Det skiljer sig markant från ett liv ”på torra land” och resulterar i situationer som verkar stressfulla i jämförelse. Alla våtmarker präglas av vatten. Diffusion av syrgas till vatten sker i mycket begränsad utsträckning. Syrgasbrist är det främsta problemet för växter i våtmarker. Anpassningarna till detta är många och varierande, men inkluderar bildande av ytliga rötter och snabb längdtillväxt för att nå det atmosfäriska syret. Den viktigaste och mest utbredda anpassningen för att motverka syrgasbrist är aerenkym. Aerenkym är en porös vävnad som snabbar på och ökar flödet av atmosfäriskt syre till översvämmade växtdelar. Aerenkym syresätter även rötternas närområden, vilket är en anpassning i sig. Många ämnen blir reducerade vid syrebrist. Reduceringen innebär att tillgängligheten av dessa ämnen förändras samtidigt som vissa av dem i sin reducerade form blir toxiska för växten. Oxideringen vid rötterna motverkar eller lindrar effekterna av detta.

Under vattenytan begränsas ljus och koldioxid. Fotosyntesen påverkas, med anpassningar som förenklar koldioxidupptag och ljusanvändning som en naturlig följd. Ökad mängd klorofyll, tunn kutikula och kloroplaster i epidermis är några av dessa.

Torvmarker präglas ofta av näringsbrist och ställer krav på näringshushållning; det gäller att spara näring och energi genom långsam tillväxt och återvinning. Ett alternativ är köttätande växter. De drygar ut näringsstillgången genom att tillgodogöra sig insekters näringsämnen. Symbioser med kvävefixerande bakterier och mycorrhiza är viktiga, även om mycorrhiza tycks vara något begränsad av syrebristen. En del torvmarker har mycket lågt pH, vilket är skadligt för många arter. Lågt och högt pH förändrar även tillgängligheten av näringsämnen som växterna behöver eller skadas av.

Slutligen diskuteras oklarheter i forskningen, men även den betydelse vetenskapen om dessa anpassningar har i ett bredare perspektiv än den förståelse den ger oss om fysiologi, ekologi och bevarandebiologi. Kunskapen har potentiell betydelse för en av de största mänskliga näringarna – jordbruket.

# Inledning

Våtmark är ett välbekant koncept för de flesta. Ändå myllrar det av olika definitioner, både biologiska och juridiska, för något som de flesta skulle känna igen när dom väl ser det.

Naturvårdsverket definierar våtmark som följande:

*"[...]mark där vattnet under en stor del av året finns nära under, i eller strax över markytan. Minst hälften av den vegetation som finns är hydrofil, dvs. fuktighetsälskande.[...] myrar (mossar och kärr) och sumpskogar. Myr är ett samlingsnamn för torvbildande mark. Sumpskog är våtmark som är bevuxen med skog (Skog = mer än 70 % krontäckning).[...]i vissa sammanhang också småvatten i skogs- och jordbrukslandskapet – göllar, dammar och liknande. Strandängar vid sötvatten och hav samt kantzoner mot vattendrag hör också ofta hit."*(NVV, 2003)

Den här uppsatsen behandlar den hydrofila (fuktighetsälskande) vegetationen som nämns i NVV:s definition och de ofta fascinerande och mångsidiga anpassningar man finner hos växter som lever i dessa miljöer. Den försöker ge en inblick i problemen med de yttre förhållandena som råder i alla sorters våtmarker, med en del sidospår till mer specifika miljöer. Till dem hör torvmarker; de för oss välbekanta myrmarkerna med dess mossar och kärr, som kanske mer än andra våtmarker är vad vi i Sverige förknippar med ordet.

Uppsatsen är först och främst en sammanfattning av fakta och beskriver inget problem eller någon djup schism inom forskningsområdena den berör, men mot slutet diskuteras en del oklarheter i resultat och även kortfattat forskningens betydelse för jordbruket:

- 1) Ökad nederbördsmängd och större chans för extrema nederbördsmängder är båda följder av den globala uppvärmningen inom vissa landområden (Motha och Baier, 2005). Oron är att detta ökar både sannolikheten och arealerna för översvämning av jordbruksmark (Motha och Baier, 2005). Redan idag förstör naturligt förekommande översvämningar stora mängder odlade grödor.
- 2) Den största delen av kvarvarande, potentiell jordbruksmark har sur jord, där lågt pH och toxiska aluminiumjoner begränsar avkastningen (Uexküll och Mutert, 1995; Ma, 2007).

Insikter från forskning om våtmarksväxter kan vara en del av lösningen på dessa problem.

Framförallt är dock syftet att öppna ögonen hos läsaren och introducera en variation, anpasslighet och personlighet som i allmänhet inte förknippas med växter.

## Problem och anpassningar

Alla växtsamhällen begränsas av i grunden samma faktorer. Den fysiska och kemiska miljön begränsar mineraltillgång, ljusförhållanden och en mängd andra abiotiska faktorer. Observerar man ett specifikt växtsamhälle kan man säga att man också observerar vad som i grunden begränsar det genom att studera dess artsammansättning och produktivitet (Shaver och Chapin, 1980). Våtmark är ett vittomspännande begrepp som motsvarar en mängd av dessa yttre faktorer, men några av de mest begränsande av dessa och de svårigheter de innebär för växter diskuteras under följande rubriker.

### Brist på metabolisk syrgas

Våtmarksväxter kan drabbas av direkt metabolisk syrgasbrist. Deras rötter (ibland hela växten) kan utsättas för förhållanden med mycket låg syrgashalt genom att vara nästintill eller helt dränkta i vatten. Våtmarker kan ha sådana förhållanden under hela året eller under mer eller mindre utdragna perioder, vilket innebär att syrgasdiffusionen ner i jord och sediment minskar med en faktor 10 000 (Cronk och Fennessy 2001). Vanligtvis skulle detta innebära döden för de flesta växter. De behöver nämligen god syrgastillgång för att kunna syntetisera tillräckliga mängder ATP (Voesenek m fl, 2004) Trots detta faktum kan många våtmarksarter överleva långa perioder med dessa förhållanden (Vartapeitan och Jackson, 1997).

Problematiskt nog har dock även översvämningståliga växters rötter visat sig vara mycket känsliga för syrgasbrist (Vartapeitan och Andreeva, 1986). Tvärtemot vad som tidigare förväntats har forskningen visat att en del översvämningståliga växter är ännu mer känsliga för syrgasbrist än växter som normalt inte överlever på längre sikt under dessa förhållanden (Webb och Armstrong, 1983; Vartapeitan och Andreeva, 1986). Slutsatsen är att våtmarksväxter sällan är direkt toleranta mot syrgasbrist, utan har utvecklat andra anpassningar som tillgodoser översvämmade växtdelars syrebehov (Vartapeitan och Jackson, 1997).

### Aerenkym

En jämförande studie av tillväxt hos några vanliga kulturväxter under översvämningförhållanden följt av en analys av deras rötters porositet visade att tillväxten inte begränsades lika mycket för arter med ett poröst rotsystem. Den naturliga slutsatsen var att dessa växter undkom de mest dramatiska effekterna av syrgasbrist genom ett effektivt internt system för att syresätta rötterna (Yu m fl, 1969). Denna porösa vävnad kallas vanligtvis för aerenkym och består av stora gasfyllda intercellulärer som kan sträcka sig genom hela växten – från blad till rotspets (Vartapeitan och Jackson, 1997). Aerenkym är mycket vanligt förekommande hos våtmarksväxter, men är inte exklusiva för dessa (Evans, 2003). *Peucedanum palustre* (kärrsilja), *Pinguicula vulgaris* (tätört), *Equisetum* spp. (fräken) och *Carex* spp. (starr) är alla svenska arter och/eller släkten med aerenkym (Rydin och Jeglum, 2006). Bildning av aerenkym har visat sig vara intimt sammankopplad med fortsatt tillväxt av rötter och bildande av nya rötter under översvämningförhållanden hos ett antal *Rumex*-arter (skräppor och syror) (Laan m fl, 1989), vilket stärker dess ställning som en viktig anpassning för att avhjälpa syrgasbrist. Dessutom kunde man koppla ökad porositet till ökad rottillväxt i samma studie (Laan m fl, 1989). Ytterligare en studie som undersökte kopplingen mellan två växtarters utbredning i våtmarker fann mycket riktigt att välutvecklad porositet var en viktig orsak till skillnaden i utbredning mellan arterna (Sorrell m fl, 2000). Även här fann man att ett poröst rotsystem gav mer djupgående rottillväxt och mer lateralrötter – vilket innebär en stor

fördel i konkurrensen om den redan begränsade näringen (Sorrell m fl, 2000). Det porösa rotsystemet gjorde att den ena växtarten klarade av blötare och mer syrgasbegränsade förhållanden bättre än den andra (Sorrell m fl, 2000).

