

Sienijuuriverkoston toiminta ektomykorritsasymbioosissa

Henna Perälä

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma, ekologia

Oulun yliopisto

Heinäkuu 2023

Sisällysluettelo	1
1 Johdanto	2
2 Pintasienuuri eli ektomykorritsa (EM)	4
2.1 Sienuurityypit	4
2.2 Ektomykorritsa sienuurityyppinä	5
2.3 Ektomykorritsan rakenne	7
3 Sienuuriverkostot	8
3.1 Sienuuriverkoston rakenne ja toiminta.....	8
3.2 EM-verkoston erityispiirteet	10
4 Yhdisteiden kuljetus EM-verkostoissa	12
4.1 Tutkimusmenetelmät ja kontrollit sienuuriverkoston tutkimuksessa	12
4.2 Hiilen kuljetus EM-verkostoissa	15
5 Yhteenveto	20
6 Lähdeluettelo	22

1 Johdanto

Suurin osa kasveista muodostaa sienijuurta eli mykorrhitsaa maaperän sienten kanssa (van der Heijden ym., 2014). Näiden parhaimmillaan molempia hyödyttävien symbionttisten suhteiden ajatellaan perustuvan resurssienvaihtoon osapuolten välillä. Toisenvaraiset sieniosakkaat saavat kasveilta fotosynteesissä tuotettuja hiilihidraatteja niille luovuttamiaan maaperästä kerättyjä ravinteita vastaan. Kasveille tämä vaihtokauppa on tärkeää, sillä useissa ympäristöissä niiden kasvua rajoittaa puute typestä tai fosforista, ja tämän lisäksi sienijuurilla havaittu tietyissä olosuhteissa olevan positiivisia vaikutuksia kasvien kykyyn sietää bioottista ja abioottista stressiä (van der Heijden ym., 2014; Genre ym., 2020).

Sienijuurisienten on havaittu pystyvän muodostamaan sienijuurisymbiooseja samanaikaisesti useiden lähellä toisiaan kasvavien kasviyksilöiden kanssa (van der Heijden ym., 2014; Genre ym., 2020; Teste ym., 2020). Niiden isäntäkasviensa juuristosta maaperään ulottuvien sienirihmojen on tämän seurauksena uskottu pystyvän luomaan kasvien välille fyysisiä yhteyksiä, niin kutsuttuja sienijuuriverkostoja, joita pitkin kasvien on ehdotettu tietyissä olosuhteissa pystyvän välittämään toisilleen muun muassa hiiltä, ravinteita, vettä sekä erilaisista stressitiloista signaloivia yhdisteitä (Simard ym., 1997b; van der Heijden ym., 2014; Song ym., 2015; Oelmüller, 2019).

Sienijuuriverkostoja ja niiden toimintaa on tutkittu jo usean kymmenen vuoden ajan, ja kasvien mahdollinen resurssienvaihto ja kommunikointi niiden välityksellä on herättänyt tiedeyhteisön lisäksi myös muun yleisön kiinnostuksen. Niiden tutkiminen on kuitenkin osoittautunut haastavaksi sienirihmojen haurauden vuoksi, minkä seurauksena erilaiset kasvualustaan kohdistuvat käsittelyt aiheuttavat herkästi tutkittavien verkostojen vaurioitumista (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Tästä huolimatta sienijuuriverkostojen muodostustumista on kontrolloiduissa asetelmissa pystytty visuaalisesti havainnoimaan (Figuieredo ym., 2021), ja ilmiötä pidetään todennäköisenä myös luonnon olosuhteissa ainakin tietyillä habitaateilla (Kennedy ym., 2003; Courty ym., 2010; Figuieredo ym., 2021). Sienijuuriverkostojen ekologinen merkitys osapuolilleen on kuitenkin vielä monilta osin epäselvä (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Erytisesti niiden välityksellä käytävä resurssienvaihto kasvien välillä on edelleen tutkijoiden keskuudessa kiistelty aihe, eikä siihen

liittyvän yhdisteiden kuljetuksen kemiallisista mekanismeista vielä tiedetä tarkasti (Oelmüller, 2019; Figueredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023).

Sienijuuria voidaan jakaa morfologisten ominaisuuksiensa perusteella useampaan eri tyyppiin, joista yksi on pintasienijuuri eli ektomykorrhitsa (van der Heijden ym., 2014; Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Se on erityisesti puuvartisille kasveille tyypillinen sienijuurityyppi, jota tavataan yleisenä useissa metsäekosysteemeissä eri puolilla maailmaa. Keskityn LuK-tutkielmassani käsittelemään sienijuuriverkostoihin liittyvää tutkimusta, ja tuomaan esille sekä ilmiötä puoltavia että sitä vastaan olevia tuloksia erityisesti pintasienijuurta muodostavien kasvien ja sienten sienijuuriverkostojen osalta. Kasvien välisen yhdisteiden kuljetuksen kohdalla keskityn hiilyhdisteiden kuljetukseen, sillä sitä on pintasienijuuriverkostojen yhteydessä tutkittu paljon. Tämän lisäksi tuon esille sienijuuriverkostojen tutkimuksessa käytettyjä menetelmiä ja käsittelyjä, sekä millaisia hyviä ja huonoja puolia niihin liittyy.

2 Pintasienuuri eli ektomykorritsa (EM)

2.1 Sienijuurityypit

Sienijuuria voidaan ryhmitellä esimerkiksi niiden morfologisten ominaisuuksien perusteella. Rakenteen puolesta sienijuuria on kolmea erilaista pääryhmää: sisäsienijuuret (endomykorritsa), pintasienuuret (ektomykorritsa) sekä sekatyypin sienijuuret (Salonen, 2006). Sisäsienijuurille tyypillistä on, että sieni kasvattaa rihmansa kasvin juuren kuorisolukon solujen sisään muodostaen sinne keräjäisiä tai kielimäisiä rihmastorakenteita. Pintasienuurille on puolestaan tavallista, että sienirihmasto ei kasva juuren solujen soluseinien sisäpuolella, vaan soluväleissä verkkomaisena rakenteena, niin kutsuttuna Hartigin verkkona. Tämän lisäksi rihmastosta kasvaa kolonisoidun juuren ympärille suojaava kuorikerros eli mantteli. Sekamuotoiset sienijuuret voivat ilmentää rakenteellisia piirteitä molemmista edellä mainituista.

Lueteltujen pääryhmien alla sienijuuria voidaan jakaa edelleen yhä tarkemmin määriteltyihin tyyppisiin, joita on olemassa seitsemän (Martin ym., 2016). Näistä neljäksi yleisimmäksi tyyppiä määritellään useissa lähteissä keräsienuuri eli arbuskelimykorrhiza, kammekkäsienuuri eli orkideamykorrhiza, pintasienuuri eli ektomykorritsa sekä varpuksveille tyypillinen erikoidimykorrhiza (van der Heijden ym., 2014; Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Edellä mainituista kasvikunnassa vallitsevin on arbuskelimykorrhiza, jota tavataan jopa 72 %:lla mykorrhizaa muodostavista kasvilajeista. Sitä seuraavat orkideamykorrhiza (10 %), ektomykorritsa (2 %) ja erikoidimykorrhiza (1,4 %) (Genre ym., 2020). Erilaisia sienijuurityyppejä tavataan useissa ekosysteemeissä samanaikaisesti, ja joissain tapauksissa niitä havaitaan jopa yksittäisen kasviyksilön juuristossa yhtä aikaa. Useimpien kasvien ja sienten on kuitenkin ajateltu erikoistuneen vain yhdentyypisen sienijuuren muodostamiseen (Genre ym., 2020; Teste ym., 2020).

