

# Kvävefixering hos baljväxter i svenska jordar vid lågt pH- värde

*Linda af Geijersstam*



Rapport • 3

Institutionen för ekologi och växtproduktionslära

Uppsala 2001

**Rapport • nr 3**

Institutionen för ekologi  
och växtproduktionslära  
SLU  
Uppsala 2001

ISSN 1404-2339

Ansvarig utgivare: Paula Persson

**Kvävefixering hos baljväxter i  
svenska jordar vid lågt pH-värde**

Linda af Geijerstam

**Institutionen för ekologi och växtproduktionslära  
Sveriges lantbruksuniversitet  
Uppsala 2001**

Institutionen för ekologi  
och växtproduktionslära  
SLU  
Box 7043  
750 07 UPPSALA

**Ämnesord**

Kvävefixering, pH, baljväxter, ärter, åkerböna, blåusern, rödklöver,  
vitklöver, kalkning, ympning

## ***Innehåll***

---

<b>INLEDNING .....</b>	<b>3</b>
<b>SYMBIOTISK KVÄVEFIXERING.....</b>	<b>4</b>
<b>METODER FÖR ATT BEDÖMA KVÄVEFIXERINGEN.....</b>	<b>6</b>
<b>PÅVERKAN &amp; MEKANISMER .....</b>	<b>7</b>
De olika verkningssätten vid låga pH-värden .....	7
Effekt av låga pH-värden på de olika organismerna .....	9
Effekt av låga pH-värden på de olika stegen i symbiosen .....	11
<b>OLIKA GRÖDORS KÄNSLIGHET FÖR LÅGA PH-VÄRDEN....</b>	<b>12</b>
Ärt.....	13
Åkerböna .....	14
Klöver .....	14
Blålusern.....	17
<b>ÅTGÄRDER FÖR BÄTTRE KVÄVEFIXERING .....</b>	<b>18</b>
Kalkning .....	18
Kalkpelletering.....	18
Förädling av <i>Rhizobium</i> -stammar .....	18
Ympning .....	19
Övrigt.....	19
<b>SLUTSATSER .....</b>	<b>20</b>
<b>ERKÄNNANDE.....</b>	<b>20</b>
<b>REFERENSER .....</b>	<b>21</b>
Muntlig kommunikation.....	24

## ***Inledning***

---

Baljväxter har förmåga att i symbios med marklevande baljväxtbakterier tillgodogöra sig kvävgas från luften. Detta är betydelsefullt i ett jordbruk där man inte har tillgång till eller vill hushålla med handelsgödsel. Att binda luftkväve i växttillgänglig form är energikrävande, vare sig det sker i växt/bakteriesymbios eller i handelsgödselfabriker. För ett kg kväve producerat i fabrik förbrukas ett kg olja (T. Kjellquist, pers.medd., 2001). När kvävefixering sker i växten utnyttjas solenergi eftersom energin till fixeringen då kommer via växtens fotosyntes.

Det kväve som fixerats i växten används i första hand av växten själv. Det kan också utnyttjas för att försörja icke-fixerande grödor med kväve. Skörderester och rötter kan ge ett tillskott till efterföljande grödor. En kvävefixerande gröda kan också odlas som grüngödsling och i sin helhet återföras till jorden för att gödsla kommande grödor. I samodlade grödor förekommer också att fixerat kväve förs över till en icke-fixerande art under samma odlingsår.

Kvävefixering är liksom andra biologiska samspel en känslig process. Det finns många faktorer i värdväxtens och bakteriens miljö som kan störa symbiosen och därmed fixeringen. Markens pH-värde är en av dessa. Lågt pH-värde har länge ansetts kunna vara negativt för kvävefixering.

De pH-värden som rekommenderas för svenska jordar är 6,5 för lerjordar och 6,0 för lätta jordar (Jordbruksverket, 2000), eller enligt ODALs rekommendationer 6,2–6,7 (Andersson, 2001). Vid hög mullhalt bör man även väga in aluminiumhalt eftersom sådana jordar kräver stora kalkmängder och kalkning till ett visst pH kan vara mycket kostsamt (Jordbruksverket, 2000; K. Gustavsson, pers.medd., 2001). Mängden lösligt aluminium bör inte överstiga 20 kg/ha i matjordslagret (Jordbruksverket, 2000). Eriksson et al. (1997) har karterat svenska jordar och funnit att pH-värdet i medeltal är 6,3. 29% av jordarna har ett pH-värde under 6,0 och 6% ligger under pH 5,5. Det förekommer pH-värden ner till 4,2. De lägsta pH-värdena finns längs västkusten, på sydsvenska höglandet, i Bergslagen och längs norrlandskusten. De hänger ofta samman med grovkorniga jordar, hög nederbörd och hög mullhalt.

Denna litteraturstudie syftar till att samla forskningsresultat som visar hur symbiotisk kvävefixering påverkas av låga pH-värden i marken. Studien behandlar mekanismer, känslighet hos olika grödor samt möjliga åtgärder. Studien fokuserar på de vanligaste baljväxtarterna i svenskt jordbruk; rödklöver, vitklöver, blålusern, ärt och åkerböna.

## Symbiotisk kvävefixering

Fenomenet kvävefixering upptäcktes i mitten av 1800-talet av Liebig. Hellriegel och Wilfahrt klargjorde 1886 att det är bakterier i rotknölnarna som kan fixera luftkväve (Mengel, 1994). Baljväxtbakterierna har förmåga att i symbios med en värdväxt fånga upp luftens kvävgas och omvandla den till växttillgänglig form (ammonium). Symbiosen består i att växten kan erbjuda bakterien energi i utbyte mot ammonium. Fixeringsreaktionen kräver enzymet nitrogenas som katalysator. Nitrogenas innehåller molybden och järn som viktiga beståndsdelar (Sprent & Sprent, 1990).

Det finns ett antal bakteriearter som bildar kvävefixerande symbioser. Bakterier från släktet *Rhizobium* bildar symbios med våra vanliga svenska odlade baljväxter. Några olika arter är aktuella, men samma art kan i några fall bilda symbios med flera baljväxtarter (tabell 1). I äldre nomenklatur benämns ibland *R. leguminosarum* bv. *trifolii*, bv. *viceae* respektive bv. *phaseoli* som *R. trifolii*, *R. leguminosarum* och *R. phaseoli* (Sprent & Sprent, 1990). Av *Rhizobium*-arterna finns olika stammar med olika egenskaper, både naturligt utvecklade och framtagna genom urval i förädling. Dessa kan ha olika egenskaper i form av t.ex. tolerans för olika miljöfaktorer, kvävefixeringsförmåga samt konkurrensförmåga mot andra stammar av egen eller annan art.

Tabell 1. Baljväxter och deras *Rhizobium*-bakterier

Baljväxt	Bakterie
Klöver ( <i>Trifolium</i> spp.)	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>trifolii</i>
Ärt ( <i>Pisum sativum</i> ), åkerböna ( <i>Vicia faba</i> ) och vicker ( <i>Vicia</i> spp.)	<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>viceae</i>
Lusern ( <i>Medicago</i> spp.) och vädpling ( <i>Melilotus</i> spp.)	<i>R. meliloti</i>
Brun böna ( <i>Phaseolus vulgaris</i> )	<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>phaseoli</i>
Sojaböna ( <i>Glycine max</i> )	<i>R. japonicum</i>
Lupin ( <i>Lupinus</i> spp.)	<i>R. lupini</i>
Getärt ( <i>Galega orientalis</i> )	<i>R. galegae</i>
Käringtand ( <i>Lotus corniculatus</i> )	<i>R. loti</i>

Vägen från frilevande växt och bakterie till en symbios som ger växten fixerat luftkväve är komplicerad och har många steg. Växten utvecklar i samspel med bakterien rotknölar (noduler) där bakterien lever och verkar (figur 1). Men för att detta ska ske måste det finnas rätt bakterier i tillräcklig mängd, det ska ske en kontakt mellan växt och bakterie, rotknölar ska bildas och de ska upprätthållas. Processen är alltså en ömsesidig påverkan mellan växt och bakterie som startar redan när bakterien finns i växtens närhet.

De viktigaste stegen i symbiosutvecklingen är följande (Munns, 1968; Sprent & Sprent, 1990):

1. **Bakterieförökning och kolonisation.** Bakterien lever utan värdväxt saprofyiskt i marken och dess överlevnad kan påverkas av miljöfaktorer. Olika igenkänningsmekanismer, t.ex. exudat från växtens rötter, föregår kontakten mellan växt och bakterie (Howieson & Ewing, 1986).
2. **Rothårsutveckling och infektion.** Växtens rothår delas och förgrenas. Bakterier fäster på dessa och infektionstrådar går in i rothåren. Rotens ålder har betydelse för om infektion ska ske (Munns, 1970).
3. **Rotknölbildning.** Nodulmeristem bildas och en knöl utvecklas på växtens rot. De infekterade cellerna innehåller leghemoglobin (rödfärgat) som har betydelse för bakteriernas andning.
4. **Bakterieförökning.** Bakterier avges från infektionstrådarna, uppförkas och förstoras till s.k. bakteroider. Samtidigt bildas nitrogenas och andra enzymer för fixeringen (Mengel, 1994).
5. **Kvävefixering.** Fixeringsprocessen startar och rotknölna upprätthålls.



Figur 1. Vitklöver med rotknölar (foto: Bodil Frankow-Lindberg).