### *Bildande av aerenkym*

Förändringar i intercellulärerna och parenkymcellerna i cortex (en vävnad i roten) mellan hypodermis och endodermis (grovt sagt delen mellan rotens ledningsvävnad och dess yttersida) ger upphov till de många gasfickor aerenkymet består av (Seago m fl, 2005). Aerenkym kan bildas på flera olika sätt hos olika arter; främst genom lysigeni eller schizogeni. Skillnaden mellan dem är att celldöd är en del av processen i lysigeni (Cronk och Fennessy, 2001). Det förekommer även blandformer, med inslag av både lysogeni och schizogeni (Seago m fl, 2005).

Schizogeni är en oftast konstitutiv, komplex form av vanlig vävnadsbildning där cellerna genom ordnad delning, tillväxt och separation ger upphov till de sammanhängande gasfickorna i aerenkym (Evans, 2003). En del arter har trots konstitutiviteten uppvisat en känslighet för externa stimuli och kan därmed anpassa sin aerenkymmängd efter hur allvarlig syrgasbrist de utsätts för (Laan m fl, 1989). Lysogeni är inte en lika ordnad process som schizogeni. Gasluckorna bildas istället genom programmerad celldöd (apoptos) vilket efterlämnar oregelbunda gasfyllda tomrun i varierande storlek (Jackson och Armstrong, 1999; Evans, 2003). Lysogeni kan vara både konstitutiv och inducerad.

Till skillnad mot schizogeni vet man en hel del om hur lysogeni uppkommer. Vid ökad etylenproduktion i rötterna bildas mer lysogeniskt aerenkym, en utveckling som bromsas om etylenproduktionen inhiberas (Jackson m fl, 1985). Etylen kan inte diffundera ut från roten lika effektivt om den är nedsänkt i vatten och kommer därmed ackumuleras i rotens vävnader (Jackson m fl, 1985). Samtidigt påverkar mycket låga syrenivåer etylenproduktionen negativt (Jackson m fl, 1978; Jackson m fl, 1985), men vid försök på exempelvis *Zea mays* (majs) vid låga syrehalter stimuleras istället etylenproduktionen (Jackson m fl, 1986). En förklaring skulle kunna vara att bildningen av en prekursor till etylen stimuleras av "lagom" syrefattiga förhållanden (en blandning av syresatta och syrefattiga celler) (Jackson m fl, 1986). De syrefattiga cellerna skulle då kunna utgöra en reservoar för snabb omvandling till etylen i de bättre syresatta cellerna, vilket i sin tur stimulerar aerenkymbildning (Jackson m fl, 1985). Klart är dock att både syrgas- och etylenkoncentrationer påverkar bildandet av lysogeniskt aerenkym.

En senare upptäckt är en tredje form av aerenkymbildning kallad expansigeni (Seago m fl, 2005). Celldelning och celltillväxt bildar stora intercellulärer utan cellseparation och celldöd och skiljer sig därmed från både schizogeni och lysogeni (Seago m fl, 2005). Gasfickorna i aerenkym som bildats på detta sätt är mindre, fler och mer regelbunda till sin form och förekommer hos basala angiospermer (blomväxter) som *Nymphaeales* (Seago m fl, 2005).

### *Övriga funktioner och kostnad*

Oavsett hur det ser ut eller bildas bidrar aerenkym till att effektivt förse rötter och andra växtdelar med livsviktig syrgas under översvämningsförhållanden. Samtidigt ventilerar det även ut metaboliska produkter som koldioxid från roten, vilka annars skulle riskera att ackumuleras i rotvävnaderna (Evans, 2003). Även giftiga syntesprodukter som bildas av organismer genom anaerob metabolism kan transporteras ut genom aerenkymet, vilket bidrar till att göra rötternas omedelbara närhet mindre toxisk (Vartapeitan och Jackson, 1997). Aerenkymets porositet har även den direkta effekten att färre celler behöver syresättas. Detta

minskar växtens syrgasbehov, vilket är lätt att glömma (Vartapeitan och Jackson, 1997). Även flytbarheten ökar med ökad porositet. Många växter får på det viset lyftkraft under översvämningförhållanden och kommer därmed närmare det syrerikare och ljusare ytskiktet (Rydin och Jeglum, 2006).

Aerenkym innebär dock även kompromisser. Rotsystem anpassade för översvämning har inte samma absorptionskapacitet som vanliga rötter, vilket påverkar näringsupptaget negativt (Koncalova, 1990).

### Övriga anpassningar

Aerenkym är kanske den främsta och mest intuitiva anpassningen hos våtmarksväxter för att klara av förhållanden med låg syrehalt. Den är dock långtifrån den enda.

En del arter har visat sig ha en rottillväxt (eller bildande av extra stamstrukturer) som till viss del sker uppåt mot vattenytan där de får tillgång till åtkomlig syrgas även vid översvämningstillstånd, medan andra arter bildar grunda eller yttnära rotsystem som helt undviker den vattenmättade jorden. Detta är en vanlig anpassning hos träarter som kan växa i våtmarker och förekommer hos *Pinus sylvestris* (tall), *Picea abies* (gran), *Alnus glutinosa* (klibbal) och *Betula pubescens* (glasbjörk) (Cronk och Fennessy, 2001; Rydin och Jeglum, 2006).

Bildande av adventivrötter, från områden som normalt inte bildar rötter, till exempel från stammen, skapar ett extra, ytligare rotsystem med bättre syresättning (Cronk och Fennessy, 2001). Adventivrötter förekommer bland annat hos *Rumex*-arter (skräppor och syror) (Voeselek m fl, 1996). De kan också vara en ersättning för rötter som skadats eller fått sin funktion nedsatt av låga syrgashalter (Vartapeitan och Jackson, 1997). Växthormonet auxin, som länge varit känt som en rotinitierande substans, har en roll i bildandet av adventivrötter (Voeselek m fl, 1996). Vid låga syrehalter ackumuleras auxin där adventivrötter bildas vid översvämningförhållanden, oftast vid de lägre delarna av stammen (Voeselek m fl, 1996). Endast auxin är dock inte nog för att initiera denna process, även etylen (se Aerenkym) verkar krävas för att göra cellerna känsligare för auxin och inleda tillväxten av adventivrötter (Voeselek m fl, 1996).

Även skotten har anpassningar till syrgasbrist. Vid total nedsänkning i vatten vid höga vattenavstånd hjälper det inte med den effektiva syresättningen aerenkym medger. Utan kontakt med atmosfärisk syrgas blir dess effektivitet kraftigt reducerad. Att snabbt kunna tillväxa på höjden och på så sätt bättre nå syre, koldioxid och ljus är alltså av mycket stor betydelse i miljöer med extrema skillnader i vattennivå. (Vartapeitan och Jackson, 1997)

Många våtmarksväxter stimuleras till ökad längdtillväxt vid översvämningförhållanden. Faktum är att flera våtmarksarter växer snabbare på längden när de är helt övversvämmade än de gör under normala förhållanden (Cronk and Fennessy, 2001). Anpassningen är dock inte kostnadsfri. Snabb elongering innebär ökad celldelning och produktion av biosyntesprodukter och innebär därmed en kalkyerad risktagning, där kostnaden faktiskt kan övergå vinsten (Voeselek m fl, 2004). För att längdtillväxten ska vara gynnsam krävs att kontakten med det atmosfäriska syret återupprättas; strategin är alltså gångbar i habitat som riskerar långa översvämningar, men med begränsat vattendjup (Voeselek m fl, 2004). Även här spelar ökad koncentration av etylen en avgörande roll, tillsammans med gibberelliner och auxin, två hormoner intimt sammankopplade med tillväxt hos växter (Jackson, 1990). I ett försök visade Ku m.fl att behandling med etylen ger samma effekt som vid översvämning (en effekt som

blev ännu starkare med syrekoncentrationer lägre än den i luften), nämligen ökad tillväxt. (Kumfl, 1970). Gibberelliner och auxiner roller är inte lika klart definierade eller universella, men de har visat sig påverka skotttillväxten i ett flertal studier av växter under översvämningförhållanden (Vartapeitan och Jackson, 1997).