Englanninkielisessä kirjallisuudessa edellä mainituista neljästä sienijuurityypistä käytetään usein seuraavia lyhenteitä: arbuskelimykorrhiza (AM), ektomykorritsa (EM/ECM), orkideamykorrhiza (ORM), erikoidimykorrhiza (ERM). Käytän näitä lyhenteitä LuK-tutkielmassani välttääkseni pitkiä moniosaisia yhdyssanoja.

2.2 Ektomykorritsa sienijuurityypinä

Yli 20 000 kanta- ja kotelosienilajin arvioidaan muodostavan pintasienijuurta eli ektomykorritsaa noin 6 000 kasvilajin kanssa (van der Heijden ym., 2014; Martin ym., 2016). Sitä tavataan erityisesti puuvartisten kasvien yhteydessä, mikä tekee siitä merkittävän symbioosin muodon metsäekosysteemien kannalta (Courty ym., 2010; Martin ym., 2016; van der Heijden ym., 2014). EM-symbioosi on levinnyt laajoille alueille erityisesti boreaalisen, temperaattisen ja välimerellisen ilmaston vyöhykkeillä (Courty ym., 2010). Näillä alueilla sitä tavataan kasviheimoissa *Pinaceae* (mäntykasvit), *Fagaceae* (pyökkikasvit), *Betulaceae* (koivukasvit), *Salicaceae* (pajukasvit), *Malvaceae* (malvakasvit), *Rosaceae* (ruusukasvit) sekä *Myrtaceae* (myrttikasvit). EM-kasveja tavataan alueellisesti myös trooppisella ilmastovyöhykkeellä, jossa esimerkiksi *Dipterocarpaceae*-heimon (siipipuukasvit) jäsenet muodostavat sienijuurta vain EM-sienten kanssa. Vaikka pintasienijuurta tavataan vain 2 %:lla tunnetuista kasvilajeista, kyseisen sienijuurityypin ajatellaan olevan maailmanlaajuisesti runsaasti edustettuna (van der Heijden ym., 2014).

On tavallista, että vain muutamat ektomykorritsaa muodostavat puulajit vallitsevat habitaattiansa puustoja. Tällainen tilanne on esimerkiksi useissa temperaattisissa sekä boreaalisisissa metsissä, jotka peittävät laajoja alueita erityisesti pohjoisella pallonpuoliskolla (van der Heijden ym., 2014). Tästä huolimatta maaperästä löytyy usein lajistoltaan erittäin monimuotoinen EM-sienten yhteisö, sillä ektomykorritsaa muodostavat puulajit pystyvät muodostamaan sienijuuria jopa satojen eri sienilajien kanssa samanaikaisesti (Courty ym., 2010; van der Heijden ym., 2014). Monet pintasienijuurta muodostavat sienet ovat isäntäkasviensa suhteen generalisteja, jolloin niiden isänniksi kelpaa monipuolinen joukko EM-kasveja (van der Heijden ym., 2014; Genre ym., 2020). Toisaalta EM-sienten joukossa on myös lajeja, jotka ovat erikoistuneet kolonisoimaan vain tiettyä kasvilajia tai -sukua.

EM-symbioosilla on ajateltu olevan kasvien kannalta monia hyötyjä, joista tärkeimpänä pidetään tehostunutta ravinteidensaantia (Courty ym., 2010). Suurta osaa metsäpuista on pidetty ravinteiden hankinnan suhteen enemmän tai vähemmän riippuvaisina mutualistisista suhteista EM-sienten kanssa, sillä metsähabitaattien maaperissä on yleensä niukasti ravinteita suoraan puiden käyttöön sopivassa muodossa (Courty ym., 2010; Martin ym., 2016). EM-symbioosin ajatellaan kehittyneen saprotrofisten eli kuollutta orgaanista ainesta ravintonaan käyttävien sienten kehityslinjoissa (Martin ym., 2016; Genre ym., 2020), ja EM-

sienillä tavataan yhä tiettyjä orgaanisen aineksen hajottamiseen liittyviä toimintoja. EM-symbioosin on ajateltu edistävien kasvien levittäytymistä alueille, joilla orgaanista ainesta kertyy maaperään, sillä niillä on kyky hajottaa kuolleessa materiaalissa olevia orgaanisia typpi- ja fosforiyhdisteitä erittämiensä hydrolyyttisten ja oksidatiivisten entsyymien avulla (Courty ym., 2010; Martin ym., 2016). Tämän lisäksi EM-sienten on havaittu edistävän maaperän rapautumisprosesseja, ja pääsevän sen myötä käsiksi joukkoon erilaisia kivennäisravinteita (Courty ym., 2010; Martin ym., 2016). Näin hankkimiaan ravinteita EM-sienet vaihtavat isäntäkasviensa fotosynteesissä tuotettuihin hiilihydraattiyhdisteisiin. Sienijuurten on lisäksi havaittu parantavan isäntäkasviensa ravinteidenkäyttötehokkuutta pienentämällä veden mukana juurten ulottumattomiin huuhtoutuvien sekä denitrifikaation myötä kasveille sopimattomaan muotoon muuttuvien ravinteiden määrää (van der Heijden ym., 2014). Myös tehostunutta vedensaintia on yleisesti pidetty yhtenä pintasienijuuren tarjoamana hyötynä kasveille (Lehto & Zwiazek, 2010), ja EM-symbioosilla ajatellaan tietyissä olosuhteissa olevan positiivisia vaikutuksia kasvin kykyyn sietää erilaisia bioottisia ja abioottisia stressitekijöitä (Genre ym., 2020). Siitä huolimatta, että sienijuurisymbioosien osakkailleen tarjoamia hyötyjä usein korostetaan, niiden tarjoamien etujen määrä on kuitenkin riippuvaista useista eri tekijöistä. Puhtaan mutualismin sijaan kyseisten vuorovaikutusten voidaan ajatella sijoittuvan eräänlaiselle mutualismi-paratisismi – jatkumolle sen mukaan, missä suhteessa osakkaat vuorovaikutussuhteesta toisiinsa nähden hyötyvät (Henriksson ym., 2023).

Sienijuurten merkitys kasveille korostuu yleensä tilanteissa, joissa kasvit joutuvat selviytymään jonkin ympäristötekijän suhteen haastavissa olosuhteissa (Salonen, 2006). Esimerkiksi niukkaravinteisilla habitaateilla sienijuurten merkitys kasvien ravinnetalouden kannalta on yleensä suuri (van der Heijden ym., 2014), ja kyseisen katsausartikkelin mukaan joissain tilanteissa EM-sienten on havaittu hankkivan jopa 80 % isäntäkasviensa orgaanisesta tyypestä ja fosforista. Toisissa tilanteissa sienijuurista ei ole havaittu kasvien kannalta lainkaan hyötyjä, ja niiden on mahdollista suurten ylläpitokustannustensa vuoksi olla isännilleen jopa haitallisia. Pintasienijuurta muodostavien kasvien nimittäin tiedetään luovuttavan keskimäärin 10–20 %, ja joskus jopa 50 %, yhteyttämistuotteistaan EM-sienille (van der Heijden ym., 2014). Lehton & Zwiazekin (2010) mukaan EM-symbioosin vaikutuksissa kasvien vedensaannin kannalta havaitaan samankaltainen ilmiö. Optimaalisissa

kosteusolosuhteissa pintasienijuurten ei välttämättä havaita antavan kasville lainkaan etuja, mutta niistä saattaa olla huomattava hyöty erityisesti taimivaiheen kasveille kuivuuden tai muun epäoptimaalisen olosuhteen, kuten matalan lämpötilan, koittaessa.