## **Metoder för att bedöma kvävefixeringen**

Olika metoder kan användas för att bedöma hur bra kvävefixeringen fungerar och vad som kan vara begränsande faktorer. Att man använt olika metoder och även ibland bedömt dem olika kan dock vara ett problem när det gäller att bedöma och jämföra olika studier.

Mängd fixerat kväve kan mätas med acetylenreduktionsmetoden (som visar på enzymaktiviteten), <sup>15</sup>N-isotopmetoder (som utnyttjar att två kväveisotoper förekommer i olika mängd i mark och i luft) samt med differensmetoden (som jämför kväveskörd av fixerande med icke-fixerande gröda).

Rotknölna kan studeras på olika sätt. Antal och vikt har ofta mätts, men måttet kan vara dåligt korrelerat med kvävefixering (Quigley et al., 1997; Munns et al., 1977). Knöldatalet kan nämligen minska till en viss gräns utan att detta påverkar mängden biomassa av baljväxten. Eventuellt kompenseras ett mindre antal med en större vikt per knöl (Evans et al., 1990). Röda rotknölar indikerar aktiv fixering och vita att fixeringen ej fungerar (Burton, 1972).

Skördeökning och ökad kväveskörd kan vara indirekta mått på att man lyckats förbättra kvävefixeringen. Det finns dock en osäkerhet i dessa mått. T.ex. kan kalkning medföra större kväveminalisering och då vet man inte om skörden ökade på grund av detta eller därför att pH och därmed fixeringen ökade (Rice et al., 1977).

Kvävehalten i värdväxten är ett bättre mått på hur kvävefixeringen fungerar. Störningar i fixeringen leder till låga kvävehalter i växten medan en påverkan på växten i sig gör att tillväxten minskar men kvävehalten förblir hög (Schubert, 1995; Munns et al., 1981).

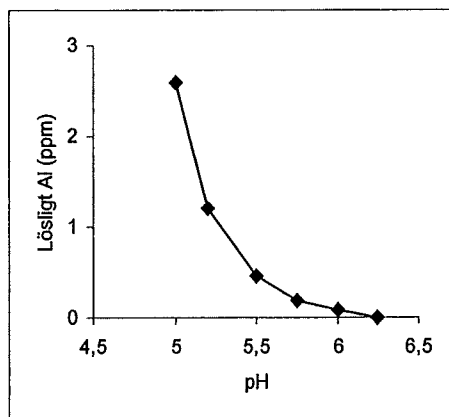
Hur fort bakterierna tillväxer i antal mäts när man vill jämföra olika *Rhizobium*-arter och -stammar. Det finns dock skillnader mellan olika odlingsmedium och mellan tillväxt på laboratorium och i fält. Fast medium i stället för näringslösning kan t.ex. leda till överskattning av tillväxten (Watkin et al., 1997).

## Påverkan & mekanismer

### De olika verkningssätten vid låga pH-värden

Lågt pH är negativt i sig, men indirekta verkningssätt såsom att ämnen frigörs i giftig koncentration eller att det blir brist på växtnäring har också betydelse. Sistnämnda faktorer är en vanligare orsak till växtens negativa respons på lågt pH än vätejonkoncentrationen i sig (Munns, 1965). Faktoreernas inbördes betydelse varierar från jord till jord (Munns, 1986). Det kan vara svårt att hålla isär effekterna av olika mekanismer och analysera vad som är orsak och verkan. Detta kan bero på otillräcklig kunskap vid tidpunkten då undersökningen gjordes men också på komplicerade samspel mellan olika faktorer. Det är t.ex. vanligt att lågt pH, liten kalciumtillgång och hög manganhalt förekommer tillsammans i jordar (Munns et al., 1977). Metoden kan påverka tolkningen av resultaten. Då man studerar pH-tolerans i jord finns risk för förgiftning och växtnärbrikt hos grödan medan det är lättare att kontrollera detta då man gör experiment i näringslösning. Det kan alltså vara svårt att renodla faktorer när man gör försök i fält (Coventry & Evans, 1989).

**Giftverkan av metaller** beror på att lågt pH gör en del ämnen mer lättillgängliga i marklösningen. När det gäller aluminium, mangan och järn är detta negativt för kvävefixeringen (Alexander, 1985). Många forskare anser att aluminium har en större negativ effekt på kvävefixeringen än mangan. Mangan har dock ofta fått skulden eftersom symptomen på manganförgiftning är tydligare än de på aluminiumförgiftning (Helyar & Anderson, 1971).



Figur 2. Lösighet hos aluminium påverkat av pH-värdet (efter Rice, 1982).

Lösligheten hos aluminium avtar starkt vid pH över 5,2–5,3 (figur 2) och hos manganet vid något lägre pH (Hoyt & Nyborg, 1972, Rice, 1975). Aluminium hämmar alltså tillväxt och därmed kvävefixering vid pH under 5,0–5,5 (Foy et al., 1978). Det finns forskare som menar att hämning sker i betydelsefull omfattning först vid pH <5,0 (Bordeleau & Prevost, 1994). Även aluminiumhalten i sig påverkar. Andelen bakteriestammar som kunde tillväxa i antal vid pH 5,5 var i ett försök 100% utan aluminium, 50% vid 5 µM aluminium och inga vid 50 µM aluminium. Aluminiumutbytesreaktionerna i marken är komplexa och det finns en variation mellan jordar, vilket är orsaker till att det utbytbara aluminium som man uppmäter inte säkert kan relateras till aluminiumtolerans (Wood & Cooper, 1985a).

Baljväxter anses vara allmänt känsliga för en hög manganhalt men variationen i tolerans är stor mellan olika arter (Vose & Gareth Jones, 1963; Keyser & Munns, 1979; Munns & Keyser, 1981). Vissa forskare anser att aluminium eller mangan påverkar värdväxten snarare än bakterien (Munns, 1986; Rice et al., 1977). Eftersom aluminium hämmar rottillväxt och rothårsbildning hindrar det knölbildningen indirekt (Wood et al., 1984; Helyar & Anderson, 1971). Där emot påverkas inte fixeringen när rotknölar väl bildats (Taylor et al., 1990). Även ökad mangantillgänglighet kan ge minskande rotknölantaltal och -vikt (Vose & Gareth Jones, 1963). Aluminium kan även hämma baljväxtens biomassatillväxt då det gör fosfor otillgängligt (Hsu, 1965). Flera forskare hävdar att också bakterien påverkas av aluminium, mangan och järn. Dessa ämnen kan nämligen göra att bakterien får svårare att överleva i marken utan värdväxt (saprofytiskt) (Appanna, 1988; Taylor et al., 1990; Wood & Cooper, 1984; Varis, 1983).

**Växtnäringsbrist** kan uppstå eftersom en del mineralnäringsämnen blir mindre tillgängliga vid ett sjunkande pH-värde. Brist på kalcium, fosfor och molybden är vanligast i samband med försämrade kvävefixering, men även magnesium och svavel i för låg mängd kan vara orsak till störning (Schubert, 1995).

Kalcium nämns ofta som viktig för kvävefixeringen. Kalkning verkar positivt genom att höja pH i sig, men kalcium har även funktioner som är oberoende av detta. Vid ett lägre pH medför en ökad halt av kalcium att knölbildningen ändå fungerar, det kan alltså motverka negativa effekter av lågt pH (Holding & Lowe 1971; Rice et al., 1977; Wood et al., 1984; Munns, 1970). Detta kan bero på att pektinas, som är nödvändigt för knölbildningen, kräver kalcium (Munns, 1970). Kalcium gör också att bakterien kan föröka sig vid ett lägre pH (Reeve et al., 1993; Watkin et al., 1997). Mekanismen för hur kalcium skyddar mot vätejoner kan vara att det stabiliserar cellmembranet, skyddar de system cellen har för att ta upp lösta ämnen eller underlättar för cellen att upprätthålla sitt inre pH (Watkin et al., 1997). Kalcium kan även göra att bakterieantalet ökar snabbare (Reeve et al., 1993). Höjd kalciumhalt vid lågt pH kan reducera giftigheten hos mangan (Robson & Loneragan, 1970a).

Den viktigaste negativa effekten av fosforbrist är att detta begränsar värdväxtens biomassatillväxt. Rotknölnarna kräver också mer fosfor än rötter i övrigt (Eaglesham & Ayanaba, 1984). Förökningstakten hos *Rhizobium* kan eventuellt påverkas av fosforbrist (Watkins et al., 1997). Fosfor antas också göra den negativa effekten av giftiga ämnen mindre (Bouton et al., 1981). Molybdenbrist kan vara aktuell som en hämmande faktor för kvävefixering (Munns, 1965).

Magnesiumtillförsel har i försök visats positivt för bakterietillväxten i lågt pH (Yadav & Vyas, 1971).