Att direkt undvika riskerna förknippade med skiftande vattennivåer är en annan förekommande strategi. Exempel på detta är exempelvis de högväxta tuvor en del halvgräs bildar. Även om vattennivåerna skiftar är det fortfarande bara rötterna som riskerar att översvämmas. Samtidigt är huvuddelen av den fotosyntetiserande biomassan kvar ovanför den högsta vattennivån. Den bekanta gungflyn flyter och kan därmed följa vattenytan även vid skiftande vattennivåer. (Rydin och Jeglum, 2006).

Det går också att undvika syrgasbrist genom att bara ha aktiv tillväxt under torrperioder. Genom att sedan ha minimal, endast livsuppehållande metabolism (och resulterande tillväxtstopp) under våtare perioder blir då även syrgasbehovet minimerat. Detta avdramatiserar effekten av syrgasbrist när den är som mest påtaglig. (Cronk and Fennessy, 2001)

## **Brist på ljus och koldioxid – fotosyntes under vatten**

En del av det på land tillgängliga ljuset reflekteras och absorberas av vatten, vilket lämnar mindre tillgänglig ljusenergi kvar för växtens fotosyntes; en situation som naturligtvis förvärras på djupare vatten (Bach m fl, 1998). Även slam och andra partiklar i vattnet, tillsammans med konkurrens från växtplankton, bidrar till att mindre ljus kan nyttjas av en växt helt eller delvis nedsänkt i vatten (Bach m fl, 1998).

På samma sätt som syrgas i mycket låg grad diffunderar in i vatten, blir även koldioxid begränsat under vattenytan. Vattnets höga viskositet gör att ett stillastående, tjockt gränsskikt bildas runt bladen (Nielsen, 1993) Detta gränsskikt bildas även i luft, men är inte alls lika begränsande. Skiktet bidrar till att ytterligare försvåra inflödet av koldioxid från vatten (Nielsen, 1993). Den största delen av tillgängligt oorganiskt kol i vatten utgörs istället av bikarbonat och karbonat, som kan nyttjas som kolkälla av en del respektive mycket få eller rent av inga våtmarksväxter (Maberly och Spence, 1983). För växter som inte vanligtvis lever helt eller delvis under vattenytan, utan bara periodvis vid översvämning, är kutikulan (ett vaxskikt på växtens utsida som minimerar vätskeförlust) ett extra hinder för inflöde av koldioxid när växten befinner sig under vatten (Mommer m fl, 2005b)

Sammantaget leder det till att fotosyntesen blir lidande; två av de tre beståndsdelarna för processen begränsas. Sand-Jensen och Frost-Christensen (1999) visade att nettofotosyntesen var två till tre gånger större i blad på land jämfört med de i vatten hos ett antal våtmarksväxter.

### **Anpassningar**

På samma sätt som aerenkym lindrar syrebrist genom att generera flytkraft, kan det förenkla fotosyntesen hos nedsänkta växter. Även ökad skott-, blad- eller bladskaftstillväxt (också beskrivna som syrebristanpassningar) är en direkt lösning på problemen; närmare ytan finns både mer tillgängligt ljus och koldioxid. Det finns dock ett flertal morfologiska anpassningar och aklimatiseringar vars enda och direkta syfte är att effektivisera undervattensfotosyntes.

Blad som alltid (inte bara vid översvämning) befinner sig under vattenytan har ofta ett karaktäristiskt utseende. De är långsmala, tunna och uppdelade i en mängd småblad eller

flikar (Sculthorpe, 1967) Bladen kan dessutom ha en ökad koncentration kloroplaster i epidermiscellerna (Sculthorpe, 1967). Genom denna speciella anatomi ökar kvoten mellan bladyta och bladvolym. En stor yta i jämförelse med volym bidrar till en effektivare indiffusion av koldioxid och ett kortare avstånd för att nå de fotosyntetiskt aktiva cellerna (Sculthorpe, 1967). Dessutom bör den jämförelsevis stora ytan och den låga volymen bidra till att cellernas nettofotosyntes maximeras i de sämre ljusförhållandena under vattenytan. Liknande anpassningar ses hos amfibiska växters blad, dock inte alla och inte till samma extrema grad (Nielsen, 1993) De amfibiska växterna kan ha blad som acklimatiseras till de nya förhållandena; Sand-Jensen och Frost-Christensen (1999) kunde visa att blad som över tid acklimatiserats till vatten hade en nettofotosyntes som skiljde sig 1,5-1,9 gånger den i luft. Blad som bildas under vatten uppvisade en ännu högre grad av acklimatisering. Fotosynteshastigheten i dessa blad var upp till 4,5 gånger större än översvämmade blad som bildats i luft (Sand-Jensen och Frost-Christensen, 1999).

I mangroveträsk har undervattensblad hos ett antal undersökta växtarter ett ibland flera gånger högre klorofyllinnehåll och större bladyta, i jämförelse med blad på eller ovan vattenytan (Misra m fl, 1984). På det sättet antas de nedsänkta bladen utnyttja det begänsade ljuset under vattenytan mer effektivt (Misra m fl, 1984).

Kutikulan och cellväggarna i epidermis (cellagret strax innanför kutikulan i de flesta örtartade växterna) har visat sig minska i tjocklek när amfibiska växter befinner sig under vatten, vilket kraftigt reducerar motståndet för koldioxid diffusion från vattnet in i bladen (Mommer m fl, 2005b). Resultatet är att undervattensfotosyntesen ökar i jämförelse med blad som inte genomgår den acklimatiseringen (Mommer m fl, 2005). Sammantaget innebär det att motståndet och avståndet minskar för indiffunderande koldioxid, vilket lindrar bristsituationen.

Eftersom det oorganiska kolet främst finns i andra former än koldioxid i vatten, vore det en fördel att kunna utnyttja någon av dessa. Flera våtmarksväxtarter, främst monokotyledoner, har visat sig göra just detta när koldioxidtillgången blir kraftigt begränsad (Cronk and Fennessy, 2001).

## Reducerande miljö

Den syrebrist som utforskats ovan har även andra effekter. Den skapar förhållanden som är ideala för mikroorganismer med anaerob metabolism, alltså mikroorganismer som nyttjar andra elektronacceptorer än syre (Laanbroek, 1990). Dessa elektronacceptorer kan vara nitrat, nitrit, järn- och manganoxider, sulfat och koldioxid. Alla dessa föreningar innehåller samtidigt ämnen som är nödvändiga för växter - kväve, järn, mangan, svavel och kol (Laanbroek, 1990). Reducerade former av dessa ämnen bildas i en miljö med syrebrist. Alla ämnen reduceras däremot inte samtidigt, då deras redoxpotential skiljer sig åt (Laanbroek, 1990). Detta innebär i sin tur att de reduceras i sekvens allt eftersom syrebristen håller i sig och blir mer påtaglig (Cronk och Fennessy, 2001).