2.3 Ektomykorrhitsan rakenne

Kasvin nuorten lateraalisten juurten kärkikasvuvyöhykkeen jälkeinen alue, niin kutsuttu 'mycorrhizal infection zone', on yleisin kohta sienijuuren muodostumiselle (Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Siihen kiinnittyneet EM-sienen rihmat erilaistuvat useaksi kerrokseksi, mikä johtaa ilma- ja vesikanavia sisältävän pseudoparenkyymisolukon muodostumiseen kolonisoitavan juuren ympärille (Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Muodostuvaa kuorikerrosta kutsutaan kuorivaipaksi eli mantteliksi (*sheathing mantle*). Manttelin muodostumisen yhteydessä havaitaan yleensä muutos kolonisoitavan juuren kasvutavassa (Genre ym., 2020). EM-sienten on ehdotettu pystyvän muuttamaan juuren kasvupisteiden toimintaa juuren auksiinisignointiin vaikuttamalla. Tämä johtaa kolonisoitavan juuren dikotomisesti haarautuvaan kasvuun, kunnes juuren kasvu lopulta pysähtyy manttelin ympäröityä sen. Manttelin sisäpinnalta sienirihmat kasvavat juurten pintasolukon soluväleistä juuren sisään (Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Koppisiemenisten kasvien kohdalla rihmat kasvavat yleensä vain juuren pintasolukon soluväleihin, paljassiemenisillä sekä juuren pinta- että kuorisolukon soluväleihin (Martin ym., 2016). Sienirihmojen kasvaminen juuren soluväleihin aiheuttaa mekaanisen voiman, joka johtaa juuren soluseinien välisten kiinnitysten purkautumiseen, jolloin EM-sieni pääsee valtaamaan solujen välisen apoplastisen tilan (Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Tämän lisäksi kolonisaatioprosessia edistävät sienien erittämät polysakkarideja hajottavat aineet (*fungus polysaccharide lyases*), joilla on kyky hajottaa kasvien soluseinien välilamellien pektiinejä (Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Tällaisia ovat esimerkiksi *Laccaria bicolor* – sienilajilla kasvin juuren kolonisoinnin aikana tavattavat endoglukanaasit (Genre ym., 2020). Lopulta sienirihmoista muodostuu juuren solukoiden soluväleihin Hartigin verkoksi (*Hartig's net*) kutsuttu verkkomainen rihmastorakenne, joka toimii kasvin ja sienien välisen kaksisuuntaisen resurssienvaihdon mahdollistavana rajapintana (Martin ym., 2016; Genre ym., 2020). Vaikka suurin osa pintasienijuurista jakaa samankaltaisen perusrakenteen, eri lajien EM-vuorovaikutusten väliltä löytyy kuitenkin myös laajasti eroja (Martin ym., 2016).

3 Sienijuuriverkostot

3.1 Sienijuuriverkostojen rakenne ja toiminta

Mykorrhizasienet voivat muodostaa sienijuurta samanaikaisesti usean kasviyksilön kanssa, minkä seurauksena kyseisten kasvien välille ajatellaan voivan muodostua sienirihmoista koostuvia maanalaisia yhteyksiä, joita kutsutaan sienijuuriverkostoiksi (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019). Tiettyyn sienijuurityyppiin kuuluvien sienten rihmoista ajatellaan muodostuvan toisistaan eristäytyneitä verkostoja, sillä mykorrhizasientien tiedetään muodostavan kasvien kanssa useimmiten vain yhdentyypistä sienijuurta (van der Heijden ym., 2014; Teste ym., 2020). Eri sienijuurityypin verkostojen ajatellaan kuitenkin esiintyvän toistensa kanssa osittain samoilla alueilla. Van der Heijdenin ym. (2014) mukaan temperaattisissa metsissä tämä esimerkiksi ilmenee siten, että EM-sienten rihmojen yhdistäessä usein suurta osaa habitaatin puuvartisista kasveista kenttäkerroksen kasvit puolestaan ovat yhteydessä toisiinsa AM-verkostostojen kautta. Näiden lisäksi muita sienijuurityyppejä, esimerkiksi orkidea- tai erikoidimykorritsaa, muodostavat sienet voivat esiintymisensä suhteen tyyppillisillä seuduilla luoda omat verkostonsa maaperään (van der Heijden ym., 2014).

Osan kasvilajeista on kuitenkin havaittu muodostavan useampaa sienijuurityyppiä joko samanaikaisesti tai eri aikoina kasvin elämänvaiheen ja kasvuympäristön mukaan, mikä luo yhteyksiä toisistaan erillisten sienijuuriverkostojen välille (van der Heijden ym., 2014; Teste ym., 2020). Tätä on tavattu esimerkiksi eräiden puulajien kohdalla, jotka pystyvät muodostamaan sekä pinta- että keräsienijuurta. Joidenkin ektomykorritsasienten on lisäksi huomattu pystyvän muodostamaan tiettyjen kasvien kanssa myös erikoidimykorritsaa. Sienijuuriverkostojen linkittyneisyyttä on ajateltu lisäävän myös niin kutsuttu anastomoosi eli geneettisesti yhteensopivien sienirihmojen sulautuminen yhteen siten, että niitä toisistaan erottavat soluseinät hajoavat, ja yhdistyvät rihmat jakavat yhdistymiskohdan sytoplasman ja tumat keskenään (Figuieredo ym., 2021). Useat kasvit muodostavat sienijuuria lisäksi useamman eri sienilajin kanssa (van der Heijden ym., 2014).

Sienijuuriverkostojen muodostumista tutkittavien kasvien välille on saatu konkreettisesti havainnoitua kokeissa, joissa kasveja kasvatetaan juurten ja sienirihmojen muodostumisen tarkkailun mahdollistavissa litteissä läpinäkyvissä laatikoissa (*root observation chamber*) sekä erilaisissa maasto-olosuhteiden ulkopuolella toteutettavissa kontrolloiduissa asetelmissa

(Figuieredo ym., 2021). Tällaisia tutkimuksia on tehty erityisesti AM-rihmastojen muodostamien sienijuuriverkoston osalta. Sienijuuriverkoston tutkiminen ja havainnointi niiden luontaisissa ympäristöissä on kuitenkin osoittautunut hankalaksi (Figuieredo ym., 2021). Tämä johtuu siitä, että sienirihmastot ovat herkkiä vaurioitumaan maaperän muokkauksen seurauksena, eivätkä kestä tutkimusasetelmien valmistelusta johtuvia häiriötä kasvualustassaan vaurioitumatta.

Sienijuuriverkostoja, niiden yksittäisiä osakkaita sekä näiden osakkaiden välisiä vuorovaikutuksia voidaan tarkastella yksityiskohtaisesti esimerkiksi verkostoanalyysien (*network analysis*) keinoin (van der Heijden ym., 2014; Beiler ym., 2015; Figuieredo ym., 2021). Tällainen on esimerkiksi Beilerin ym. (2015) tutkimus, jonka tarkoituksena oli kuvailla kahden EM-sienilajin, *Rhizopogon vesiculosus* ja *Rhizopogon vinicolor*, muodostamia sienijuuriverkostoja harmaadouglasskuusten (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) välillä metsämaastossa. Tutkimuksen *Rhizopogon*-lajit muodostavat kolonisoimiensa kasvien juuristoihin paljain silmin havaittavia keräjäisiä sienijuuria, joista otettiin näytteitä kuudella 10x10 m tutkimusalalla, jotka sijaitsivat kahdella kosteustilanteelta eroavalla alueella. Mikrosatelliittimarkkereita hyödyntämällä pyrittiin tunnistamaan koealoilta kaikki genotyypiltään toisistaan eroavat puu- ja sienilajien edustajat, ja tämän perusteella muodostettiin koealojen sienijuuriverkostoja kuvaavia visuaalisia karttoja, joissa ilmoitettiin tarkasti minkäkin kasvin olevan yhteydessä minkäkin sienien kanssa. Tutkimuksessa havaittiin kaikilla koealoilla runsaasti potentiaalisia yhteyksiä puuyksilöiden välillä, ja puiden koolla huomattiin olevan vaikutus muodostuviin verkstorakenteisiin. Suurilla täysikasvuisilla puilla havaittiin enemmän yhteyksiä muihin alojen puihin, ja ne toimivat verkostoissa eräänlaisina solmukohtina. *R. vinicolor* -sienten rihmastojen muodostamilla sienijuuriverkostoilla havaittiin sisäkkäisyyttä (*nestedness*) niitä suurempien *R. vesiculosus* -sienten muodostamien verkoston kanssa.