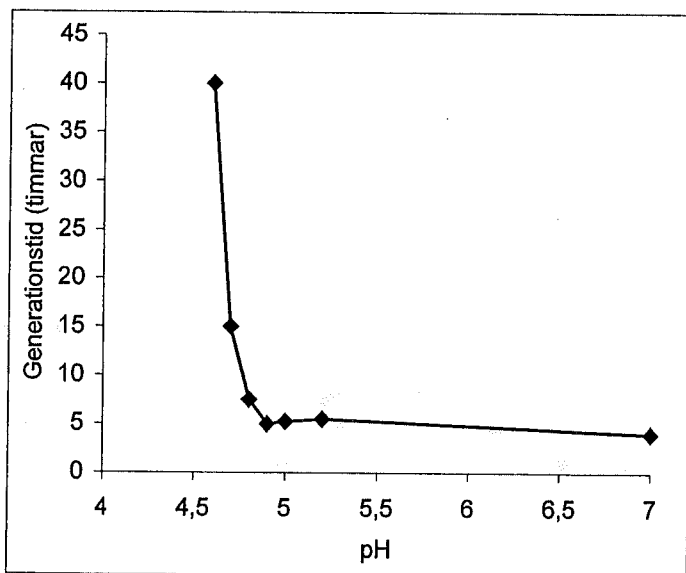
**Hög vätejonkoncentration** kan i sig vara den dominerande negativa faktorn för kvävefixeringen (Mahler & McDole, 1987; Andrews, 1976). Detta kan leda till dålig biomassatillväxt, dålig *Rhizobium*-överlevnad eller ineffektiva rotknölar (Ibekwe et al., 1997b; Mahler & McDole, 1987). Hög vätejonkoncentration kan också försämra växtens förmåga att ta upp växtnäringsämnen. Åkerböna har ett nettoutflöde av vätejoner vid pH >6 och ett nettoinflöde därunder, vilket kan hindra växten från att ta upp vissa näringsämnen (Schubert et al., 1990).

## Effekt av låga pH-värden på de olika organismerna

Lågt pH påverkar värdväxten, symbiosutvecklingen och/eller bakterierna (Lie, 1969; Andrews, 1976; Rice et al., 1977; Munns, 1986). Det är viktigt att veta om det är bakterie eller växt som begränsar kvävefixeringen då man vill bedöma utsikterna för resultat av olika förbättrande åtgärder. Det finns forskare som menar att bakterien generellt är känsligare än växten (Hungria & Vargas, 2000) och att påverkan på bakteriens överlevnad och förmåga att föröka sig i marken är den allvarligaste (A. Mårtensson, pers.medd., 2001). Andra anser att man i många försök att förbättra kvävefixeringen genom att göra bakterien effektivare förbisett att det ofta är faktorer som påverkar värdväxten negativt som är begränsande (Mengel, 1994).

**Bakterien** kan påverkas på två sätt som gör att kvävefixeringen försämras. Dels kan antalet bakterier reduceras så att ingen infektion sker, dels kan villkoren för överlevnad av olika bakteriestammar förändras så att ineffektiva stammar blir dominerande.

Bakteriernas förmåga att tillväxa i antal vid lågt pH minskar stegvis. Ett relativt högt pH kan ge en mild stress och en sakta avtagande tillväxt, vid lägre pH uppstår s.k. syrastress med snabbt avtagande tillväxt, vid ytterligare lägre pH en fas av överlevnad utan tillväxt och därefter död (figur 3) (Watkin et al., 1997). Det krävs alltså ett högre pH för uppförökning (och därmed fixering) än för ren överlevnad (Alexander, 1985). Överlevnad och antalstillväxt hos de mest förekommande rhizobierna påverkas negativt av lågt pH, men det finns en variation i tolerans mellan arter och även mellan olika stammar (Alexander, 1985; Evans et al., 1988). Man har noterat att antalet bakterier per gram jord minskar drastiskt vid pH 6 eller något lägre för både klöver- och lusern-*Rhizobium* (Brockwell et al., 1991; Mårtensson & Witter, 1990b; Ibekwe et al., 1997b). Jordarten kan ha betydelse för hur lågt pH bakterierna tål (Brockwell et al., 1991). På lätta jordar kan bakterierna påverkas negativt vid ett högre pH än det då de påverkas på tyngre jordar (Evans et al., 1993). Låg mullhalt i kombination med lågt pH kan också ge lågt bakterieantal (Coventry et al., 1985). Det finns dock forskare som inte kunnat finna skillnader mellan jordarter (Bryan, 1923a).



Figur 3. Försämrade tillväxt hos *Rhizobium* vid sjunkande pH-värde (efter Watkin et al., 1997).

Bakterien påverkas framförallt av förekomsten av vätejoner i sig (Lie, 1981; Brockwell et al., 1991). Stegen före infektionen är känsliga. När bakterien väl är skyddad inne i nodulen är den inte lika känslig för ett lågt pH i jorden (Mengel, 1994). Låga pH-värden medför få bakterier i jorden eftersom pH påverkar bakteriens förmåga att överleva saprofyiskt (Mårtensson & Witter, 1990a). Ett lågt antal bakterier kan göra att knölbildningen försenas eller uteblir (Brockwell et al., 1988; Mulder & Van Veen, 1960). För att symbios ska utvecklas måste bakterien också kunna växa till en tillräckligt stor population i närvaro av växtroten innan roten hunnit bli för gammal för att infektion ska kunna ske. Lågt pH är i detta sammanhang negativt eftersom det dämpar bakteriepopulationens tillväxthastighet (Munns, 1968).

Ineffektiva populationer kan vara orsak till att fixeringen inte lyckas vid ett lågt pH-värde (Holding & Lowe, 1971). Bakteriernas kvävefixeringsförmåga kan försvinna eller minska som en anpassning i sura jordar (A. Mårtensson, pers.medd., 2001; Holding & Lowe, 1971). Detta beror på att den kvävefixerande förmågan ligger i en plasmid, utanför cellens kärna, och därför lättare förloras (Johnston et al., 1978). Ineffektiva stammar antas utvecklas på grund av förändrat rotexudat vid sjunkande pH (Dughri & Bottomly, 1984) eller som en kombinationseffekt av bakteriastam, värdväxt och miljöfaktorer (Quigley et al., 1997). Låg fixeringseffektivitet kan bero på dålig växtnäringstillgång (Rys & Bonish, 1981; Sherwood & Masterson, 1974). De bakterier som växer bäst vid lågt pH är de minst effektiva på att fixera kväve. Därför kan balansen mellan effektiva och ineffektiva stammar förändras så att mindre effektiva kvävefixerare dominerar vid lågt pH (Richardson & Simpson, 1989). Det kan också vara så att en naturligt förekommande ineffektiv stam är bättre på att infektera värdväxten än vad en ympad men högfixerande stam är (Bouton et al., 1981;

Gemell & Roughley, 1993). Det är dock inte alltid det går att se ett samband mellan fixeringseffektivitet och det pH där bakterien förekommer (Quigley et al., 1997; Wood & Shepherd, 1987).

*Värdväxten* kan påverkas av lågt pH, vilket leder till sämre fixering eftersom växtens efterfrågan på kväve då blir mindre. Då pH-värdet påverkar värdväxten förändras biomassaproduktionen men kvävehalten förblir oförändrad (Schubert, 1995; Munns et al., 1981; Andrews, 1976; Munns et al., 1977). Att växten svarar på kvävegödsling är ett tecken på att symbiosen av något skäl inte kunnat försörja densamma med kväve men att växtens produktion i sig inte störts av pH-värdet (Andrews, 1976). Olika arter såväl som olika sorter av samma värdväxt kan vara olika toleranta mot lågt pH (Howieson & Ewing, 1989). Förutom tolerans som leder till biomassatillväxt vid lågt pH måste växten fungera i symbiosen. Lågt pH kan leda till missformade rötter och rothår vilket kan göra att infektion uteblir (Evans et al., 1980; Mulder & Van Veen, 1960; Mengel, 1994).

### **Effekt av låga pH-värden på de olika stegen i symbiosen**

Kvävefixeringen kan påverkas av stressfaktorer i miljön såväl vid infektion och knölbildning som vid fixeringen i sig (Schubert, 1995). Det kan vara viktigt att veta när i processen som symbiosen är som känsligast för att kunna göra effektiva åtgärder mot dålig fixering. Ett exempel är hur man genom kalkpelleterat frö förbättrat fixeringen eftersom pH-värdet då höjts under den känsliga knölbildningsfasen.

*Infektion* som försenas kan vara en orsak till sämre fixering (Schubert et al., 1990). Igenkänningsmekanismerna som föregår infektionen kan störas av lågt pH (Hungria & Vargas, 2000; Howieson et al., 1992). Växtens förmåga att producera normala rötter och rothår är också betydelsefull för att infektion ska ske (Mengel, 1994). Det kan dock räcka med att rothårens delning och förgrening har påbörjats för att symbiosen inte längre ska störas av ett sjunkande pH. Det är då alltså initieringen av infektionen som är det känsligaste steget (Munns, 1968).

*Rotknölbildningen*, och särskilt i dess tidiga fas, är ett känsligt steg i symbiosutvecklingen. En tillfällig pH-höjning i denna känsliga fas kan räcka för att fixeringen ändå ska fungera. Framförallt har detta noterats hos ärter (Lie, 1969; Evans et al., 1980), medan knölbildningen hos lusern, röd-, och alsikeklöver inte verkar begränsas förrän vid pH-värden då även växtens tillväxt avtar (Bryan, 1923b). Resultatet av det låga pH-värdet kan vara att knölbildningen uteblir, försenas eller att knölnarna blir färre men större (Schubert et al., 1995; Evans et al., 1980; Evans et al., 1995; Munns et al., 1977). För att knölbildning ska ske krävs att en speciell gen i bakterien kommer till uttryck. Hos de stammar som är känsliga för lågt pH sker detta i betydligt lägre grad än hos dem som är toleranta, och detta kan vara en orsak till att knölbildning uteblir (Loi et al., 1993).