I de reducerade formerna förändras växternas åtkomst till dessa essentiella ämnen. Nitrat och nitrit kan reduceras på i huvudsak två sätt av mikroorganismer; genom denitrifiering och ammonifiering, vilka ger upphov till molekylärt kväve och dikväveoxid respektive ammoniumjoner (Lannbroek, 1990). Processerna pågår simultant, men denitrifiering leder till att kväve går förlorat som gas, till skillnad från ammonifieringen. Kvävemängden i jorden bestäms i slutändan av balansen mellan de två processerna (som är konkurrerande) och denna



är i sin tur avhängig av kvoten mellan mängden nitrat och mängden organiskt material i jorden (Tiedje m fl, 1982; Lannbroek, 1990). Senare forskning har upptäckt andra processer som påverkar kvävemängden i jorden. (Nannipieri och Eldor, 2009). Deras betydelse och utbredning är inte helt klarlagd, men påverkar kvävebalansen (Nannipieri och Eldor, 2009).

Järn och mangan är i sina reducerade former potentiellt toxiska för växter, främst genom att de lättare tas upp av växten - ännu lättare i växtarter som bevisats känsliga för järn - och överskrider då sin normala halt (Hendry och Brockelbank, 1985; Talbot och Etherington, 1987). Järn påverkar fotosyntesen (missfärgade blad - minskar klorofyllmängd – blad dör) (Talbot och Etherington, 1985). Även mangan blir alltså mer lättillgängligt för växtcellerna i sin reducerade form (Ernst, 1990) och kan i förhöjda koncentrationer bland annat rubba enzymstrukturer (Cronk och Fennessy, 2001). Även svavel kan vara giftigt. Sulfatupptaget sker kontrollerat, men den reducerade formen sulfid kan flöda in i växten okontrollerat, vilket vid höga nivåer resulterar i inhibition av vissa enzym och en försämring av rötternas kapacitet för anaerob metabolism (Cronk and Fennessy, 2001).

För att dessa ämnen ska återgå till sin oxiderade form krävs aeroba mikroorganismer, vilket underförstått innebär att det krävs syre (Lannbroek, 1990). En anpassning till detta är återigen aerenkym. Aerenkym bidrar till ett syreläckage till den omgivande vattenmättade jorden och skapar en liten zon med oxiderande förhållanden runt rötterna. Denna zon känns igen av en brunröd hinna i rötternas närområde, bildad just av järn- och manganoxider. Oxidhinnan kan i sig innebära både ett hinder och en möjlighet för näringsupptag. Den adsorberar nödvändiga mikronäringsämnen och koncentrerar dem i rotens närhet, men adsorberar även toxiska järn- och manganjoner. Ansamlingen av toxiska joner motverkas dock i viss mån av katjoner som uppstår som en biprodukt vid svaveloxidering. Svaveloxidering genom syreläckage är i sig sällan tillräckligt för att helt undvika de toxiska effekterna (svavel reduceras först vid mycket låg redoxpotential) (Koch och Mendelsohn, 1989) men bildning av järnsulfid genom reaktion med oxidhinnan minskar detta problem (Ernst, 1990). Oxidhinnan ska alltså först och främst ses som en indikation på detoxifieringen av de reducerade ämnena och inte som ett problem. Växtrötterna bildar en mängd organiska metaboliter som gynnar aeroba bakterier genom att kunna oxideras i den aeroba miljön i rotens närområde. (Lannbroek, 1990).

De flesta undersökta våtmarksväxter uppvisar dock en grad av tolerans mot förhöjda halter av de beskrivna reducerade ämnena. Detta tyder på möjliga metabola anpassningar, särskilda förvaringsceller eller en förhindring av spridning av toxinerna till andra växtdelar, men det är inte utrett i närmare detalj (Ernst, 1990).

Ett konkret exempel på problemet med reducerade ämnen hittar man som en del av orsaken till att utbredningen av *Phragmites australis* (bladvass) minskar runt om i världen. Övergödning orsakar syrebrist på botten, vilket i sin tur skapar en mer reducerande miljö och en ökad stress från de toxiska reducerade ämnena. (Armstrong m fl, 1996)

## Näringsbrist

En del våtmarker präglas av näringsbrist. Detta gäller särskilt för torvmarker, vars gradvisa påbyggnad av torv alltmer isolerar växtligheten från grundvattnet och mineraljorden och gör dem beroende av näring från regnvatten och luftburet damm. Under sådana förhållanden är hushållning av näringsämnen av yttersta vikt. Detta kan åstadkommas på flera olika sätt. (Rydin och Jeglum, 2006)

## Näringshushållning

Städsegröna blad har den fördelen att de kan nyttjas under flera säsonger till kostnaden av endast en uppsättning blad. De anatomiska anpassningar som krävs för att klara av vinterhalvåret innebär dock en kostnad genom förlorad fotosyntetisk effektivitet. Detta uppvägs till viss mån av att de kan vara fotosyntetiskt aktiva längre in på hösten och tidigare på våren. Städsegröna blad förekommer bland annat hos *Andromeda* spp. (roslingar), *Empetrum* spp. (kråkbär) och *Erica* spp. (klockljungar). Ett flerårigt växtsätt minskar näringsbehovet per tidsenhet och ser till att tillräckligt med biomassa (för exempelvis blomning och fröbildning) kan byggas upp även i näringsfattiga miljöer. Att på lövfällande träd vis omlokalisera näringen från de döende löven till rötter och rotstockar (underjordiska stammar) är ovanligt på myrar, men förekommer dock hos exempelvis *Drosera* spp. (sileshår) och *Utricularia* spp. (blåddror). Dessa bildar speciella vinterknoppar där näringen koncentreras för att kunna tillväxa fort på våren. (Rydin och Jeglum, 2006)

Arter vars ovanjordiska delar helt dör i slutet av varje växtsäsong (många av dom Poaceae, gräs, eller Cyperaceae, halvgräs) konserverar den ovanjordiska näringen i underjordiska strukturer och de övervintrar på det sättet med bibehållen näring till nästa växtsäsong (Crawford, 1978). Dessa så kallade rhizomer (underjordiska stammar) är de strukturer varifrån dessa gräs och halvgräs fortplantar sig asexuellt. Rhizomer lämpar sig synnerligen väl för att lösa problemet med näringsförvaring, vilket är nära anknytt till ett perennt växtsätt och den livsviktiga näringshushållningen (Grace, 1993). Faktum är att asexuell fortplantning är mycket vanlig i våtmarker, där etablering av stora, långsamt växande genetiska individer (rhizom) kan vara framgångsrikare än ett flertal små i den stressande miljö våtmarker ofta utgör (Grace, 1993).

Ett mycket konkret exempel på näringshushållning hittar man hos våtmarksväxten *Eriophorum vaginatum* (tuvull). Tillväxten av nya blad sker nästan helt och hållet med näring som återvinns mycket effektivt från äldre blad, vilket minskar den energi som växten måste spendera på näringsupptag ur den fattiga jorden (Jonasson och Chapin, 1985). Hela 90% av fosforinnehållet kunde återanvändas till nya blad, vilket innebär att bara 10% av bladens fosforbehov kom från rötternas näringsupptag under växtsäsongen (Jonasson och Chapin, 1991). Den ursprungliga, huvudsakliga fosfortillmängden tas upp vid den plötsliga näringstillgång som snösmältningen innebär (Jonasson och Chapin, 1991). Att ha denna så kallade sekvensiella bladutveckling gör dock att *Eriophorum vaginatum* inte kan bilda en komplett bladbukett lika snabbt på våren (Jonasson och Chapin, 1985). Detta har antagligen effekter på den fotosyntetiska effektiviteten, men i en så kraftigt näringsbegränsad miljö är den effekten antagligen försumbar. Alla graminoider (gräs och halvgräs) har sekvensiell bladutveckling och det kan vara en viktig förklaring till varför graminoiders del av den totala biomassan ökar från söder till norr på tundran, allteftersom näringstillgången minskar (Jonasson och Chapin, 1985). En parallell kan mycket riktigt dras till den rikliga förekomsten av halvgräs som *Carex* i våtmarker.