Genotyypiltään identtisen sienien havaitseminen usean kasviyksilön juuristosta ei kuitenkaan suoraan todista rihmastoyhteyksiä, eikä siten sienijuuriverkoston varmaa olemassaoloa, kyseisten yksilöiden välillä (Courty ym., 2010). Sienirihmastojen herkkyyden vuoksi erilaiset maaperään kohdistuvat häiriöt voivat katkaista sienirihmoja, ja sen seurauksena sienijuuriverkostoja, kasvien väliltä pysyvästi. Yksi helposti huomaamatta jäävä häiriö esimerkiksi on, että tietyt maaperän pieneliöt käyttävät sienirihmastoja ravinnokseen (Beiler

ym., 2015; Figuieredo ym., 2021). Tällaisia ovat esimerkiksi laaja-alaisesti maaperässä esiintyvät hyppyhäntäiset. Syömällä sienijuuriverkoston kuuluvaa rihmastoa maan alla ne voivat katkaista rihmastoyhteyksiä kasviyksilöiden väliltä. Genotyypiltään toisiaan vastaavia sieniyksilöitä voisi tästä huolimatta edelleen havaita kasviyksilöiden juuristoista. Tällaisia tilanteita ei kuitenkaan ole ollut mahdollista ottaa huomioon aiemman esimerkin (Beiler ym., 2015) kaltaisissa tutkimuksissa, mikä toisaalta voi jonkin verran vääristää niistä saatuja tuloksia.

Kuitenkin huolimatta siitä, että sienijuuriverkoston havainnointiin ja kartoittamiseen kenttäolosuhteissa liittyy useita haasteita, tutkijoiden välillä vallitsee yleinen konsensus siitä, että sienijuuriverkostot voivat yhdistää kasveja maaperässä (Figuieredo ym., 2021). Kyseisen ilmiön oletetaan todennäköisesti olevan luonnossa tavallinen siitä huolimatta, ettei sienijuuriverkoston yleisyydestä ja runsaudesta ole vielä tällä hetkellä olemassa tarkkaa tietoa (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021).

3.2 EM-verkoston erityispiirteitä

Sienijuuriverkoston muodostumista pintasienuurta muodostavien kasviyksilöiden välille maasto-olosuhteissa pidetään erityisesti osassa habitaateista hyvin todennäköisenä (Kennedy ym., 2003). Metsähabitaateissa sitä pidetään mahdollisena muun muassa sen vuoksi, että suurimmalla osalla EM-sienistä on havaittu kyky muodostaa pintasienuurta sekä useiden kasviyksilöiden että -lajien kanssa (Kennedy ym., 2003; Courty ym., 2010; van der Heijden ym., 2014), ja että EM-sienten rihmasto on ylipäänsä todistettu voivan muodostaa fyysisiä yhteyksiä kolonisoivien kasvien välille (Beiler ym., 2015). Osan EM-sienistä tiedetään lisäksi pystyvän muodostamaan suurikokoisia yksilöitä, minkä seurauksena niiden ajatellaan ulottuvan tarpeeksi laajalle alueelle maaperässä vuorovaikuttaakseen useiden isäntäkasvien juuristojen kanssa samanaikaisesti (Courty ym., 2010, Figuieredo ym., 2021).

Sienijuuriverkoston rakenteita voidaan kuvailla esimerkiksi modulaarisuuden (*modularity*) ja sisäkkäisyyden (*nestedness*) käsitteiden avulla. (van der Heijden ym., 2014). Kyseisiä termejä käytetään ekologisten yhteisöjen järjestyneisyyden kuvailuun. Voimakkaan sisäkkäiset sienijuuriverkostot rakentuvat tässä tapauksessa tiettyjen keskuslajien ympärille,

jotka vaikuttavat lähes kaikkien verkoston osapuolten kanssa. Modulaarisia rakenteita puolestaan muodostuu, kun osa lajeista vuorovaikuttavat suurimmalta osin keskenään enemmän tai vähemmän eristäytyneinä muista verkoston lajeista.

Sienijuuriverkostojen yhteydessä tavattavien sienten isäntäspesifisyyden (*host specificity*) on huomattu vaikuttavan merkittäväällä tavalla niiden rakenteissa havaittavaan sisäkkäisyyteen ja modulaarisuuteen (van der Heijden ym., 2014). Sisäkkäisyys ja modulaarisuus ovat määritelmiltään osittain vastakkaiset, ja ne voidaan siksi nähdä toistensa jatkumoina siten, että sisäkkäisyyden kasvaessa modulaarisuus laskee ja sama tapahtuu myös päinvastoin. Van der Heijdenin ym. (2014) mukaan EM-verkostot sijoittuvat kyseisen jatkumon keskikohtaan, sillä niissä on yleensä havaittavissa samanaikaisesti sekä modulaarisuutta että sisäkkäisyyttä. Tämä johtuu siitä, että EM-sieniin kuuluu sekä laajasti eri isäntäkasvien kanssa yhteyksiä muodostavia generalisteja että tiettyihin kasvitaksoneihin erikoistuneita lajeja.

4 Yhdisteiden kuljetus EM-verkostoissa

4.1 Tutkimusmenetelmät ja kontrollit sienijuuriverkostojen tutkimuksessa

Erilaisten aineiden, kuten hiili-, typpi- sekä fosforiyhdisteiden, eräiden ionien sekä erilaisten kasvien stressitiloista viestivien molekyylien on ehdotettu voivan tulla kuljetetuksi kasvien välillä sienijuuriverkostojen välityksellä (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Henriksson ym., 2023). Ilmiötä on tutkittu useiden aineiden kohdalla isotooppimerkintään perustuvilla menetelmillä.

Isotooppitutkimusten käyttäminen erilaisten ekologisten ilmiöiden tutkimiseen perustuu alkuaineilla tavattaviin atomimassaltaan toisistaan eroaviin isotooppeihin (West ym., 2006), joiden suhteelliset osuudet pysyvät luonnossa yleensä vakiona. Esimerkiksi hiilen vakaita isotooppeja esiintyy ilmakehässä jatkuvasti samalla suhteella $^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = 0.01122$ (West ym., 2006). Erilaiset biologiset prosessit syrjivät usein atomimassaltaan raskaampia isotooppeja kevyempiin verrattuna (West ym., 2006; Henriksson ym., 2023). Tämän seurauksena vertaamalla erilaisten biologisten tapahtumien aikana ilmeneviä muutoksia aineiden eri isotooppien suhdeluvuissa ilmiön ulkopuolella tavattaviin arvoihin, on mahdollista arvioida isotooppimerkittyjen yhdisteiden liikkeitä ja niiden määriä valitulla ajanjaksolla.