*Fixeringsprocessen* i sig och rotknölnarnas förmåga att upprätthålla denna kan störas av ett lågt pH-värde (Lie, 1969). Kalciumbrist eller manganförgiftning kan orsaka störningen i fixeringssteget (Banath et al., 1966; Munns & Fox, 1976; Vose & Gareth Jones, 1963). En störning i detta steg kan visa sig i avta-

gande fixering utan att knöltillväxten påverkas (Banath et al., 1966) eller i att knölnarna blir små, gröna och förlorar sin form (Vose & Gareth Jones, 1963).

## Olika gröders känslighet för låga pH-värden

Baljväxter anses allmänt kräva ett högre pH-värde än vad gräs gör (B. Frankow-Lindberg, pers.medd., 2001; Barber, 1967). Minimi-pH för baljväxter anges till 5,6–6,0 (Mahler & McDole, 1985; Couto, 1982). Generellt rekommenderade pH för odling av olika baljväxter varierar lite mellan olika källor, men ligger inom följande pH-intervall (Andersson, 2001; Weidow, 2000; Fogelfors, 2001):

- 6,0–7,0 till ärter och klöver,
- 6,5–8,0 till åkerböna och
- 6,5–7,5 till blåusern.

Dessa rekommendationer bygger på en samlad bedömning av odlingen. En precisering med utgångspunkt från kvävefixering, och de exakta pH-värden där denna påverkas redovisas i tabell 2. Skillnaderna i tolerans mot lågt pH hos olika baljväxter anses relativt stora (Andrews, 1976; Munns, 1986). Några exempel från baljväxtodling i Sverige är att lupin anses tåla lågt pH (Tang & Thomson, 1996) och att klöver generellt är tåligare för lågt pH än vad blåusern är (Rice et al., 1977; Bryan, 1923b).

Tabell 2. pH för avtagande och upphörande kvävefixering samt baljväxtbakteriedöd för olika grödor

Gröda	Kvävefixering avtar	Kvävefixering upphör	Bakterien dör
Ärt ( <i>Pisum sativum</i> )	5,5–6,0 <sup>1,2,3,4,5,6,7</sup>	4–5 <sup>1,6,5,8</sup>	3,5–5,1 <sup>2,9</sup>
Åkerböna ( <i>Vicia faba</i> )	5,4–6 <sup>1,7,10,11,12</sup>	*	3,5–6,0 <sup>2,9,12</sup>
Rödsklöver ( <i>Trifolium pratense</i> )	6 <sup>13,14</sup>	5 <sup>13,14,15</sup>	4,0–4,5 <sup>16</sup>
Vitklöver ( <i>Trifolium repens</i> )	5–6 <sup>17,18,19,20</sup>	4,5–5,2 <sup>13,17,21,22</sup>	ca 4,0 <sup>19</sup>
Blåusern ( <i>Medicago sativa</i> )	6–6,2 <sup>14,18,21,23,24,25</sup>	4,5–5 <sup>13,21,25,26</sup>	5–5,3 <sup>2,27</sup>

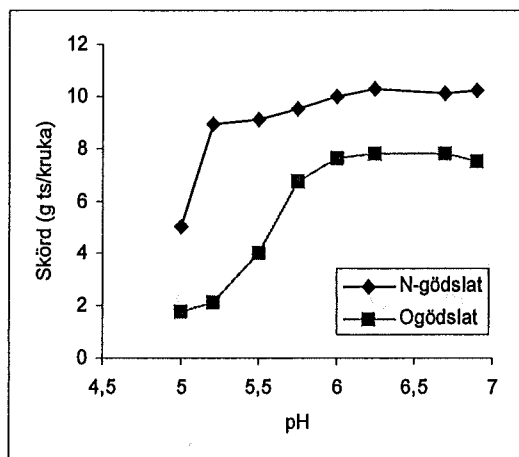
\* uppgift saknas

1. Tang & Thomson, (1996)
2. Yadav & Varis (1971)
3. Mahoney (1982)
4. Mahler & McDole (1987)
5. Lie (1969)
6. Evans et al. (1980)
7. Sparrow et al. (1995)
8. Lie (1971)
9. Engvild (1989)

1. Schubert et al. (1995)
2. Jessop & Mahoney (1982)
3. Carter et al. (1995)
4. Jensen (1942)
5. Bryan (1923b)
6. Mulder & Van Veen (1960)
7. Wright & Zeto (1990)
8. Jarvis (1984)
9. Munns et al. (1977)

14. Wood & Shepherd (1987)
15. Mulder et al. (1966)
16. Andrews (1976)
17. Ibekwe et al. (1996)
18. Rice (1975)
19. Rice et al. (1977)
20. Munns (1968)
21. Bryan (1923a)
22. Lowendorf & Alexander (1983)

Mönstret för hur pH påverkar biomassatillväxten är likartat hos de flesta baljväxter i ögödsilat tillstånd (figur 4). Nära pH 7 är avkastningen relativt konstant. Vid en brytpunkt sjunker sedan produktionen, ofta linjärt med sjunkande pH-värde. Fixeringen har börjat att fungera dåligt. Vid ett ännu lägre pH-värde nås en punkt då fixeringen inte fungerar alls och värdväxtens biomassaproduktion blir då mycket låg (tabell 2).



Figur 4. Biomassaproduktion hos blålusern vid sjunkande pH-värde (efter Rice, 1982)

## Ärt

Optimum för fixerande ärt samt dess rhizobier anses vara pH 6,0–8,0 (Tang & Thomson, 1996; Yadav & Varis, 1971) eller t.o.m. något högre, 7,0–8,0 (Jessop och Mahoney, 1982; Engvild, 1989). Under pH 6,0 avtar sålunda tillväxten (Jessop & Mahoney, 1982). Brytpunkten då tillväxten började försämrats befunns vara vid pH 5,52 när i ett stort antal försök i utförda Idaho, USA, sammanställdes (Mahler & McDole, 1987). Denna plötsliga försämring i närheten av pH 5,5 bekräftas av flera forskare (Lie, 1969; Evans et al., 1980; Sparrow et al., 1995). Biomassaproduktionen minskar ofta kraftigt; den halverades t.ex. i en studie när pH-värdet föll från 6 till 4 (Tang & Thomson, 1996) och i en annan från pH 5,5–4,9 (Mahler & McDole 1987). Det finns även avvikande försök som visar att redan ett högre pH-värde (6,6) kan vara begränsande för fixeringen eller bakterieöverlevnaden (Evans et al., 1980; Engvild, 1989). Antalet rotknölar på plantorna avtar någonstans mellan pH 5,0 och 5,6 (Evans et al., 1980; Tang & Thomson, 1996; Sparrow et al., 1995) och knölbildningen upphör mellan pH 4 och 5 (Evans et al., 1980; Lie, 1969; Lie 1971; Tang & Thomson, 1996). Denna relativt stora spridning i resultat kan bero på att olika ärtsorter kan ha använts i olika undersökningar eller att andra markfaktorer än pH har påverkat. Liknande gäller antagligen för rhizobierna, där lägsta pH för överlevnad har sagts vara mellan 3,5 och 5 (Yadav & Varis, 1971; Engvild, 1989). Långsammare antalstillväxt för *R. leguminosarum* bv. *viceae* under pH 5,1 har rapporterats (Evans et al., 1980).

Samstämmighet råder om att det inte är ärtens biomassatillväxt som begränsar fixeringen utan oftast bakterien eller symbiosen (Lie, 1969; Mulder et al., 1966). Detta visas av att kvävegödslade ärter kan växa bra vid betydligt lägre pH-värden än vad ogödslade gör (ner till pH 4,0 har förekommit), och av att växtens kvävehalt minskar först vid lägre pH vilket tyder på störd fixering (Lie, 1969; Lie, 1971; Tang & Thomson, 1996). Knölbildningen, särskilt i dess tidiga fas, anses av vissa vara känsligast för lågt pH (Lie, 1971; Lie, 1969; Evans et al., 1980).

Ympning är en åtgärd för bättre kvävefixering då pH är lågt. I ärtodling har ympning rekommenderats på jordar där grödan aldrig tidigare har odlats, där pH är lägre än 4,5 eller vid lågt pH i kombination med en lätt jord. Däremot finns bakterierna kvar där ärter odlats tidigare och pH-värdet är gynnsamt. Ympning ger då ingen effekt (Evans et al., 1993).

## Akerböna

En kvävefixerande åkerböna växer bäst vid ett pH-värde större än 6. Under ca pH 6 avtar tillväxten eller fixeringsaktiviteten linjärt. (Schubert et al., 1990; Jessop & Mahoney, 1982; Tang & Thomson, 1996). Mellan pH 6 och 4,7 minskade biomassaproduktionen med 50% (Schubert et al., 1990). Andra har sett tillväxten börjar minska först vid ett lägre pH, 5,0–5,4 (Sparrow et al., 1995). Ett högre optimalt pH (8,0) finns också angivet i litteraturen (Jessop & Mahoney, 1982).

Hos åkerböna kan plantans tillväxt begränsa fixeringen. Tillväxten blir sämre vid pH 6 och därunder, men kvävehalten minskar inte förrän under pH 5, vilket visar att det är vid detta pH som fixeringen avtar (Tang & Thomson, 1996; Schubert et al., 1990). Det finns dock tecken på att också själva symbiosen kan vara begränsande. I ett försök försämrades biomassatillväxten under pH 6 då åkerbönan var beroende av kvävefixeringen, medan biomassatillväxten var oförändrad ner till pH 5 då kväve tillfördes genom gödsling (Tang & Thomson, 1996).