## Mycorrhiza

Mycorrhizasymbiosen, där svampar och växter utbyter näringsämnen (svampen kan tillgodogöra sig sockerarter från växtens fotosyntes, växten kan tillgodogöra sig kväve, fosfor och andra nutrienter genom svamphyfernas stora upptagningsyta) är ovanligare i våtmarker än i de flesta andra ekosystem (Peat and Fitter, 1993). Det tros bero på de syrefattiga förhållandena i den vattensjuka jorden. Mycorrhizasvamparna har nämligen svårt att tolerera syrebrist (Peat och Fitter, 1993). Bilden kompliceras dock något av det faktum att välutvecklade aerenkym, och den syresatta rhizosfären som det medför, antas underlätta för

svampkolonisation (Nielsen m fl, 2004). Sraj-Krzic m fl (2006) sammanfattar resultaten som mycket spridda, ibland raka motsatsen, när den hypotesen testats. Deras egen slutsats är att mängden aerenkym inte påverkar i vilken utsträckning mycorrhiza bildas. Däremot visar de att den är i högsta grad beroende av att växten har delar ovanför vattenytan; alltså en oavbruten kontakt med atmosfäriskt syre (Sraj-Kzric m fl, 2006).

*Lobelia dortmanna* (notblomster) och *Littorella uniflora* (strandpryl), två akvatiska arter, hade mycorrhiza i samma utsträckning som ett ekosystem på land (Nielsen m fl, 2004). De bildade dessutom symbiosen med svamparter som inte nämnvärt skiljde sig från landlevande växters; en indikation på att växten och svampen koloniserat den akvatiska miljön gemensamt (Nielsen m fl, 2004) Clayton och Bagyaraj visade däremot att infektionsgraden av svamphyfer minskade när vattendjupet ökar (och syrebristen tilltar), samtidigt som mängden rothår blev större för växterna på djupare vatten, vilket indikerar en alternativ anpassning för att uppnå ökad absorptionyta även vid syrebrist (Clayton och Bagyaraj, 1984).

Mycorrhiza förekommer alltså i våtmarker och är av största vikt för näringsupptaget för de växtarter som kan dra nytta av det. Dessutom har högre områden i våtmarker (bättre syresatta, lägre översvämningsfrekvens) visat sig ha mycorrhiza i större utsträckning än omgivande, lägre områden (Cantelmo och Ehrenfeld, 1999). Detta är en möjlig indikation på att förekomsten av mycorrhiza kan variera även inom små avstånd på samma våtmark.

Endomychorriza (med hyfer som penetrerar rotcellerna) tycks vara tåligare mot den begränsande syrebristen och är den vanligare typen av mycorrhiza hos både buskar och träd i torvmarker (Rydin och Jeglum, 2006).

### **Kvävefixerande bakterier**

Kvävefixerande symbionter förknippas kanske först och främst med ärtväxter, men de är inte exklusiva för dessa. Vanliga våtmarksväxter som bildar noder med kvävefixerande bakterier på sina rötter är *Alnus* spp. (alar) och *Myrica* spp. (pors) (Rydin och Jeglum, 2006). Det årliga kvävebehovet hos *Myrica* spp. tillgodoses upp till 43% av kvävefixerande bakterier (Schwintzer, 1983). Även *Sphagnum* spp. (vitmossor) kan dra nytta av kvävefixering i mutualism med cyanobakterier (Rydin och Jeglum, 2006).

I utbyte mot sockerarter från värdväxten bidrar bakterierna med kväve – något som inte bara värdväxten gynnas av (Cronk och Fennessy, 2001). En undersökning av *Myrica gale* (pors) och dess mutualistiska kvävefixering visade att denna process bidrog till hela fem till sex gånger mer tillgängligt kväve till sin växtplats än det som tillkommer ”naturligt” via nederbörden (Schwintzer, 1983). Förekomst av enstaka arter som pors kan alltså ha stor effekt på lokala förekomster av kväve och bidra till en mindre stressande miljö för andra arter i dess närhet.

### **Köttätande växter**

Ett alternativ, eller snarare ett komplement, till anpassningarna ovan är karnivori. Det finns ett antal kriterier en växt måste uppfylla för att kallas en ”äkta” köttätande växt. De måste kunna absorbera näring från sina byten och dessutom få en fitness-ökning av denna näring (Givnish m fl, 1984). Samtidigt måste de ha anpassningar vars enda syfte är att locka, fånga och bryta ner byten (Givnish m fl, 1984). En del växter uppfyller inte alla dessa krav, men är ändå tveklöst köttätande, vilket diskuteras nedan.

Köttätande växter får tillgång till extra näring genom att konsumera djur, främst insekter, och kan på så vis lindra effekterna av näringsbrist (Adamec, 1997). Vanligtvis är köttätande växters rotsystem sämre anpassade till ett effektivt upptag av näring, vilket istället uppvägs av bladens förmåga att fånga djur och tillgodogöra sig deras näringsinnehåll (Adamec, 1997). Möjligheten till att insekter skulle utgöra en extra kolkälla (vid sidan av luftens koldioxid) har undersökts i ett flertal studier, men samtliga har kunnat konstatera att karnivorins huvudsakliga bidrag är mineraler snarare än kol (Givnish m fl, 1984).

De flesta landlevande arter av köttätande växter återfinns i våtmarker (Adamec, 1997) – mer specifikt på platser som kännetecknas av näringsbrist, god ljusstillgång och fuktighet (Givnish m fl, 1984). Att de flesta köttätande växters ståndorter kännetecknas av samma miljöförhållanden indikerar att det finns både en fördel och en kostnad associerad till anpassningen (Knight, 1992). I de våtmarker där de återfinns, ofta tillsammans med andra arter av köttätande växter, är karnivorin uppenbarligen en fungerande och konkurrenskraftig anpassning (Knight, 1992). Samtidigt är de ytterst ovanliga i alla andra typer av ekosystem och växtsamhällen, vilket indikerar att karnivorin under vanliga omständigheter innebär en kostnad (Knight, 1992). *Utricularia* spp. (bläddror) uppvisar en lägre fotosyntetisk effektivitet i sina fångststrukturer, vilket kan tolkas som en kostnad; en investering i biomassa som inte ger samma fotosynteseffektivitet som om den investerats i vanliga blad (Knight, 1992). Samtidigt måste denna kostnad vägas mot den fördel den infångade näringen innebär för hela växten (Knight, 1992). Skillnaden mellan metabolisk kostnad i vanliga blad (eller snarare mer dedikerat fotosyntetiska organ) och fångststrukturer varierar stort beroende på vilken typ av fångstorgan växten använder sig av (Adamec, 2010). Det räcker inte med att jämföra lika mängder av de två ”vävnadstyperna”. Kostnaden måste också ses i ett större perspektiv – hur stor del av biomassan i hela växten används till specialiserade, mer energikrävande fångststrukturer (Adamec, 2010).

Så varför är köttätande växter begränsade till, och framgångsrika vid, endast så specifika förhållanden? I en näringsfattig miljö är det troligt att fotosyntesen begränsas av mängden tillgänglig näring. Att med karnivori kompensera den näringsbristen borde alltså vara mycket effektivt upp till en gräns där andra faktorer än näringsbrist begränsar fotosyntesen – där näring inte är begränsande innebär investeringen i fångststrukturer slutligen bara en kostnad för växten. Fotosyntes kan också begränsas av brist på vatten och ljus, vilket minskar vikten av näringstillskottet karnivori bidrar med. Växten kan helt enkelt inte utnyttja näringen karnivorin bidrar med till fullo. Slutsatsen är att karnivori har sin största positiva effekt vid förhållanden som liknar de som förekommer i deras naturliga habitat. Skulle endast näringsbrist råda är det inte säkert att skillnaden mellan vinst och kostnad skulle bli positiv. I ett sådant scenario finns ingen adaptiv fördel att utveckla karnivori, vilket kan förklara varför det är så ovanligt att finna köttätande växter i sådan miljö.