Sienijuuriverkostojen välityksellä tapahtuvan yhdisteiden kuljetuksen tutkimisen kontekstissa isotooppimerkittyjä yhdisteitä on kuitenkin mahdollista kulkeutua tutkittavien kasvien välillä useita reittejä (Rahman ym., 2019; Figueredo ym., 2021; Henriksson ym., 2013). Tämä on osoittautunut haasteeksi arvioitaessa juuri sienijuuriverkostojen välityksellä tapahtuneen kuljetuksen osuutta suhteessa muihin mahdollisiin tapahtumiin. Kasvit voivat esimerkiksi erittää isotooppimerkittyjä yhdisteitä maaperään juurieritteinä monissa eri muodoissa, kuten hiilihydraatteina sekä amino- tai rasvahappoina (Rahman ym., 2019), minkä jälkeen ne voivat kulkeutua kasviyksilöiden välillä maanesteeseen liuenneena diffuusion tai massavirtausten mukana (Rahman ym., 2019; Figueredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Sienijuuriverkostoihin kuuluvien sienirihmojen sekä kasvien juurten on lisäksi mahdollista ottaa kasvin tai sienien toimesta aiemmin maahan eritettyjä yhdisteitä sisäänsä, kun kyseiset yhdisteet ovat ehtineet jo edetä maaperässä nesteeseen liuenneina jonkin matkaa (Figueredo ym., 2021). Niiden kasvaessa maassa tiiviisti limittäin edellä mainittu on entistä todennäköisempää. Näiden lisäksi maaperän eliöt, maaperäeläimet sekä erilaiset mikrobit, vaikuttavat maahan päässeiden merkittyjen yhdisteiden liikkeisiin

muokatessaan eloperäistä ainesta maaperässä (Henriksson ym., 2023). Osan yhdisteistä on myös mahdollista päästä kulkemaan tutkimuskasvien välillä ilman välityksellä (Rahman ym., 2019; Henriksson ym., 2023). Esimerkiksi hiiliyhdisteitä voi soluhengityksen seurauksena vapautua tutkittavista kasveista ilmaan hiilidioksidina, ja vastaanottajakasvin on puolestaan mahdollista ottaa niitä sisäänsä versonsa kautta (Henriksson ym., 2023). Soluhengityksen tapahtuessa eliöiden maanalaisissa osissa, hiilidioksidin on mahdollista päästä vapaututumaan maaperään (Henriksson ym., 2023).

Merkittyjen yhdisteiden mahdollisten kulkureittien säätelyyn käytetään sienijuuriverkostoja tutkittaessa erilaisia kontrollikäsittelyjä (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Yksi kasvualustaan kohdistuva kontrollikäsittely on tiheästä verkostosta valmistettujen kasvatuspussien (*mesh bags*) käyttö koeasetelmissa (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Verkkojen silmäkoon valinnalla pystytään vaikuttamaan siihen, onko kasvien juurten tai sienten rihmojen mahdollista kasvaa niiden läpi, jolloin pystytään vaikuttamaan siihen, millaisia yhteyksiä tutkittavien kasvien välille voi syntyä kasvualustassa. Eräs esimerkki verkkopussien käyttämisestä osana koeasetelmaa on Songin ym. (2015) tutkimus, jossa haluttiin selvittää, aiheuttaisiko hyönteisten tai ihmisen manuaalisesti aiheuttama vahinko hiilen ja stressientsyymien kulkeutumisen vahingoitetuilta harmaadouglassuilla (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) vahingoittamattomille keltamännnyille (*Pinus ponderosa*) EM-verkostojen kautta. Kyseisessä tutkimuksessa on käytetty kolmea eri käsittelyä kasvien välisten juuri- ja sienirihmasyhteyksien muodostumisen säätelyyn. Tutkittavia kasveja kasvatettiin pareittain siten, että mahdollisena yhdisteiden luovuttajana toimivaa *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* -yksilöä kasvatettiin aina joko 0.5 µm:n tai 35 µm:n silmäkoon verkkopussissa tai kokonaan ilman verkkopussia samassa kasvualustassa kuin vastaanottajaksi oletettua *Pinus ponderosa* -yksilöä. 0.5 µm:n silmäkoon verkkojen läpi pääsevät kasvamaan vain sienirihmat, 35 µm:n silmäkoon verkkojen läpi puolestaan sekä kasvien juuret että sienirihmat. Verkkopussit eivät kuitenkaan estä maanesteen tai siihen liuenneiden yhdisteiden pääsyä lävitseen, minkä seurauksena isotooppimerkittyjen yhdisteiden sienijuuriverkostojen ulkopuolista liikkumista kasvilta toiselle nesteeseen mukana ei ole mahdollista poissulkea (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Verkkopussien käyttö on lisäksi saanut kritiikkiä siitä, että niiden asentaminen aiheuttaa maaperään

mekaanista häiriötä, minkä seurauksena maaperän hiukkasten väliin on mahdollista jäädä pieniä rakoja, jotka vaikuttavat maan hydrauliseen johtavuuteen (Henriksson ym., 2023).

Verkkopussien lisäksi on olemassa muitakin merkittyjen yhdisteiden kulkureittien erittelyyn tähtääviä kontrolleja. Esimerkiksi Simard ym. (1997b) ovat tutkineet ^{13}C - ja ^{14}C -hiilen kuljetusta paperikoivujen (*Betula papyrifera*) ja douglaskuusten (*Pseudotsuga menziesii*) välillä EM-verkoston välityksellä kenttäolosuhteissa. Edellä mainittujen lajien lisäksi kokeeseen kuului kontrollina toimivia keräsienijuurta muodostavia *Thuja plicata* -yksilöitä, joilla ei tavata pintasienijuurta. Ektomykorritsa muodostavien lajien välisen kuljetuksen lisäksi tutkimuksessa mitattiin, kuinka paljon merkittyjä yhdisteitä kulkeutui läheisille keräsienijuurta muodostaville jättituijille (*Thuja plicata*) muita mahdollisia reittejä pitkin. Suuremman osan hiilestä arvioitiin kyseisessä tutkimuksessa kulkeneen kasvien välillä EM-verkosta pitkin.

Tutkittaessa yhdisteitä, joiden on mahdollista päästä kulkeutumaan ilman välityksellä tutkimuskasvien välillä, on tarpeellista käyttää kontrolleja, joiden avulla pystytään arvioimaan, kuinka suuri osa havaittavasta yhdisteiden kuljetuksesta on tapahtunut ilmassa (Henriksson ym., 2023). Tämä on mahdollista toteuttaa esimerkiksi siten, että koeasetelmissa käytetään kontrolleina kasveja, jotka jakavat muiden tutkimusyksilöiden kanssa ilmatilan, mutta joita kasvatetaan muista erillisessä kasvualustassa. Tällöin voidaan verrata havaittua kuljetuksen määrää samassa kasvualustassa kasvatettujen kasvien ja kontrolliryhmän välillä.

Isotooppimerkintään perustuviin kokeisiin liittyy sekä hyviä että huonoja puolia (Henriksson ym., 2023). Parhaimmillaan niitä käyttämällä on mahdollista saada hyvin yksityiskohtaista tietoa isotooppien konsentraatioiden muutoksista valituilla aikaväleillä, ja isotooppimerkintämistä on pidetty lupaavana menetelmä useiden erilaisten biologisten systeemien tutkimisen kannalta (West ym., 2006; Henriksson ym., 2023).

Isotooppitutkimuksiin liittyvä huono puoli kuitenkin on, että useat luonnossa tavattavista biologisista prosesseista syrjivät aineiden raskaampia isotooppeja suhteessa kevyempiin, jolloin kokeissa havaitut erot isotooppien konsentraatioissa voivat olla useiden samanaikaisten prosessien seurausta, eivätkä siten välttämättä kerro vain tutkittavasta ilmiöstä itsestään (Henriksson ym., 2023).