Orsaken till en negativ effekt av ett lågt pH-värde kan vara vätejonerna i sig. Vid pH under 5,0 kan mangan- och aluminiumtoxicitet samt näringsbrist också ha betydelse. Effekten kan visa sig på knölbildningen, vilken kan försenas (Schubert et al., 1990). Även bakteriernas antalstillväxt kan fördröjas så att optimalt antal aldrig uppnås (Mengel & Schubert, 1988). Redan vid pH 6 eller lägre kan bakteriernas överlevnad och uppförkning utan värdväxt vara dålig (Carter et al., 1995).

Odling av åkerböna gör att pH i marken sjunker (detta gäller även i olika utsträckning för övriga baljväxter). Då pH-värdet ligger på gränsen för vad bakterie eller värdväxt tål och jorden har låg buffringsförmåga kan det lokalt bli så lågt pH att det skadar symbiosen (Schubert et al., 1990).

## Klöver

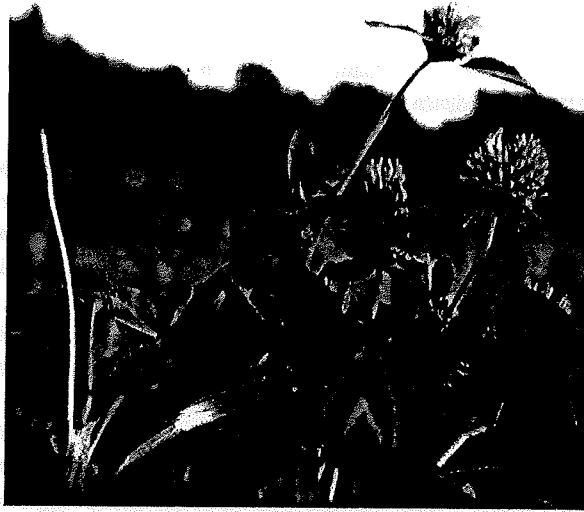
Olika klöverarter; rödklöver (figur 5), vitklöver, alsikeklöver m.fl. (släktet *Trifolium*), bildar symbios med samma *Rhizobium*-art och reagerar därför likartat på ett lågt pH med avseende på bakterien. När det gäller mekanismer som inte bara har att göra med bakterien finns det dock skillnader mellan arterna.

Fixerande rödklöver har en maximal biomassatillväxt och knölbildning mellan pH 6 och 8 (Mulder & Van Veen, 1960; Bryan, 1923b). Vid pH 5,0 eller något lägre upphör knölbildningen (Jensen, 1942; Bryan, 1923a; Mulder & Van Veen, 1960). Det finns dock också rapporterat att rödklöver hade samma knölantal och biomassatillväxt ner till pH 4,5 (Jensen, 1942) eller att det inte gick

att se något samband mellan avkastning och pH-värde (Rice et al., 1977). Påverkan av kalciumbrist på rödklövers tolerans för lågt pH har föreslagits av vissa forskare, men detta motsägs av andra (Mulder & Van Veen, 1960). Troligen påverkar aluminium och mangan (Rice et al., 1977). Alsikeklöver verkar något tolerantare än rödklöver för ett lågt pH-värde (Bryan, 1923b).

Vitklöver fortsätter att fixera kväve ner till relativt låga pH-värden. Det är svårt att hitta tydliga gränser för när pH-värdet påverkar fixeringen negativt hos vitklöver. Detta kan bero på att vitklöver är känslig för aluminium och att halten av detta ämne varierat mellan olika studier. Biomassaproduktionen minskade med 20-50% i intervallet pH 6 till 4 (Jarvis, 1984; Munns et al., 1977). Minskningen i avkastning kan åtföljas av en sjunkande kvävehalt i plantan vilket då indikerar en störd fixering i sig. Andra forskare har påvisat bra tillväxt ända ner till runt pH 5 (Wood och Shepherd, 1987; Mulder et al., 1966; Jarvis, 1984). Knölbildning, och fixering avtar kraftigt eller upphör i intervallet pH 4,5-5,2 (Andrews, 1976; Ibekwe et al., 1997b; Jarvis, 1984; Jensen, 1942). Tillgängligt aluminium i giftiga mängder nämns ofta som en orsak till dålig fixering hos vitklöver. Flera studier har gjorts för att utreda detta samband. Påverkan av aluminium kan finnas redan mellan pH 5 och 6. Under pH 5 är det vätejonerna i sig som påverkar negativt (Wood et al., 1984; Wood och Cooper, 1985a). I låga koncentrationer av aluminium förekommer knölbildning och bakterietillväxt ner till pH 4,5-4,7. Vid högre aluminiumhalt (50  $\mu\text{M}$ ) kan dessa processer hämmas redan vid pH 5,5 (Wood & Shepherd, 1987; Wood et al 1984). Även kalcium kan ha inverkan när det gäller att justera kritiska pH-värden uppåt och nedåt. Kalciumbrist kan ge sänkta skördar i intervallet pH 4,5-6,0, men verkar ha störst betydelse mellan pH 4,5 och 5 (Wood et al., 1984; Andrews, 1976). Möjligen beror den positiva effekten av kalcium på att negativa effekter av aluminium hindras. Mangan sägs inte ha någon stor betydelse för vitklövers kvävefixering vid lågt ett pH-värde (Wood et al., 1984).

Bakterieantalet i påverkas inte vid pH-värden i intervallet 5-7. Under pH 5 kan antalet avta drastiskt. Fixeringen kan då avta på grund av ett för lågt bakterieantal (Mulder & Van Veen, 1960; Jensen, 1942; Jensen, 1969; Rice et al., 1977; Watkin et al., 1997; Mårtensson & Witter, 1990b). Bakterier som har isolerats från vitklöverodlingar tenderar att tåla något lägre pH än de som har isolerats från andra *Trifolium*-arter. Antalstillväxten av dessa kan vara bra ner till mellan pH 4,5 och 5,0 för att därefter avta (Wood och Shepherd, 1987). Fixeringsaktiviteten kan dock vara sämre hos de bakteriestammar som tål lägre pH-värden (Ibekwe et al., 1997b). *R. leguminosarum* bv. *trifolii* är känd för att överleva mycket länge i jorden även utan värdväxt (Mårtensson & Witter, 1990b).



**Figur 5. Rödklöver.**

## Blålusern

Vid pH 6 finns en brytpunkt då avkastning, kvävefixering, rhizobieantal och knölantantal minskar, oftast linjärt med sjunkande pH (Rice, 1975; Rice et al., 1977; Andrews, 1976; Munns et al., 1977; Bryan, 1923a; Munns, 1968). I ett försök minskade avkastningen med 50% från pH 6,0 till 5,5 och med 75% från 6,0 till 5,0 (Rice, 1975). Det finns också studier där man funnit en brytpunkt vid något lägre pH-värde (Sparrow et al., 1995). Knölbildning och kvävefixering upphörde i vissa försök vid pH 4,5 (Andrews, 1976; Munns, 1968) och i andra försök vid ett något högre pH, runt 5 (Bryan, 1923b; Jensen, 1942). Detta medförde att avkastningen blev mycket dålig (15-30% av maximal avkastning vid runt pH 4,5) (Munns et al., 1977; Rice et al., 1977) eller obefintlig vid dessa pH-värden (Andrews, 1976).

Bland rhizobiearterna är *R. meliloti* särskilt känslig för låga pH-värden (Munns & Keyser, 1981). Redan vid pH 6,0–6,5 hämmas bakterietillväxten (Reeve et al., 1993; Yadav & Varis, 1971; Koopman et al., 1995). Olika pH-värden har angetts som lägsta för bakterieöverlevnad; pH 4,4 (Munns, 1968), pH 5 (Yadav & Varis, 1971) eller pH 6,0 (Date, 1970). Det finns alltså olika tolerans hos olika stammar. Även ineffektiva populationer kan göra att fixeringen inte lyckas (Holding & Lowe, 1971).

Det kan finnas flera orsaker till dålig blålusertillväxt vid ett lågt pH-värde: hämmad rottillväxt, aluminiumförgiftning som leder till rothämning (Rechcigl et al., 1987), reducerad kvävefixering (Munns 1965) och kalciumbrist (Munns, 1970). Flera studier tyder på att det inte är störd biomassatillväxt hos plantan som i sig begränsar kvävefixeringen. En kvävegödslad blåluserngröda kan växa bra ner till pH 4,5 eller ännu lägre om ämnen i toxisk halt inte förekommer (Andrews, 1976; Munns, 1965). Kvävehalten i en fixerande gröda kan däremot sjunka redan vid pH strax över 6 vilket visar att det är symbiosen som påverkas negativt av ett sjunkande pH (Munns et al., 1977). Men det finns också forskare som hävdar att det är både plantan i sig och bakteriens tillväxt som hämmar fixeringen vid låga pH (Koopman et al., 1995). Blålusern svarade på kvävegödsling vid pH 5,5–6,0 men inte vid pH runt 5, vilket tyder på att plantans tillväxt då hade begränsats (Munns, 1965). När knölna väl var etablerade kunde blålusern fixera kväve vid pH 4,5–4,8 (Jensen, 1947).