Denna modell förklarar också varför en del arter av köttätande växter utvecklat plasticitet så att det inte bildar fångststrukturer vid förhållanden som ”missgynnar” karnivori, exempelvis torka. (Givnish m fl, 1984)

#### *Köttätande växter i Sverige – arter och fångstmekanismer*

I Sverige förekommer tre släkten av köttätande växter naturligt: *Drosera* (silesår), *Pinguicula* (tätörter) och *Utricularia* (bläddror) (NRM, 2010a). Dessutom finns i södra Sverige den nordamerikanska *Sarracenia purpurea* (flugtrumpet) som naturaliserats på ett antal lokaler. (NRM, 2010b).

*Drosera* och *Pinguicula* fångar sina byten med hårlika körtlar på bladen. Dessa utsöndrar ett klibbigt sekret vars insekten fastnar. *Pinguicula* har två sorters körtlar; en vars funktion det är att fånga insekten och en annan som utsöndrar de nedbrytande enzymer som krävs för att växten ska kunna tillgodogöra sig bytets näring. När insekten väl fastnat och kämpar för att ta sig loss stimuleras bladen hos *Pinguicula* till att rulla ihop sig, vilket resulterar i att fler körtlar kommer i kontakt med bytet. Bytet får svårare att ta sig loss och nedbrytningen blir effektivare. En liknande effekt finns hos *Drosera*, där körtlar sträcker sig mot det infångade bytet för att uppnå samma resultat. *Drosera*, till skillnad mot *Pinguicula*, utsöndrar en sötaktig doft som lockar till sig insekter (Rydin och Jeglum, 2006). *Pinguicula* lockar alltså inte aktivt till sig insekter, men är ändå en fullgod köttätande växt. (Cronk och Fennessy, 2001)

*Utricularia* har en mer dramatisk fångstmekanism. De har små blåsor bland bladen längs med stammen. Blåsorna varierar i storlek mellan arterna, men är oftast ganska små och fångar därmed mindre byten som varierar i storlek från protozoer och hjuldjur upp till vattenloppor. En del arter kan faktiskt fånga till och med små fiskar, som sedan bryts ner och konsumeras gradvis. Blåsorna har ett undertryck, så när ett potentiellt byte kommer åt de små, tunna utlösningmekanismerna på blåsans utsida, rubbar de spänningen i blåsan och sugts in tillsammans med vattnet strax utanför. När trycket utjämnats stängs blåsan igen eftersom vattnet slutat strömma in och bytet är fast inne i blåsan. Hela processen tar mindre än två hundra delar av en sekund. På blåsans insida finns körtlar som utsöndrar nedbrytande enzymer och absorberar bytets näring. (Slack, 2000).

*Utricularia* har visat sig allokerat en stor del av fotosyntetiskt fixerat kol till vätskan i blåsorna (Sirova m fl, 2010). Detta är fascinerande eftersom *Utricularia* saknar rötter. Blåsorna kan alltså anses vara ett alternativ till rötter, där den metabola kostnaden hos fällorna kompenseras på samma sätt som den hos rötter. Både rötter och blåsor har ju i grunden samma uppgift – näringsupptag (Sirova m fl, 2010). Denna nisch, utan näringskonkurrens från rotade växter, måste vara en del i framgångssagan hos *Utricularia* (Sirova m fl, 2010). Faktum är att *Utricularia* är vidare spridda geografiskt och habitatmässigt än alla andra köttätande växter (Slack, 2000) Blåsorna är också koloniserade av bakterier som tycks leva under närmast mutualistiska förhållanden med *Utricularia* (Sirova m fl, 2009). Bakterierna bidrar till nedbrytningen av bytet och får belöning i form av fotosyntesprodukter från växten – parallellt kan dras till mycorrhizasymbiosen hos växter med rötter (Sirova m fl, 2009; Sirova m fl, 2010). Vikten av denna symbios är dock svår att uppskatta eftersom *Utricularia* lever i så varierande miljöer (Sirova m fl, 2009)

## pH

Torvmarker är ett av få ekosystem vars växtlighet kraftigt begränsas av lågt pH. Detta återspeglas i att växtsamhällen i våtmarker med lågt pH har annorlunda artsammansättning i jämförelse med de som är närmast pH-neutrala eller rent av basiska (högt pH) (Wheeler och Proctor, 2000). Att torvmarker är så sura beror dels på att det naturligt sura regnvattnet inte motverkas av grundvatten, men också på grund av att torven innehåller en mängd organiska syror som bildas i den ofullständiga nedbrytningsprocessen. Lågt pH innebär stress eller direkta skador för många organismer och få arter är anpassade för kraftigt sura förhållanden. Med våtmarker som exempel kan man konstatera att de surare ekosystemen, som exempelvis mossar, är betydligt artfattigare än pH-neutrala eller svagt basiska våtmarker (Rydin och Jeglum, 2006). De som dock klarar av den extrema miljön har anpassningar.

Ett viktigt faktatillägg är att pH-effekter är komplexa och snarast en paraplyterm för att beskriva en mängd kemiska processer som i sin tur påverkar växter och djur. Bland annat bidrar de till förändringar av löslighet och jonbalanser, som i sin tur kan leda till näringsbrist eller fysiologiska effekter på tillväxt, som sedan i ytterligare ett steg kan leda till allvarligare näringsbrist. Effekterna är parallella, direkta, indirekta och sammanvävda och ofta påverkas deras relativa betydelse av faktorer som jordsammansättning och klimat. (Marschner, 1991).

### **Brist på makro- och mikronutrientier**

För att celler och deras metaboliska processer ska fungera normalt måste cytosoliskt pH vara mellan 7 och 7.5 (Marschner, 1991). I kraftigt sura våtmarker kan pH vara så lågt som cirka 4 (Rydin och Jeglum, 2006). Det innebär en skillnad i vätejonkoncentration på över tusen gånger mellan cellens och omgivningens pH. Membranpotentialen som uppstår förenklar upptaget av negativa joner (genom co-transport), men försvårar upptaget av positiva joner (Marschner, 1991). Detta leder till uppenbara problem för växter, som är beroende av till exempel zink-, calcium- och magnesiumjoner för att upprätthålla normala tillväxtförhållanden (Raven m fl, 2005). Vid högre pH och utan påtaglig syrebrist (vilket kan vara fallet i kalkhaltiga rikkärr) minskar lösligheten av mangan, järn och fosfor och de bildar svårslösliga föreningar i vilka de tre ämnena blir svåråtkomliga för växter. Växter kan dock utsöndra organiska syror för att göra dessa ämnen tillgängliga (Ström m fl, 1994). Fascinerande nog finns det bevis som tyder på att en del arter utesluts ur sura respektive basiska miljöer därför att de skiljer sig i vilka sorters organiska syror de kan utsöndra och i vilken mängd de utsöndrar dem (Ström m fl, 1994)

### **Ökad löslighet hos aluminium och dess resulterande toxicitet**

Aluminiumjoner i relativt låg koncentration kan påverka rottillväxt. Detta är sällan ett problem i de våtmarker där jorden består av en stor mängd organiskt material (till skillnad från mineralrikare jordar i kontakt med grundvatten), exempelvis vissa torvmarker (Rydin och Jeglum, 2006). Rotcellers morfologi kan påverkas genom förändrat turgortryck, förändrade ytstrukturer och rotceller kan till och med förstöras vid behandling med aluminiumjoner i lösning (Wagatsuma m fl, 1987). Denna negativa påverkan blir kraftigare för växter som är känsliga för aluminium (Wagatsuma m fl, 1987). Vid höga aluminiumkoncentrationer påverkas både celldelning och cellelogering negativt, medan intermediära nivåer tros påverka framförallt cellelongeringen (Marschner, 1991). Oavsett om den ena, den andra eller båda mekanismerna påverkas, blir alltså rottillväxten lidande och med denna även näringsupptaget. Mekanismerna bakom aluminiums toxicitet är inte helt utredda, men flera hypoteser diskuteras; interaktioner med cellväggen, förstörelse av cellmembran, inhiberande effekt på enzym och rubbande av signaltransduktionsvägar är några av dessa (Ma, 2007)