4.2 Hiilen kuljetus EM-verkostoissa

Eräs sienijuuriverkostoissa väitetysti kuljetettavista yhdisteistä on hiili, jonka kuljetusta on tutkittu erityisesti EM-verkostojen yhteydessä. Aihetta käsittelevistä isotooppitutkimuksista saadut tulokset ovat kuitenkin ristiriitaisia (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Niistä osassa on tehty havaintoja merkittyjen hiiliyhdisteiden liikkeistä sienijuuriverkostojen yhdistämien kasvien välillä (Simard ym., 1997b; Song ym., 2015). Näiden lisäksi on kuitenkin olemassa useita tutkimuksia, joissa hiiliyhdisteiden kuljetusta tutkittavien kasvien välillä ei ole havaittu, havaittu kuljetus ei ole ollut tilastollisesti merkitsevää tai sienijuuriverkostoilla ei ylipäänsä ole pystytty selittämään havaittuja yhdisteiden liikkeitä (Teste ym., 2009; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023).

Ensimmäiset sienijuuriverkostojen mahdollistamaan hiilen kuljetukseen liittyvät tutkimukset ovat usein käsitelleet mykoheterotrofisia ja miksotrofisia kasveja (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Ne ovat joko kokonaan tai osittain yhteyttämiskyvyttömiä kasveja, joilla kyky loisia fotosynteesiin kykenevien kasvien kustannuksella sienijuuriverkostojen välityksellä. Mykoheterotrofisten kasvien resurssienhankinta perustuu täysin toisenvaraisuuteen, miksotrofisilla kasveilla puolestaan tavataan sekä autotrofisten että mykoheterotrofisten kasvien ominaisuuksia resurssienhankinnan suhteen. Esimerkiksi eräiden kämmekkäkasvien (*Orchidaceae*) ja kanervakasvien (*Ericaceae*) heimoihin kuuluvien taksonien tiedetään hyödyntävän resurssienhankinnassaan EM-verkostoihin kuuluvien pintasienijuurta muodostavien vihreiden kasvien yhteyttämällä tuottamia hiiliyhdisteitä (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021). Näiden kasvien on havaittu muodostavan sienijuuria samojen EM-sientien kanssa, joiden tiedetään muodostavan sienijuurta useiden metsäpuiden kanssa (Figuieredo ym., 2021). Tämän havainnon seurauksena myös metsäpuiden välistä resurssienvaihtoa sienijuuriverkostojen välityksellä on alettu epäillä olevan mahdollista tapahtua.

Hiilen kuljetusta on EM-verkostojen yhteydessä tutkittu erityisesti metsäpuiden kohdalla (Oelmüller, 2019; Henriksson ym., 2023). Aiemmin mainitussa Simardin ym. (1997b) tutkimuksessa havaittiin ensimmäisiä kertoja kaksisuuntaista isotooppimerkittyjen hiiliyhdisteiden kulkeutumista paperikoivujen (*Betula papyrifera*) ja douglaskuusten

(*Pseudotsuga menziesii*) välillä kenttäolosuhteissa. Sitä on pidetty yhtenä EM-verkostojen välityksellä tapahtuvaa hiilen kuljetusta puoltavana esimerkkinä, sillä tutkimuksen toisena vuotena havaittiin keskimäärin 6 %:n nettopositiivista kuljetusta *B. papyrifera* -yksilöiltä *P. menziesii* -yksilöille. Tutkimusta on kuitenkin kritisoitu mahdollisesti puutteellisista kontrollikäsittelyistä.

Edellä mainitun tutkimuksen (Simard ym., 1997b) tulokset hiilen nettokuljetuksen suuruuden suhteen ovat samankaltaisia muiden tutkimusten kanssa, joissa isotooppimerkittyjen hiiliyhdisteiden kuljetusta on havaittu (Simard ym., 1997b; Figuieredo ym., 2021). Kuljetetun hiilen melko alhaisiksi arvioidut määrät ovat herättäneet pohdintaa siitä, onko sienijuuriverkostojen kautta tapahtuvasta hiilen kuljetuksesta kasveille niin suurta hyötyä, että sillä olisi vaikutusta yksilöiden kelpoisuuden kannalta (Figuieredo ym., 2021). Kuljetettujen hiiliyhdisteiden on myös osassa tapauksista huomattu kerääntyneen sienien ja vastaanottajakasvin sienijuuren muodostaviin rakenteisiin ilman, että yhdisteitä siirtyisi lainkaan kasvin omiin solukoihin (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023).

Testen ym. (2009) tutkimus puolestaan toimii esimerkkinä tapauksesta, jossa ei ole ollut mahdollista havaita tilastollisesti merkittävää sienijuuriverkostojen välityksellä tapahtuvaa hiiliyhdisteiden kuljetusta. Sen eräänä päämääränä oli selvittää, tapahtuuko isotooppimerkityn hiilen ja typen kuljetusta douglaskuusten (*Pseudotsuga menziesii*) välillä vanhemmilta yksilöiltä taimille maasto-olosuhteissa. Tutkimuksessa käytettiin kontrollikäsittelyä verkkopusseja siten, että neljä niihin liittyvää käsittelyä olivat seuraavat: 1) verkkopusseja ei käytetty erottamaan tutkimuskasveja, 2) käytössä 250 µm:n silmäkoon verkkopussit, 3) 35 µm:n silmäkoon verkkopussit ja 4) 0.5 µm:n silmäkoon verkkopussit. Tutkimuksessa havaittiin osalla kasveista kohonneita ¹³C-konsentraatioita, ja isotooppimerkityn hiilen arvioitiin siten kulkeneen tutkittavien kasvien välillä kokeen aikana. Tästä huolimatta tilastollisesti merkitsevää eroa sienirihmojen kasvun estävän 0.5 µm:n silmäkoon verkkopussikäsittelyn ja verkkopussittoman nollakontrollin välillä ei havaittu, minkä perusteella kokeen aikana tapahtunutta yhdisteiden kulkua ei voitu pitää sienijuuriverkoston mahdollistamana.

Sienijuuriverkostojen välityksellä kuljetettavien yhdisteiden jakamisesta samaan verkostoon kuuluvien kasvien välillä on olemassa useita, osittain ristiriitaisia ehdotuksia (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021). Yhdisteiden on alkuvaiheen tutkimuksista lähtien havaittu

voivan kulkeutuvan kasvilta toiselle konsentraatiogradienttien mukaisesti suuremmasta pitoisuudesta kohti pienempää (Figuieredo ym., 2021). Kyseistä ehdotusta on kutsuttu nimellä *source-sink theory*. Osassa tutkimuksista on kuitenkin voitu havaittu toisenlainen ilmiö, jossa resurssienvaihdon on havaittu olevan kontrolloitua siten, että eniten verkostolle hyödykkeitä luovuttaneet kasvit saavat vastineeksi muita enemmän resursseja (nk. *biological market theory*) (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021). Sekä sienien että kasviosakkaiden ajatellaan tällöin potentiaalisesti tunnistavan verkoston parhaat yksilöt resurssienvaihdon kannalta, ja priorisoivan vuorovaikuttamista näiden kanssa (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021). Joillekin kasveille on puolestaan havaittu olevan mahdollista hyötyä sienijuuriverkostoista huomattavasti luovuttamatta vastavuoroisesti takaisin juuri lainkaan resursseja (van der Heijden ym., 2014). Tällaisia ovat esimerkiksi aiemmin mainitut mykoheterotrofiset ja mikсотrofiset kasvit.