Även kalcium, fosfor, aluminium och mangan har betydelse för pH-toleransen. Mellan pH 4,8 och 5,6 kunde kalciumtillskott ge bättre nodulering (Munns, 1970; Andrews, 1976). Bakterien kunde också växa bättre då kalciumtillgången var god (Reeve et al., 1993). Blålusern har visat sig vara känsligare för aluminium än vad vitklöver är. Kalkningsrespons kan ofta bero på att halten av tillgängligt aluminium och mangan minskar (Helyar & Anderson, 1971; Hoyt & Nyborg, 1972).

## **Åtgärder för bättre kvävefixering**

### **Kalkning**

Kalkning åtgärdar brist- och giftverkan eftersom det höjer pH-värdet och tillgängligheten av olika ämnen därmed förändras (Rice, 1975; Mahler & McDole, 1985). Kalkningseffekten visar sig i större avkastning (Koopman et al., 1995; Mahler & McDole, 1985). Orsaken verkar ofta vara att bakteriernas tillväxt gynnas (Rice, 1975) eller att effektiva fixerare gynnas framför ineffektiva. Effektiva stammar kan finnas i sur jord och komma till uttryck då pH höjs. Troligen överlever dessa stammar där pH lokalt är högre (Koopman et al., 1995; Ibekwe et al., 1997a; Richardson & Simpson, 1988). Dock kan månader eller år av odling krävas innan den effektivare populationen uppnått ett tillräckligt stort antal (Ibekwe et al., 1997b). Kanske är ympning i stor mängd en lösning i sådana fall. Det kan också krävas odling av en värdväxt för att uppförökning av bakterien ska ske efter kalkning (Mulder & Van Veen, 1960).

Mängden tillgängligt aluminium kan vara en bättre indikation på kalkbehov för vitklöver än vad pH-värdet är (Kamprath, 1970; Wood & Cooper, 1985b). Kalkning ger inte alltid effekt på vitklöver eftersom marken fortfarande kan innehålla stora mängder utbytbar aluminium (Wood et al., 1984). Även rödklöver påverkas av tillgängligt aluminium samt mangan varför dessa också bör mätas för att bedöma kalkningsbehovet (Rice et al., 1977).

### **Kalkpelletering**

Att pelletera fröet med kalk kan förbättra kvävefixeringen om pH-värdet är lågt (Lowther, 1980). Närmast plantan blir då pH-värdet så högt att knölbildningen kommer till stånd, och när sedan pH-värdet sjunker är symbiosen väletablerad och i fixeringsfasen, vilken inte är lika pH-känslig (Lie, 1969). Pelletering kan också ge ett nödvändigt kalciumtillskott. En tillfällig höjning av halten kan räcka för att symbiosen ska fungera (Munns, 1970). Kalkpelletering kan medföra att ympade bakterier i högre utsträckning överlever på fröet. Metoden används (1980) i stor utsträckning på Nya Zeeland. Olika metoder för pelletering (formulering och täckmaterial) kan vara orsak till att metoden lyckas olika väl (Lowther, 1980).

### **Förädling av *Rhizobium*-stammar**

Det finns många exempel på hur man genom urval fått fram bakteriestammar som är mer toleranta mot ett lågt pH-värde (Rice & Olsen, 1988; Howieson et al., 1988; Loi et al., 1993; Vargas & Graham, 1988). I blåusern har stammar tåliga för lågt pH varit framgångsrika kvävefixerare, men det har krävts att de ympats i större mängd än vad som vanligtvis praktiserats (Rice, 1982). Variationen i tålighet hos stammar av samma *Rhizobium* kan vara en hel pH-enhet, vilket indikerar förädlingsmöjligheter (Graham & Parker, 1964; Munns, 1965).

Det kan dock vara problematiskt att selektera bakteriestammar. Det är inte säkert att en stam från en sur jord är mest tolerant och samtidigt både en effektiv fixerare och konkurrenskraftig mot andra stammar (Wood & Shepherd, 1987; Richardson & Simpson, 1989, Loi et al., 1993; Carter et al., 1995). Korrelationen mellan stammar tåliga för medium med lågt pH och lågt pH i fältförhållanden har också visat sig vara svag (Reeve et al., 1993). Den svaga korrelationen mellan tolerans för lågt pH i laboratorium och tålighet i fält skulle kunna bero på att toleransen är fenotypisk (den ligger inte i det genetiska material som ärvs vidare utan är miljöpåverkad). Konkurrenten med *Rhizobier* och andra mikroorganismer kan också vara betydelsefull (Reeve et al., 1993). En annan förklaring skulle kunna vara lokala variationer i aluminiumhalt och pH-värde i marken, vilka inte visar sig i analyser av större jordprov (Wood & Cooper, 1985a). Eftersom överlevnaden hos *R. meliloti* är särskilt svag vid lågt pH har det rekommenderats att lägga förädlingsinsatser på att förbättra densamma (Rice et al., 1977).

## Ympning

Ympning kan tillföra bakterier som helt saknas, men kan också medföra att bakterietätheten i marken blir tillräckligt hög för att en symbios ska kunna etableras. Vid låga pH-värden krävs det ofta högre antal bakterier per jordvolym. Ympning är en del av lösningen (Glenn & Dilworth, 1990). Ympning kan vara ett alternativ (Mulder & Van Veen, 1960) eller ett nödvändigt komplement till kalkning (Rice, 1975).

Även ympningsmetoden måste anpassas när pH-värdet är lägre än optimalt. Om den ympade populationen inte är tillräckligt stor hinner den inte tillväxa fort nog i rotens närhet för att inokulering ska kunna ske (Munns, 1968). Ökad ympmängd kan också göra att ineffektiva stammar konkurreras ut. Att öka dosen bakterier som ympas kan alltså ge en bättre fixering (Staley & Voight, 2000; Rice, 1975; Alexander, 1985). Fyra gånger större ympmängd än normalt krävdes för att ge ökad avkastning av blålusern (Rice & Olsen, 1983). Mer ymp hjälper dock inte alltid (Lie, 1971). Det är viktigt att ha en lämplig metod för att fästa bakterien vid fröet. Detta kan ha stor betydelse för bakteriens överlevnad vid ett ogynnsamt pH-värde. Funktionen är både att mer bakterier finns kvar på fröet och att fler förblir levande (Rice & Olsen, 1983).

## Övrigt

Att odla tåliga kvävefixerande arter är ett sätt att utnyttja jordar med låga pH-värden utan att andra åtgärder krävs. Lupin är en art som växer bäst i pH lägre än 6 (Tang & Thomson, 1996). Fosforgödsling kan medföra minskad aluminiumtoxicitet (Munns, 1965; Bouton et al., 1981). Man har också funnit att träaska har gynnat kvävefixeringen (Varis, 1983).

## ***Slutsatser***

---

- Kvävefixeringen hos baljväxter påverkas negativt vid pH under 5–6.
- Känsligheten för lågt pH hos vanliga baljväxter i Sverige kan sägas minska i ordningen blålusern > rödklöver > åkerböna = ärt > vitklöver, men skillnaderna är relativt små
- Orsaken till negativ effekt av lågt pH är framförallt att lösligheten hos ämnen i marken förändras och ger gift- eller bristverkan. Påverkan på baljväxtbakterien har ofta störst betydelse.
- Det finns lösningar på problemet. Kalkning ger högre pH-värde. Bakterieförädling är möjlig men det finns svårigheter. Bakterieympning i stor mängd kan kompensera för ett lågt pH. Lupin är tolerant mot låga pH-värden.

## ***Erkännande***

---

Studien har finansierats av Birka Energi och Svenska Lantmännen. Ett antal forskare vid SLU har gett värdefulla kommentarer på innehåll och utformning av rapporten.