Det finns flera anpassningar för att undvika problemen med ökade aluminiumjonnivåer. Den mest undersökta är en mekanism som "neutraliserar" aluminiumjonerna genom att utsöndra organiska anjoner. Citrat, malat och oxalatjoner utsöndras från rotspetsarna och bildar ligander med aluminiumjonerna (Ma, 2007) I den bundna formen kan aluminiumet inte binda till cellkomponenterna som det påverkar (Ma, 2007). Att höja pH (och därmed minska lösligheten hos aluminium) i zonen närmast rötterna är en annan lösning på problemet (Ma, 2007). I en studie på en aluminiumresistant *Arabidopsis thaliana*-mutant (backtrav) visade det sig att inflödet av vätejoner in i rotcellerna ökade när den utsattes för aluminium, vilket ökade pH på rotens utsida (Degenhardt m fl, 1998). Intressant nog kan en del arter ackumulera stora mängder aluminium och tycks vara toleranta mot dess toxiska effekter, framförallt inom familjerna Rubiaceae (måreväxter), Melastomataceae (medinillaväxter) och ordningen

Ericales (Jansen m fl, 2004). Dessa växter måste ha en effektiv metod för att detoxifiera aluminium internt, men exakt hur denna fungerar är inte klarlagt (Ma, 2007)

## Diskussion

Generella slutsatser är svåra att dra vad gäller anpassningar till våtmarker. Dels på grund av den stora variationen av våtmarker, dels på grund av den stora variationen av olika miljöer inom en och samma våtmark och slutligen på grund av den stora variationen hos arterna som lever i våtmarkerna. Dock utgör resultaten som presenteras här en liten pusselbit på vägen mot att besvara många från varandra skilda frågor. Förståelsen för hur organismer anpassar sig efter sin miljö kräver både ekologisk och fysiologisk kunskap, men ofta också biokemisk och molekylärbiologisk kunskap. Torvmarker och deras växtlighet är en viktig del av kolets kretslopp och deras roll i klimatförändringar undersöks alltmer. Våtmarker är naturliga reningsverk och deras roll som potentiella naturliga reningsverk undersöks alltmer. Båda två är områden som gynnas och förs framåt av det ekologisk-fysiologiska perspektiv en stor del av forskningen erbjuder. Sist, men absolut inte minst, erbjuder den inblickar i bevarandebiologiska frågeställningar. En miljö i förändring är organismer i förändring – varför och hur drabbas de?

Även om mycket klarlagts återstår en mängd obesvarade frågor om våtmarksväxter och deras anpassningar. Främst gäller detta underliggande genetik, biokemi och hormonprocesser.

### **Mycorrhiza**

Vikten av mycorrhiza i våtmarker är mycket svår att få grepp om. Studier pekar på olika resultat och generella slutsatser är få. En studie visade exempelvis ingen skillnad i mycorrhizakolonisation över en fuktighetsgradient, så syrebristens kraftfullt negativa inverkan på mycorrhizasvampar är inte helt klarlagt (Bauer m fl, 2003). Studien gällde dock endomycorrhiza, som visat sig vara mer tolerant mot syrebrist än ektomycorrhiza (Rydin och Jeglum, 2006). Graden av infektion varierade kraftigt mellan arter, men även *Carex*, som tidigare ansetts helt sakna mycorrhiza uppvisade infektion, om än i lägre grad (Bauer m fl, 2003). Det finns även en brasklapp med i bilden, nämligen att sommaren då studien utfördes var mycket torr, vilket enligt teorin om syrebrist borde påverka resultaten (Bauer m fl, 2003). De motstridiga och varierande resultaten leder till en försiktig personlig slutsats; mycorrhiza spelar en stor roll även i våtmarker, men snarare periodvis. Vid förhållanden lämpliga för mycorrhizakolonisation bidrar mutualismen säkerligen med stora mängder näringsämnen, men förhållandet svamp-växt är inte lika beständigt som i regelrätt terrestra ekosystem. Utan längre studieserier där mycorrhizas roll i näringsflödet utvärderats är det svårt att uppskatta dess betydelse. Det faktum att många våtmarksväxter hushåller med och återvinner näring är ytterligare en faktor som gör det svårt att överblicka mycorrhizas relativa betydelse.

### **Kopplingar till jordbruket?**

Grundforskning har en tendens att få praktisk betydelse med tiden, oavsett forskningsfält. Som ett exempel tas frågan om framtidens jordbruk upp inledningsvis. Om vi i framtiden kommer se en ökad frekvens av översvämningar och dessutom allvarligare översvämningar på jordbruksmark kommer stora ekonomiska värden och mat försvinna varje år. Kunskapen om hur våtmarksväxter klarar av likartade förhållanden kan komma att utgöra en nyckel i en generation av biotekniskt designade grödor som uthärdar översvämningar. På samma vis kan kanske idag obrukbara eller oproduktiva sura jordar nyttjas och i och med det dramatiskt öka arealen jordbruksmark. Givetvis är det en framtidsfråga och en spekulering, som riskerar att

komma i konflikt med en mängd andra intressen, men det illustrerar ändå effektivt faran med att vara nej-sägare när det gäller grundforskning.

## Tack

Jag vill rikta tack till Stefan Holmberg, Emma Hällqvist och Ellinor Jonsson för att de poängterat vad som är bra, men ännu viktigare, vad som kan bli bättre under skrivprocessen. Jag vill även tacka Anna Brunberg för tips och hjälp med alla frågor runt formatet.

## Referenser

- Adamec L. 1997. Mineral nutrition of carnivorous plants: a review. *The Botanical Review* **63**: 274-299
- Adamec L. 2010. Dark respiration of leaves and traps of terrestrial carnivorous plants: are there greater energetic costs in traps? *Central European Journal of Biology* **5**: 121-124
- Armstrong J, Armstrong W, Van Der Putten WH. 1996. *Phragmites* die-back: bud and root death, blockages within the aeration and vascular systems and the possible role of phytotoxins. *New Phytologist* **133**: 399-414
- Bach SS, Borum J, Fortes MD, Duarte CM. 1998. Species composition and plant performance of mixed seagrass beds along a siltation gradient at Cape Bolinao, The Philippines. *Marine Ecology Progress Series* **174**: 247-256
- Bauer CR, Kellogg CH, Bridgham SD, Lamberti GA. 2003. Mycorrhizal colonization across hydrologic gradients in restored and reference freshwater wetlands. *Wetlands* **23**: 961-968
- Cantelmo AJ, Ehrenfeld JG. 1999. Effects of microtopography on mycorrhizal infection in Atlantic white cedar (*Chamaecyparis thyoides* (L.) Mills.). *Mycorrhiza* **8**: 175-180
- Clayton JS, Bagyaraj DJ. 1984. Vesicular-arbuscular mycorrhizas in submerged aquatic plants of New Zealand. *Aquatic Botany* **19**: 251-262
- Cronk JK, Fennessy MS. 2001. *Wetland plants: biology and ecology*. 1:a uppl. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.
- Degerhardt J, Larsen PB, Howell SH, Kochian LV. 1998. Aluminium resistance in the *Arabidopsis* mutant *alr-104* is caused by an aluminium-induced increase in rhizosphere pH. *Plant Physiology* **117**: 19-27
- NRM 2010a. Den virtuella floran, Naturhistoriska riksmuseet: <http://linnaeus.nrm.se/flora/kottata.html>. Hämtad 2010-05-05.
- NRM 2010b. Den virtuella floran, Naturhistoriska riksmuseet: <http://linnaeus.nrm.se/flora/di/sarracenia/sarra/sarrpur.html>. Hämtad 2010-05-05.
- Ernst WHO. 1990. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. *Aquatic Botany* **38**: 73-90
- Evans DE. 2003. Aerenchyma function. *New Phytologist* **161**: 35-49
- Givnish TJ, Burkhardt EL, Happel RE, Weintraub JD. 1984. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *The American Naturalist* **124**: 479-497
- Grace JB. 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany* **44**: 159-180
- Hendry GAF, Brocklebank KJ. 1985. Iron-induced oxygen radical metabolism in waterlogged plants. *New Phytologist* **101**: 199-206
- Jackson MB. 1990. Hormones and developmental change in plants subjected to submergence or soil waterlogging. *Aquatic Botany* **38**: 49-72
- Jackson MB, Armstrong W. 1999. Formation of aerenchyma and the process of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology* **1**: 274-287