Myös taimivaiheen kasveja pidetään eräänä EM-verkostoista erityisesti hyötyvänä kasviryhmänä. Van der Heijdenin ym. (2014) mukaan osassa boreaalisisissa metsissä toteutetuista tutkimuksista on havaittu osan aikuisten puiden sienijuuriverkostoihin luovuttamasta hiilestä kulkeutuneen läheisille pienikokoisille puun taimille, jotka kuuluvat samaan EM-verkostoon. Tämä on johtanut hypoteesiin siitä, että aikuisten puiden voi olla mahdollista edistää nuorten taimivaiheen kasvien kasvua ja selviytymistä luovuttamalla niille resursseja, kuten hiiltä, sienijuuriverkostojen välityksellä (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Englanniksi kyseistä hypoteesia kutsutaan nimellä '*mother tree hypothesis*', ja se on herättänyt huomattavan määrän kiinnostusta myös tiedeyhteisön ulkopuolella (Henriksson ym., 2023). Karstin ym. (2023) mukaan aiheeseen liittyvää tutkimusta tarkasteltaessa on mahdollista huomata positiivista vääristymää saatujen tulosten tulkinnassa sienijuuriverkostojen välityksellä käytävän resurssienvaihdon ekologisen merkittävyyden puolesta metsäpuiden tapauksessa. Lisäksi Henrikssonin ym. (2023) mukaan boreaalisisissa metsissä ei yleensä havaita ehdotettujen fasilitoivien vaikutusten implikoimaa taimien tehostunutta kasvua aikuisten puiden yhteydessä. Päinvastoin taimien joutuessa kilpailemaan maanalaisista resursseista aikuisten yksilöiden kanssa niiden kasvussa ja selviytyvydessä havaitaan usein heikkenemistä. Eräs *mother tree* –hypoteesin saama kritiikki on, että se korostaa liikaa potentiaalisia aikuisten

puiden tarjoamia kasvua helpottavia vaikutuksia taimille suhteessa läheisen sijainnin aiheuttamiin kilpailusta johtuviin haittoihin (Henriksson ym., 2023).

Useissa lähteissä kuitenkin epäillään varhaisesta sienijuuriverkoston liittymisestä voivan olla taimivaiheen kasveille hyötyä (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Figuieredo ym., 2021). Taimien esimerkiksi uskotaan pystyvän muodostamaan itselleen sienijuuren nopeammin, mikäli alueella tavataan valmiita sienijuuriverkostoja (van der Heijden ym., 2014), jolloin sen on ajateltu voivan tapahtua jopa nopeammin kuin maaperän itiöpankin sieni-itiöistä (Figuieredo ym., 2021). Tästä ajatellaan voivan olla nuorille kasveille hyötyä sen perusteella, että laajalle alueelle ulottuvat sienirihmastot suurentavat sen ravinteiden ja veden keräämiseen käytössä olevaa alaa ja mahdollistavat yhteydet läheisiin aikuisiin kasveihin (van der Heijden ym., 2014; Figuieredo ym., 2021). Niiden ei lisäksi ajatella joutuvan osallistumaan sienijuuriverkostojen ylläpidosta aiheutuviin kustannuksiin pienen kokonsa vuoksi juuri lainkaan.

Ajatusta siitä, että hiiliyhdisteitä olisi mahdollista kuljettaa suoraan kasviyksilöltä toiselle sienijuuriverkostojen välityksellä, on kritisoitu myös kasvikeskeisestä lähestymistavasta (Henriksson ym., 2023). Sieniosakkaiden nimittäin tiedetään potentiaalisesti olevan voimakkaita hiilinieluja (Courty ym., 2010; Henriksson ym., 2023), ja verkostoja myöten tapahtuvasta kuljetuksesta on oltava hyötyä myös sieniosakkaan kelpoisuuden kannalta, jotta sen on evolutiivisesti ollut mahdollista kehittyä (Henriksson ym., 2023). Osa tutkijoista on kuitenkin ehdottanut, että näin voi olla mahdollista tapahtua tilanteissa, joissa sienellä on käytössään hiiltä yli oman tarpeen (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Tällöin sieni saattaa hyötyä kasvien välisen kuljetuksen reittinä toimimisesta, sillä turvaamalla isäntäkasviensa hengissä säilymisen sillä on jatkossakin käytössä useita reittejä hiilihydraattien saamiseksi. Tällä hetkellä ei lisäksi tunneta kemiallista mekanismia, jonka avulla olisi mahdollista sienijuuriverkostossa tapahtuneen kuljetuksen päätteeksi siirtää kuljetetut hiiliyhdisteet sieneltä kasville, vaan ainoastaan sienijuurisymbioosien yhteydessä yleisesti tavattavan kasviosakkaalta sienelle kulkevan suunnan molekyylitason tapahtumat ovat tiedossa (Henriksson ym., 2023).

Hiiliyhdisteiden kuljetukselle sienijuuriverkostoissa on ehdotettu myös vaihtoehtoisia tapoja (Henriksson ym., 2023). Sen on esimerkiksi ehdotettu voivan tapahtua yhdessä typen kanssa esimerkiksi aminohappoina, eikä siten välttämättä suoraan hiiliyhdisteinä (Simard ym., 2012;

Henriksson ym., 2023). Tällöin sieniosakkaan metabolian myötä kasveilta saadut hiilihydraatit voivat tulla yhdistellyiksi sienen maasta keräämiin typpiyhdisteisiin ja tulla kuljetetuksi toisille kasveille näiden mukana. Tässä tapauksessa hiilen kuljetus olisi kuitenkin enemmän sieniosakkaan kuin hiiltä sille luovuttaneen kasvin säätelemää, mikä on ristiriidassa *mother tree* –hypoteesin kanssa.

5 Yhteenveto

Sienijuuriverkostojen muodostumista pidetään luonnossa todennäköisenä (Kennedy ym., 2003; Courty ym., 2010; Figuieredo ym., 2021). Ne yhdistetään moniin potentiaalsiin hyötyihin yhdistämiensä kasvien kannalta (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Figuieredo ym., 2021). EM-verkostojen yhteydessä tutkijoiden huomio on usein kohdistunut sienijuuriverkostojen mahdollistamaan hiilen kuljetukseen, ja erityisesti metsäpuiden välinen vuorovaikuttaminen sienijuuriverkostojen välityksellä on kerännyt huomiota myös tiedeyhteisön ulkopuolella (Oelmüller, 2019; Henriksson ym., 2023).

Tähän mennessä hiiliyhdisteiden mahdollisesta kuljetuksesta EM-verkoston yhdistämien kasvien välillä on kuitenkin saatu ristiriitaisia tuloksia (Henriksson ym., 2023). Osassa isotooppitutkimuksista on havaittu hiiliyhdisteiden liikkumista EM-verkoston yhdistämien kasvien välillä (Simard ym., 1997b). Nämä havainnot viittaavat siihen, että hiilen kuljetusta voi mahdollisesti tapahtua EM-verkostojen välityksellä ainakin tietyissä tilanteissa (Simard ym., 1997b; Courty ym., 2010; van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Hiilen nettokuljetuksen on kuitenkin keskimäärin huomattu olevan määriltään melko pientä (Simard ym., 1997b; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Kyseisen havainnon pohjalta on syntynyt kiistaa siitä, onko kasviyksilöiden välillä tapahtuva hiilen kuljetus määrältään sellaista, että siitä on kasveille varsinaista kelpoisuuteen vaikuttavaa merkitystä (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Tämän lisäksi osassa tutkimuksista ei ole havaittu merkittyjen yhdisteiden liikkumista kasvien välillä lainkaan tai kulkeneiden yhdisteiden määrät eivät ole olleet tilastollisesti merkitseviä (Teste ym., 2009; Henriksson ym., 2023).