## Referenser

---

- Alexander, M. (1985). Ecological constraints on nitrogen fixation in agricultural ecosystems. *Advances in Microbiological Ecology* 8, 163-183.
- Andersson, C. (red.) (2001). Växtodlarens när vad hur, Norrköping: ODAL.
- Andrews, C. S. (1976). Effect of calcium, pH and nitrogen on the growth and chemical composition of some tropical and temperate pasture legumes I. Nodulation and growth. *Australian Journal of Agricultural Research* 27, 611-623.
- Appanna, V. D. (1988). A comparative study of expolysaccharide synthesis in *Rhizobium meliloti* JJ-1 exposed to aluminium and iron. *Microbios* 55, 33-39.
- Banath, C. L., Greenwood, E. A. N. och Loneragan, J. F. (1966). Effect of calcium deficiency on symbiotic nitrogen fixation. *Plant physiology* 41, 760-763.
- Barber, S. A. (1967). Liming materials and practices. I: *Soil acidity and liming*, (red. R. W. Pearson). Madison, USA: Amer. Soc. Agron. Inc.
- Bordeleau, L. M. och Prevost, D. (1994). Nodulation and nitrogen fixation in extreme environments. *Plant and Soil* 161, 115-125.
- Bouton, J. H., Sumner, M. E. och Giddens, J. E. (1981). Alfalfa, *Medicago sativa* L., in highly weathered, acid soils, 2: yield and acetylene reduction of a plant germplasm and *Rhizobium meliloti* inoculum selected for tolerance to acid soil. *Plant and Soil* 60, 205-211.
- Brockwell, J., Holliday, R. A. och Pilka, A. (1988). Evaluation of the symbiotic nitrogen fixation potential of soils by direct microbiological means. *Plant and Soil* 108, 163-170.
- Brockwell, J., Pilka, A. och Holliday, R. A. (1991). Soil pH is a major determinant of the numbers of naturally occurring *Rhizobium meliloti* in non-cultivated soils of New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 31, 211-219.
- Bryan, O. C. (1923a). Effect of acid soils on nodule-forming bacteria. *Soil science* 15, 37-40.
- Bryan, O. C. (1923b). Effect of reaction on growth, nodule formation, and calcium content of alfalfa, alsike clover and red clover. *Soil science* 15, 23-35.
- Burton. (1972). Nodulation and symbiotic nitrogen fixation. I: *Alfalfa Science and technology*, (red. C. H. Hanson), s. 229-246. Madison, USA: Amer. Soc. Agron. Inc.
- Carter, J. M., Tieman, J. S. och Gibson, A. H. (1995). Competitiveness and persistence of strains of rhizobia for faba bean in acid and alkaline soils. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 617-623.
- Couto, W. (1982). Soil pH and plant productivity. I: *CRC handbook of agricultural productivity. Volume 1. Plant productivity*, (red. M. Rechigl, Jr.), s. 468. Boca Raton, Florida, USA: CRC Press Inc.
- Coventry, D. R. och Evans, J. (1989). Symbiotic nitrogen fixation and soil acidity. I: *Soil acidity and plant growth*, (red. A. D. Robson), s. 103-138. Sydney: Academic press.
- Coventry, D. R., Hirth, J. R., Reeves, T. G. och Burnett, V. F. (1985). Growth and nitrogen fixation by subterranean clover in response to inoculation, molybdenum application and soil amendment with lime. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 791-796.
- Date, R. A. (1970). Microbiological problems in the inoculation and nodulation of legumes. *Plant and Soil* 32, 703-725.
- Dughri, M. H. och Bottomly, P. J. (1984). Soil acidity and the composition of an indigenous population of *Rhizobium trifolii* in nodules of different cultivars of *Trifolium subterraneum* L. *Soil Biology and Biochemistry* 16, 405-411.
- Eaglesham, A. R. J. och Ayanaba, A. (1984). Tropical stress ecology of Rhizobia, root nodulation and legume fixation. I: *Current developments in biological nitrogen fixation*, (red. N. S. Subba Rao), s. 1-35. London: Edward Arnold Ltd.
- Engvild, K. C. (1989). Number and Effectiveness of Pea Rhizobia in Danish Soils. *Acta Agricultura Scandinavica* 39, 3-7.
- Eriksson, J., Andersson, A. och Andersson, R. (1997). Tillståndet i svensk åkermark. *Naturvårdsverket, rapport nr 4778*. Stockholm.
- Evans, J., Chalk, P. M. och O'Connor, G. E. (1995). Potential for increasing N<sub>2</sub> fixation of field pea through soil management and genotype. *Biological Agriculture and Horticulture* 12, 97-112.
- Evans, J., Dear, B. och O'Connor, G. E. (1990). Influence of an acid soil on the herbage yield and nodulation of five annual pasture legumes. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 30, 55-60.

- Evans, J., Hochman, Z., O'Connor, G. E. och Osborne, G. J. (1988). Soil acidity and *Rhizobium trifolii* in nodules of subterranean clover on the slopes of southern New Wales. *Australian Journal of Agricultural Research* 38, 605-618.
- Evans, J., Wallace, C., Dobrowolski, N., Pritchard och Sullivan, B. (1993). Requirement of field pea for inoculation with *Rhizobium* and lime pelleting in soils of Western Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 33, 767-773.
- Evans, L. S., Lewin, K. F. och Vela, F. A. (1980). Effect of nutrient medium pH hydrogen-ion concentration on symbiotic nitrogen fixation by *Rhizobium leguminosarum* and *Pisum sativum* peas. *Plant and Soil* 56, 71-80.
- Fogelfors, H. (red.) (2001). Växtproduktion i jordbruket, Stockholm: LT.
- Foy, C. D., Chaney, R. L. och White, M. C. (1978). The physiology of metal toxicity in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 29, 511-566.
- Gemell, L. G. och Roughley, R. J. (1993). Field evaluation in acid soils of strains of *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* selected for their tolerance or sensitivity to acid soil factors in agar medium. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 1447-1452.
- Glenn, A. R. och Dilworth, M. J. (1990). Soil acidity and the microbial population: Survival and growth of bacteria in low pH. *Developments in Plant and Soil Sciences* 45, 567-580.
- Graham, P. H. och Parker, C. A. (1964). Diagnostic features in the characterisation of the root-nodule bacteria of legumes. *Plant and Soil* 20, 383-396.
- Helyar, K. R. och Anderson, A. J. (1971). Effects of lime on the growth of five species, aluminium toxicity, and on phosphorous availability. *Australian Journal of Agricultural Research* 22, 707-721.
- Holding, A. J. och Lowe, J. F. (1971). Some effects of acidity and heavy metals on the *Rhizobium*-Leguminous plant association. *Plant and Soil. Spec. Vol.*, 153-167.
- Howieson, J. G. och Ewing, M. A. (1986). Acid tolerance in the *Rhizobium meliloti*-*Medicago* symbiosis. *Australian Journal of Agricultural Research* 37, 55-64.
- Howieson, J. G. och Ewing, M. A. (1989). Annual species of *Medicago* differ greatly in their ability to nodulate on acid soils. *Australian Journal of Agricultural Research* 40, 483-450.
- Howieson, J. G., Ewing, M. A. och D'Antounou, M. F. (1988). Selection for acid tolerance in *Rhizobium meliloti*. *Plant and Soil* 105.
- Howieson, J. G., Robson, A. D. och Abbott, L. K. (1992). Acid-tolerant species of *Medicago* produce root exudates at low pH which induce the expression of nodulation genes in *Rhizobium meliloti*. *Australian Journal of Plant Physiology* 19, 287-296.
- Hoyt, P. B. och Nyborg, M. (1972). Use of dilute calcium chloride for the extraction of plant-available aluminium and manganese from acid soil. *Canadian Journal of Soil Science* 52, 163-167.
- Hsu, P. H. (1965). Fixation of phosphate by aluminium and iron in acidic soils. *Soil science* 99, 398-402.
- Hungria, M. och Vargas, M. A. T. (2000). Environmental factors affecting N<sub>2</sub> fixation in grain legumes in the tropics, with an emphasis on Brazil. *Field crops research* 65, 151-164.
- Ibekwe, A. M., Angle, J. S., Chaney, R. L. och Van Berkum, P. (1997b). Enumeration and N<sub>2</sub> fixation potential of *Rhizobium leguminosarum* biovar *trifolii* grown in soil with varying pH values and heavy metal concentrations. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 61, 103-111.
- Ibekwe, A. M., Angle, J. S., Chaney, R. L. och Van Berkum, P. (1997a). Differentiation of clover *Rhizobium* isolated from biosolids-amended soils with varying pH. *Soil Science Society of America Journal* 61, 1679-1685.
- Jensen, H. L. (1942). Nitrogen fixation in leguminous plants, I: General characters of root nodule bacteria isolated from species of *Medicago* and *Trifolium* in Australia. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 67, 98-108.
- Jessop, R. S. och Mahoney, J. (1982). Effects of lime on the growth and nodulation of four grain legumes. *Australian Journal of Soil Research* 20, 265-268.
- Johnston, A. W. B., Beynon, J. L., Buchanan-Wilson, S. M., Sethell, S. M., Hirsch, P. R. och Beringer, J. E. (1978). High frequency of transfer of nodulating ability between strains and species of *Rhizobium*. *Nature* 276, 634-636.
- Jordbruksverket. (2001). Riktlinjer för gödsling och kalkning 2001, Jönköping.
- Keyser, H. H. och Munns, D. N. (1979). Effect of calcium, manganese and aluminium on growth of rhizobia in acid media. *Soil Science Society of America Journal* 43, 500-503.
- Koopman, D. J., Tow, P. G., Reeves, T. G. och Gibson, A. H. (1995). Soil acidification, chlor-sulfuron application and *Rhizobium meliloti* as factors in lucerne yield decline. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 673-677.
- Lie, T. A. (1969). The effect of low pH on different phases of nodule formation in pea plants. *Plant and Soil* 31, 391-406.
- Lie, T. A. (1971). Symbiotic nitrogen fixation under stress conditions. *Plant and Soil. Spec. Vol.*, 127-177.

