

Pro Gradu – tutkielma

**Suojakasvina toimivan kultapiiskun (*Solidago virgaurea*)
vaikutus naapurikasvien
arbuskelimykorritysymbioosiin sekä putkilokasvien
laji- ja yksilömäärään tunturiniityllä**

Jenni Tikka



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

24.6.2010

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristönhoito

TIKKA, J. : Suojakasvina toimivan kultapiiskun (*Solidago virgaurea*) vaikutus naapurikasvien arbuskelimykorrhizasymbioosiin sekä putkilokasvien laji- ja yksilömäärään tunturiniityllä

Pro Gradu – tutkielma: 37 s.

Työn ohjaaja: PhD Minna-Maarit Kytöviita

Tarkastajat: Prof. Janne Kotiaho, Prof. Mikko Mönkkönen

Heinäkuu 2010

Hakusanat: arktinen elinympäristö, fasilitaatio, häiriö, sukkessio, ympäristöstressi

TIIVISTELMÄ

Kasviyhteisössä toimii samanaikaisesti monenlaisia vuorovaikutussuhteita eri kasvilajien ja kasviyksilöiden välillä, mutta myös erilaiset symbionttiset suhteet vaikuttavat kasviyksilöiden kasvuun ja selviytymiseen. Ympäristöstressin kasvaessa fasilitaation eli positiivisten vuorovaikutusten suhteellinen osuus kasvaa ja kilpailun merkitys kasviyhteisön rakenteelle ja toiminnalle vähenee. Ekosysteemit ovat dynaamisia ja jatkuvan muutoksen kohteena, jossa erilaiset häiriöt vaihtelevat ajallisesti, paikallisesti ja laajuudeltaan. Häiriön jälkeen sukkession kulku riippuu erilaisista alueellista bioottisista ja abioottisista tekijöistä. Arktiset ekosysteemit ovat haastavia elinympäristöjä, joiden lyhyt kasvukausi, alhaiset lämpötilat ja ravinteiden vähyyset asettavat kasveille omanlaisia haasteita. Maakasveista 80 % muodostaa symbionttisen suhteen mykorrhizasientien kanssa ja arbuskelityypin mykorrhitsa (AM) on näistä yleisin. Sieni voi lisätä kasvin ravinteiden tai veden saatavuutta, sekä suojata kasvia patogeeneiltä. Kasvi puolestaan antaa sienelle fotosynteesin avulla tuottamia hiiliyhdisteitä. Tutkimuksessani testattiin hypoteesia, jonka mukaan ankarissa olosuhteissa, kuten arktisissa ekosysteemeissä kasvavilla kasveilla, kasvien väliset vuorovaikutussuhteet ovat nettovaikutuksiltaan positiivisia. Tavoitteena oli selvittää tunturiniityillä esiintyvän kultapiiskun (*Solidago virgaurea*) mahdollisuutta toimia suojakasvina ylläpitämällä maaperässä arbuskelimykorrhitsa sieniyhteisöä sekä vaikuttaa kasvien yksilö- ja lajimääriin. Tutkimuksessa käytettiin Kilpisjärvelle vuonna 1999 perustettua koetta, missä tutkimusalat oli jaettu kolmeen eri käsittelyyn. Käsittelyitä olivat (i) poisto-käsittely, jolta oli poistettu kaikki kasvillisuus, (ii) kultapiisku-käsittely, jolta oli poistettu kaikki kasvillisuus ja takaisinistutettu 100 aikuista kultapiiskua sekä (iii) kontrolli, jonka kasvillisuuden oli annettu olla ennallaan. Aloille oli estetty kasvillisuuden palautumien aina vuoteen 2005 asti, jonka jälkeen kasvillisuus on saanut kehittyä luontaisesti. Kesällä 2009 kerättyjen juuri- ja versonäytteiden avulla selvitettiin kasvin ja sienien välistä vuorovaikutusta eri kasvilajeilla. Biomassan ja kasvin juurissa sijaitsevan sienijuurisienen määrän välinen yhteys ei ollut aivan suoraviivainen, mikä saattaa johtua eri sienilajien vastakkaisista vaikutuksista kasvin kasvuun. Kultapiiskualoilla sienijuurisienen määrä kasvien juurissa oli suurempi kuin paljasaloilla, joten kultapiisku ylläpiti arbuskelisieniyhteisöä maaperässä ja mahdollisti arbuskelisienistä riippuvaisen lajiston leviämistä alueelle. Kultapiisku vaikutti positiivisesti myös aloilla kasvavien kasvien yksilömääriin. Kultapiiskun käyttö suojakasvina vaatii kuitenkin lisätutkimuksia ja mukaan tulisi huomioida alueella oleva voimakas porotalous.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Ecology and Environmental Management

TIKKA, J.: European goldenrod (*Solidago virgaurea*) as a nurse plant and its effect to neighbour plant arbuscular mycorrhizal symbiosis and vascular plant species number in two arctic meadows

Master of Science Thesis: 37 p.