Sienijuuriverkostojen tutkimiseen liittyy teknisiä haasteita. Osa näistä liittyy sienirihmojen ja maaperän ominaisuuksiin, ja osa puolestaan käytettyihin tutkimusmenetelmiin (Figuieredo ym., Henriksson ym., 2023). Eräs näistä haasteista on sienirihmojen hauraus, jonka vuoksi ne ovat hyvin herkkiä vaurioitumaan mekaanisen häiriön seurauksena. Tämä tekee kokeiden järjestelystä haastavaa, sillä tutkittavien yksilöiden kasvualustaan on usein syytä kohdistaa kontrollikäsitteilyjä, mikä kuitenkin vaurioittaa tutkittavaa systeemiä. Isotooppitutkimusten haasteena lisäksi on, että erilaisten yhdisteiden on mahdollista kulkeutua kasvien välillä useita eri reittejä pitkin (Rahman ym., 2019; Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Sienijuuriverkostot ovat vain yksi näistä reiteistä, ja tieto niitä pitkin kulkeneiden yhdisteiden

määristä vaatii muiden mahdollisten reittien rajoittamista kontrollikäsittelyjen avulla (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Edellä mainittujen haasteiden vuoksi ilmiöstä on isotooppimerkinnän keinoin ollut tähän mennessä haastavaa saada kerättyä tarpeeksi luotettavaa dataa, jotta ilmiöstä olisi mahdollista tehdä yleistäviä johtopäätöksiä. Uusien tutkimusmenetelmien ja kontrollien kehittäminen saattaa olla tähän ratkaisu. Figuiereedo ym. (2021) esimerkiksi pitävät sienijuurisyntbioosiin liittyviltä geeneiltään muokattuja mutanttilinjaisia kontrollikasveja eräänä potentiaalisena tulevana keinona parantaa isotooppitutkimuksista saatuja tuloksia.

Sienijuuriverkostojen mahdollistaman resurssienvaihdon kemiallisesta perustasta ja ekologisesta merkityksestä tiedetään siis vielä melko rajallisesti (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Figuiereedo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Esimerkiksi hiilen kuljetuksen suhteen ei tiedetä, millaisella mekanismilla hiiliyhdisteiden on mahdollista siirtyä kuljetuksen päätteeksi sieneltä kasville, eikä yhdisteiden kuljetuksen tarkoista molekyylitason tapahtumista ole tietoa (Figuieredo ym., 2021; Henriksson ym., 2023). Useissa lähteissä sienijuuriverkostojen mahdollista ekologista merkitystä kuitenkin korostetaan, ja osa tutkijoista arvioi niiden välityksellä tapahtuvalla resurssienvaihdolla voivan olla merkittävä rooli kasviyksilöiden kelpoisuuden ja sen myötä kasviyhteisöjen rakenteiden kannalta (van der Heijden ym., 2014; Oelmüller, 2019; Figuiereedo ym., 2021). Tätä on perusteltu sillä, etteivät tutkimuksissa havaitut yhdisteiden nettokuljetusten määrät ole aina olleet tasapainossa verkoston osapuolten kesken (van der Heijden ym., 2014; Figuiereedo ym., 2021). Yhden yksilön hyötyessä verkostosta muita enemmän se voi olla mahdollisesta saavuttaa kilpailuedun, joka voi näkyä kohonneena kelpoisuutena. Mikäli sienijuuriverkostoilla tullaan tulevaisuudessa havaitsemaan selkeämmin olevan merkitystä kasviyhteisöjen kannalta, niiden toiminnan parempaan ymmärtämiseen tähtäävä perustutkimus saattaa myöhemmin toimia pohjana uusille soveltavalle tutkimukselle, joka saattaa EM-verkostojen kohdalla liittyä esimerkiksi kestävämmän ja tehokkaamman metsänhoidon kehittämiseen.

6 Lähdeluettelo

- Beiler, K. J., Simard, S. W., & Durall, D. M. (2015). Topology of tree–mycorrhizal fungus interaction networks in xeric and mesic Douglas-fir forests. *Journal of Ecology*, *103*(3), 616–628. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12387>
- Courty, P.-E., Buée, M., Diedhiou, A. G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault, M.-P., Uroz, S., & Garbaye, J. (2010). The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(5), 679–698. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.12.006>
- Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S., & Bonfante, P. (2020). Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, *18*, 649–660. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0402-3>
- Figueiredo, A. F., Boy, J., & Guggenberger, G. (2021). Common Mycorrhizae Network: A Review of the Theories and Mechanisms Behind Underground Interactions. *Frontiers in Fungal Biology*, *2*:735299. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2021.735299>
- Henriksson, N., Marshall, J., Högberg, M. N., Högberg, P., Polle, A., Franklin, O., & Näsholm, T. (2023). Re-examining the evidence for the mother tree hypothesis – resource sharing among trees via ectomycorrhizal networks. *New Phytologist*, *239*(1), 19–28. <https://doi.org/10.1111/nph.18935>
- Karst, J., Jones, M. D., & Hoeksema, J. D. (2023). Positive citation bias and overinterpreted results lead to misinformation on common mycorrhizal networks in forests. *Nature Ecology & Evolution*, *7*, 501–511. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-01986-1>
- Kennedy, P. G., Izzo, A. D., & Bruns, T. D. (2003). There is high potential for the formation of common mycorrhizal networks between understorey and canopy trees in a mixed evergreen forest. *Journal of Ecology*, *91*(6), 1071–1080. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00829.x>
- Lehto, T., & Zwiazek, J. J. (2011). Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza*, *21*, 71–90. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0348-9>

- Martin, F., Kohler, A., Murat, C., Veneault-Fourrey, C., & Hibbett, D. S. (2016). Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, *14*(12), 760–773. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.149>
- Oelmüller, R. (2019). Interplant communication via hyphal networks. *Plant Physiology Reports*, *24*(4), 463–473. <https://doi.org/10.1007/s40502-019-00491-7>
- Rahman, M. K. U., Zhou, X. G., & Wu, F. Z. (2019). The role of root exudates, CMNs, and VOCs in plant-plant interaction. *Journal of Plant Interactions*, *14*(1), 630–636. <https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1689581>
- Salonen, V. (2006). *Kasviekologia: Millaista on luonnonkasvien elämä?* Sanoma Pro Oy.
- Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrold, D. D., Durall, D. M., & Molina, R. (1997b). Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, *388*, 579–582. <https://doi.org/10.1038/41557>
- Song, Y. Y., Simard, S. W., Carroll, A., Mohn, W. W., & Zeng, R. S. (2015). Defoliation of interior Douglas-fir elicits carbon transfer and stress signalling to ponderosa pine neighbors through ectomycorrhizal networks. *Scientific Reports*, *5*:8495. <https://doi.org/10.1038/srep08495>
- Teste, F. P., Jones, M. D., & Dickie, I. A. (2020). Dual-mycorrhizal plants: their ecology and relevance. *New Phytologist*, *225*(5), 1835–1851. <https://doi.org/10.1111/nph.16190>
- Teste, F. P., Simard, S. W., Durall, D. M., Guy, R. D., Jones, M. D., & Schoonmaker, A. L. (2009). Access to mycorrhizal networks and roots of trees: importance for seedling survival and resource transfer. *Ecology*, *90*(10), 2808–2822. <https://doi.org/10.1890/08-1884.1>
- van der Heijden, M. G. A., Martin, F. M., Selosse, M.-A., & Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, *205*(4), 1406–1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- West, J. B., Bowen, G. J., Cerling, T. E., & Ehleringer, J. R. (2006). Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*(7), 408–414. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.04.002>