- Lie, T. A. (1981). Environmental physiology of the legume-Rhizobium symbiosis. I: *Nitrogen fixation Volume 1 Ecology*, (red. W. J. Broughton), s. 104-134. Oxford: Clarendon Press.
- Loi, A., Howieson, J. G., Cooks, P. S. och Carreda, S. (1993). The adaptation of Medicago polymorpha to a range of edaphic conditions - Effect of temperature on growth, and acidity stress on nodulation and nod gene induction. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 33, 25-30.
- Lowther, W. L. och Bonish, P. M. (1980). Field evaluation of commercially pelleted clover seed. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture* 8, 249-254.
- Mahler, R. L. och McDole, R. E. (1985). The influence of lime and phosphorous on crop production in northern Idaho. *Communications in Soil Science and Plant Analyses* 18, 485-499.
- Mahler, R. L. och McDole, R. E. (1987). Effect of soil pH on crop yield in northern Idaho. *Agronomy journal* 79, 751-755.
- Mengel, K. (1994). Symbiotic nitrogen fixation - its dependence on plant nutrition and its ecophysiological impact. *Zeitschrift fuer Pflanzenernaehrung und Bodenkunde* 157, 233-241.
- Mengel, K. och Schubert, E. (1988). Effect of soil pH on nitrogenase activity, crop yield and Rhizobium interaction. I: *Physiological limitations and the genetic improvement of symbiotic nitrogen fixation*, (red. F. O'Gara S.Manian and J. J. D.), s. 137-146. Dordrecht: Kluwer academic publishers.
- Mulder, E. G., Lie, T. A., Dilz, K. och Houwers, A. (1966). Effect of pH on symbiotic nitrogen fixation of some leguminous plants. I: *Symposium of the 9th international congress of microbiology*, s. 133-151. Ivanowski institute, Moscow.
- Mulder, E. G. och van Veen, W. L. (1960). Effect of pH and organic compounds on nitrogen fixation by red clover. *Plant and Soil* 13, 91-113.
- Munns, D. N. (1965). Soil acidity and growth of a legume, I: Interactions of lime with nitrogen and phosphate on growth of Medicago sativa L. and Trifolium subterraneum L. *Australian Journal of Agricultural Research* 16, 733-741.
- Munns, D. N. (1968). Nodulation of Medicago sativa in solution culture. I. Acid sensitive step. *Plant and Soil* 28, 129-146.
- Munns, D. N. (1970). Nodulation of Medicago sativa in solution culture. *Plant and Soil* 32, 90-102.
- Munns, D. N. (1986). Acid soil tolerance in legumes and rhizobia. I: *Advances in plant nutrition*, (red. B. Thinker and A. L.), s. 63-91. New York: Preager.
- Munns, D. N. och Fox, R. L. (1976). Depression of legume growth by liming. *Plant and Soil* 45, 701-705.
- Munns, D. N., Fox, R. L. och Koch, B. L. (1977). Influence of lime on nitrogen fixation by tropical and temperature legumes. *Plant and Soil* 46, 591-601.
- Munns, D. N., Hohenberg, J. S., Righetti, T. L. och Lauter, D. J. (1981). Soil acidity tolerance of symbiotic and nitrogen fertilised soybeans. *Agronomy journal* 73, 407-410.
- Munns, D. N. och Keyser, H. H. (1970). Tolerance of rhizobia to acidity, aluminium and phosphate. *Soil Science Society of America Journal* 34, 519-523.
- Mårtensson, A. M. och Witter, E. (1990a). Hur påverkas kvävefixerande mikroorganismer av olika gödselmedel?, FAKTA Mark/växter 11, 4 s. Uppsala: SLU.
- Mårtensson, A. M. och Witter, E. (1990b). Influence of various soil amendments on nitrogen-fixing soil organisms in a long-term field experiment, with special reference to sewage sludge. *Soil Biology and Biochemistry* 22, 977-982.
- Quigley, P. E., Cunningham, P. J., Hannah, M., Ward, G. N. och Morgan, T. (1997). Symbiotic effectiveness of Rhizobium leguminosarum bv. trifolii collected from pastures in south-western Victoria. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 37, 623-630.
- Rechigl, J. E., Edmisten, K. L., Wolf, D. D. och Reneau, R. B., Jr. (1987). Influence of calcium, nitrogen, and pH on alfalfa root growth and nitrogen fixation using the implanted soil mass technique. *Agronomy journal* 79, 926-928.
- Reeve, W. G., Tiwari, R. P., Dilworth, M. J. och Glenn, A. R. (1993). Calcium effects of the growth and survival of Rhizobium meliloti. *Soil Biology and Biochemistry* 25, 581-586.
- Rice, W. A. (1975). Effects of CaCO<sub>3</sub> and inoculum level nodulation and growth of alfalfa in an acid soil. *Canadian Journal of Soil Science* 55, 245-250.
- Rice, W. A. (1982). Performance of Rhizobium meliloti strains selected for low pH tolerance. *Canadian Journal of Plant Science* 62, 941-948.
- Rice, W. A. och Olsen, P. E. (1988). Soil inoculants for alfalfa grown on moderately acid soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 19, 947-956.
- Rice, W. A., Penney, D. C. och Nyborg, M. (1977). Effects of soil acidity on rhizobia numbers, nodulation and nitrogen fixation by alfalfa and red clover. *Canadian Journal of Soil Science* 57, 197-203.
- Richardson, A. E. och Simpson, R. J. (1988). Enumeration and distribution of Rhizobium trifolii under a subterranean clover-based pasture growing in acid soil. *Soil Biology and Biochemistry* 20, 431-438.

- Richardson, A. E. och Simpson, R. J. (1989). Acid-tolerance and symbiotic effectiveness of Rhizobium trifolii associated with Trifolium subterraneum L.-based pasture growing in an acid soil. *Soil Biology and Biochemistry* 21, 87-95.
- Rys, G. J. och Bonish, P. M. (1981). Effectiveness of Rhizobium trifolii populations associated with Trifolium species in Taranaki, New Zealand. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture* 9, 327-335.
- Schubert, E., Mengel, K. och Schubert, S. (1990). Soil pH and calcium effect on nitrogen fixation and growth of broad bean. *Agronomy journal* 82, 969-972.
- Schubert, S. (1995). Nitrogen assimilation by legumes – processes and ecological limitations. *Fertil. Research* 42, 99-107.
- Sherwood, M. T. och Masterson, C. L. (1974). Importance of using the correct test host in assessing the effectiveness of indigenous population of Rhizobium trifolii. *Irish journal of agricultural research* 13, 101-108.
- Sprent, J. I. och Sprent, P. (1990). Nitrogen fixing organisms. London: Chapman and Hall.
- Staley, T. E. och Voigt, P. W. (2000). Methodological considerations for elucidating low-level liming effects on white clover symbiosis establishment in an acidic soil model system. *Soil science* 165, 567-577.
- Tang, C. och Thomson, B. D. (1996). Effects of solution pH and bicarbonate on the growth and nodulation of a range of grain legume species. *Plant and Soil* 186, 321-330.
- Taylor, R. W., Sistani, K. R. och Patel, S. (1990). Soybean-Rhizobium combination for tolerance to low P - high aluminium. *Journal of Agronomy and Crop Science* 165, 54-60.
- Vargas, A. A. T. och Graham, P. H. (1988). Phaseolus vulgaris cultivar and Rhizobium strain variation in acid-pH tolerance and nodulation under acid conditions. *Field crops research* 19, 91-101.
- Varis, E. (1983). Biological nitrogen fixation in plant production. I: *International scientific colloquium on comparison between farming systems Rapport 124*, (red. J. Dlouhy and G. Nilsson). Uppsala: Institutionen för växtodling, Sveriges Lantbruksuniversitet.
- Watkin, E. L. J., O'Hara, G. W. och Glenn, A. R. (1997). Calcium and acid stress interact to affect the growth of Rhizobium leguminosarum bv. Trifolii. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 1427-1432.
- Weidow, B. (red.) (2000). Växtodlingens grunder. Stockholm: LTs förlag.
- Wood, M. och Cooper, J. E. (1984). Aluminium toxicity and multiplication of Rhizobium trifolii in a defined growth media. *Soil Biol. and Biochemistry* 16, 571-576.
- Wood, M. och Cooper, J. E. (1985a). Screening clover and Lotus rhizobia for tolerance of acidity and aluminium. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 493-497.
- Wood, M. och Cooper, J. E. (1985b). Soil acidity factors and growth of white clover (Trifolium repens L.) in acid hill soils. *Soil use and management* 1, 66-69.
- Wood, M., Cooper, J. E. och Holding, A. L. (1984). Soil acidity factors and nodulation of Trifolium repens. *Plant and Soil* 78, 367-379.
- Wood, M. och Shepherd, G. (1987). Characterisation of Rhizobium trifolii isolated from soils of different pH. *Soil Biology and Biochemistry* 19, 317-321.
- Vose, P. B. och Gareth Jones, D. (1963). The interaction of manganese and calcium on nodulation and growth of varieties of Trifolium repens. *Plant and Soil* 18, 372-385.
- Wright, R. J. och Zeto, S. K. (1991). Effects of pH and Al<sup>3+</sup> activity on survival of Rhizobium leguminosarum bv. trifolii in a simple solution and on nodulation of red clover in acid soils. *Developments in Plant and Soil Sciences* 45., 603-610.
- Yadav, H. H. och Vyas, S. R. (1971). Response of root-nodule rhizobia to saline, alkaline and acid conditions. *Indian Journal of Agricultural Science* 41, 875-881.

## Muntlig kommunikation

- Bodil Frankow-Lindberg. (2001). Inst. för ekologi och växtproduktionslära, SLU, Uppsala.
- Kjell Gustafsson. (2001). ODAL, Lidköping.
- Tomas Kjellquist. (2001). Hydro Agri Sverige/Danmark.
- Anna Mårtensson. (2001). Inst. för markvetenskap, SLU, Uppsala.

## **Förteckning över tidigare rapporter i serien**

1. Lundkvist, A. & Fogelfors, H. 1999. Ogräsreglering på åkermark. 266 pp. Distribution: Jordbruksverket, Jönköping.
2. Fogelfors, H. 2000. Ogräsnyckeln.