- Jackson MB, Fenning TM, Drew MC, Saker LR. 1985. Stimulation of ethylene production and gas-space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. *Planta* **165**: 486-492
- Jansen S, Watanabe T, Caris P, Geuten K, Lens F, Pyck N, Smets E. 2004. The distribution and phylogeny of aluminium accumulating plants in the Ericales. *Plant Biology* **6**: 498-505
- Jonasson S, Chapin FS. 1985. Significance of sequential leaf development for nutrient balance of the cotton sedge, *Eriophorum vaginatum* L. *Oecologia* **67**: 511-518
- Jonasson S, Chapin FS. 1991. Seasonal uptake and allocation of phosphorous in *Eriophorum vaginatum* L. measured by labelling with <sup>32</sup>P. *New Phytologist* **118**: 349-357
- Knight SE. 1992. Costs of carnivory in the common bladderwort, *Utricularia macrorhiza*. *Oecologia* **89**: 348-355
- Koch MS, Mendelssohn IA. 1989. Sulphide as a soil phytotoxin: differential response in two marsh species. *Journal of Ecology* **77**: 565-578
- Koncalova, H. 1990. Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids: limitations and drawbacks. *Aquatic Botany* **38**: 127-134
- Ku HS, Suge H, Rappaport L, Pratt HK. 1970. Stimulation of rice coleoptile growth by ethylene. *Planta* **90**: 333-339
- Laan P, Berrevoets MJ, Lythe S, Armstrong W, Blom CWPM. 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology* **77**: 693-703
- Laanbroek HJ. 1990. Bacterial cycling of minerals that affect plant growth in waterlogged soils: a review. *Aquatic Botany* **38**: 109-125
- Ma JF. 2007. Syndrome of aluminium toxicity and diversity of aluminium resistance in higher plants. *International Review of Cytology* **264**: 225-252
- Maberly SC, Spence DHN. 1983. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *Journal of Ecology* **71**: 705-724
- Marschner H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil* **134**: 1-20
- Misra S, Choudhury A, Ghosh A, Dutta J. 1984. The role of hydrophobic substances in leaves in adaptation of plants to periodic submersion by tidal water in a mangrove ecosystem. *Journal of Ecology* **72**: 621-625
- Mommer L, Pons TL, Wolters-Arts M, Venema JH, Visser EJW. 2005b. Submergence-induced morphological, anatomical and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance. *Plant Physiology* **139**: 497-508
- Motha RP, Baier W. 2005. Impacts of present and future climate change and climate variability on agriculture in the temperate regions: North America. *Climate Change* **70**: 137-164
- Nannipieri P, Eldor P. 2009. The chemical and functional characterization of soil N and its biotic components. *Soil Biology and Biochemistry* **41**: 2357-2369
- Naturvårdsverket. 2003. Myllrande våtmarker - Underlagsrapport till fördjupad utvärdering av miljömålsarbetet. WWW-dokument 2003-10:  
<http://www.naturvardsverket.se/Documents/publikationer/620-5328-0.pdf>. Hämtad 2010-05-10
- Nielsen KB, Kjoller R, Olsson PA, Schweiger PF, Andersen FO, Rosendahl S. 2004. Colonisation and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the aquatic plants *Littorella uniflora* and *Lobelia dortmanna* in southern Sweden. *Mycological Research* **108**: 616-625
- Nielsen SL. 1993. A comparison of aerial and submerged photosynthesis in some Danish amphibious plants. *Aquatic Botany* **45**: 27-40
- Peat HJ, Fitter AH. 1993. The distribution of arbuscular mycorrhizas in the British flora. *New Phytologist* **125**: 845-854

- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. 2005. Biology of plants. 7:e uppl. W. H. Freeman and Company Publishers, New York
- Rydin H, Jeglum JK. 2006. The biology of peatlands. 1:a uppl. Oxford University Press, Oxford
- Sand-Jensen K, Frost-Christenses H. 1999. Plant growth and photosynthesis in the transition zone between land and stream. *Aquatic Botany* **63**: 23-35
- Sculthorpe CD. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Spootiswoode, Ballantyne and Co. Ltd, Londin and Colchester
- Schwintzer CR. 1983. Primary productivity and nitrogen, carbon and biomass distribution in a dense *Myrica gale* stand. *Canadian Journal of Botany* **61**: 2943-2948
- Seago JL, Marsh LC, Stevens KJ, Soukup A, Votrubova O, Enstone DE. 2005. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany* **96**: 565-579
- Shaver GR, Chapin FS. 1980. Response to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra: nutrient accumulation and growth. *Ecology* **61**: 662-675
- Sirova D, Borovec J, Cerna B, Rejmankova E, Adamec L, Vrba J. 2009. Microbial community development in the traps of aquatic *Utricularia* species. *Aquatic Botany* **90**: 129-136
- Sirova D, Borovec J, Santruckova H, Santrucek J, Vrba J, Adamec L. 2010. *Utricularia* carnivory revisited: plants supply photosynthetic carbon to traps. *Journal of Experimental Botany* **61**: 99-103
- Slack A. Carnivorous plants. 2000. MIT Press.
- Sorrell BK, Mendelsohn IA, Mckee KL, Woods RA. 2000. Ecophysiology of wetland plant roots: a modelling comparison of aeration in comparison to species distribution. *Annals of Botany* **86**: 675-685
- Sraj-Krzic N, Pongrac P, Klemenc M, Kladnic A, Regvar M, Gaberscik A. 2006. Mycorrhizal colonisation in plants from intermittent aquatic habitats. *Aquatic Botany* **85**: 331-336
- Ström L, Olsson T, Tyler G. 1994. Differences between calcifuge and acidifuge plants in root exudation of low-molecular organic acids. *Plant and Soil* **167**: 239-245
- Talbot RJ, Etherington JR. 1987. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. XIII. The effect of Fe<sup>2+</sup> on photosynthesis and respiration of *Salix caprea* and *S. cinerea* ssp. *Oleifolia*. *New Phytologist* **105**: 575-583
- Tiedje JM, Sexstone AJ, Myrold DD, Robinson JA. 1982. Denitrification: Ecological niches, competition and survival. *Antonie van Leeuwenhoek* **48**: 569-583
- Uexküll HR von, Mutert E. 1995. Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant and Soil* **171**: 1-15
- Vartapeitan BB, Andreeva IN. 1986. Mitochondrial ultrastructure of three hygrophyte species at anoxia and in anoxic glucose supplemented medium. *Journal of Experimental Botany* **37**: 685-692
- Vartapeitan BB, Jackson MB. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany* **79**: 3-20
- Voeselek LACJ, Banga M, Rijnders JGHM, Visser EJW, Blom CWPM. 1996. Hormone sensitivity and plant adaptations to flooding. *Folia Geobotanica* **31**: 47-56
- Voeselek LACJ, Rijnders JHGM, Peeters AJM, van de Steeg HM, de Kroon H. 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology* **85**: 16-27
- Wagatsuma T, Kaneko M, Hayasaka Y. 1987. Destruction process of plant root cells by aluminium. *Soil Science and Plant Nutrition* **33**: 161-175
- Webb T, Armstrong W. 1983. The effects of anoxia and carbohydrates on the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots. *Journal of Experimental Botany* **34**: 579-603

Wheeler BD, Proctor MCF. 2000. Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology* **88**: 187-203  
Yu PT, Stolzy LH, Letey J. 1969. Survival of plants under prolonged flooded conditions. *Agronomy Journal* **61**: 844-847

**Bild, framsida:** Lütt-Witt Moor.jpg (fotograf: Jan van der Crabben)  
[http://en.wikipedia.org/wiki/File:L%C3%BCtt-Witt\\_Moor-2.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:L%C3%BCtt-Witt_Moor-2.jpg)