Supervisor: PhD Minna-Maarit Kytöviita

Inspectors: Prof. Janne Kotiaho, Prof. Mikko Mönkkönen

July 2010

Key Words: arctic ecosystem, disturbance, environmental stress, facilitation, succession

ABSTRACT

There are several interactions between different plant species and plant individuals in the plant communities. There are also symbiotic relationships that influence plant survival and growth. Positive interactions, also known as facilitation, increase when an environmental stress becomes more severe and competition becomes less important in the plant community. Ecosystems are dynamic and under a continuous change. There is temporal and spatial variation in disturbance regime. After disturbance succession depends on different biotic and abiotic factors. Local climate conditions and interactions between different organisms are important for the course of the succession. Short growing season, low temperatures and shortage of nutrients make an arctic ecosystem a challenging habitat for plants. The arctic systems are also susceptible for disturbances and recovery from disturbance can take a long time. Over 80 % of land plants are mycorrhizal and an arbuscular mycorrhizal symbiosis (AM) is the predominant type. The AM fungus receives carbon from the host and the host plant gains enhanced uptake of nutrients, improved water relations and reduced pathogenic infections through the symbiosis. The aim of this study was to test the hypothesis that under severe climate conditions the net effect of interactions between plants is positive. I hypothesized that transplanted European goldenrod (*Solidago virgaurea*) could function as a nurse plant and maintain the mycorrhiza community in the soil of the arctic meadows and thus increase plant individual and species number in the area. Experimental plots were established in Kilpisjärvi 1999. The plots were divided into three treatments: (i) no-vegetation, where all vegetation was removed, (ii) monoculture, where all vegetation was removed and then revegetated by planting of 100 mature goldenrods, (iii) control, where vegetation was left untouched. Seedling establishment was prevented until 2005, after that vegetation has developed naturally. In the summer of 2009 shoot and root samples were collected from the arctic meadows in Kilpisjärvi. The aim was to find out the strength of the plant and the fungus interaction in different plant species. There was not a straightforward connection between plant biomass and frequency of the fungi in the plant roots. A reason for that could be an antagonistic effect of different fungal species for a plant growth. The quantity of the fungi in the plant roots as well as the number of plant individuals was greater in transplanted plots than in the no-plant plots. The

goldenrod maintains mycorrhizal community in the soil and at the same time can facilitate dispersion of mycorrhizal dependent plant species to the area. However, using the European goldenrod as a nurse plant requires more research. For example, one needs to take into account the effect of reindeer herding in the area.

Sisältö

1. JOHDANTO.....	6
1.1 Kasvien välisiä positiivisia ja negatiivisia vuorovaikutuksia kasviyhteisöissä	6
1.2 Kasvillisuussukcesso ja häiriöt	7
1.3 Arktisen ekosysteemin tunnuspiirteitä ja haasteita kasvillisuudelle	7
1.4 Mykorritsasienet ja niiden merkitys kasvien välisissä vuorovaikutuksissa	8
1.5 Tutkimuksen tavoitteet	10
2. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	10
2.1 Tutkimusalueet	10
2.2 Tutkimuslajit	12
2.3 Juurinäytteet	12
2.4 Biomassa mittaukset.....	14
2.5 Tutkimusalueiden kasvilajimäärät.....	14
2.6 Tilastolliset analyysit.....	15
3. TULOKSET	16
3.1 Mykorritsasienten määrä kasvin juuressa.....	16
3.1.1 <i>Deschampsia flexuosa</i>	16
3.1.2 <i>Gnaphalium norvegicum</i>	17
3.1.3 <i>Bistorta vivipara</i>	17
3.1.4 <i>Rumex acetosa</i>	17
3.1.5 Parittaiset vertailut.....	17
3.2 Biomassan ja sienijuurisienen määrän väliset korrelaatiot.....	18
3.3 Käsittelyiden vaikutus kasvilajimääriin	19
4. TULOSTEN TARKASTELU	22
4.1 Symbionttisten sienten määrä kasvien juuressa	22
4.2 Kasvin koon ja sienijuurisienen määrän välinen yhteys	25
4.3 Kasvien laji- ja yksilömäärään vaikuttavia tekijöitä	28
4.4 Johtopäätökset	31
Kiitokset.....	31
Kirjallisuus	31

1. JOHDANTO

1.1 Kasvien välisiä positiivisia ja negatiivisia vuorovaikutuksia kasviyhteisöissä

Kasviyhteisöissä toimii samanaikaisesti monenlaisia vuorovaikutussuhteita, sekä eri kasvilajien, että eri kasviyksilöiden välillä. Positiiviset ja negatiiviset vuorovaikutukset muokkaavat kasviyhteisöjä vaikuttaen samalla sekä ekosysteemin rakenteeseen, että sen toimintaan (Bruno ym. 2003). Kasvien välillä olevia negatiivisia vuorovaikutuksia ovat kilpailu (Aguilera & Lauenroth 1993, Day ym. 2003) sekä allelopatia (Hierro & Callaway 2003). Kilpailua esiintyy, kun kaksi eliötä käyttää samoja rajallisia ympäristöresursseja, kuten ravinteita tai vettä. Kilpailu voi olla niin lajinsisäistä kuin lajienvälistäkin. Allelopatialla taas tarkoitetaan kasvien tuottamia kemiallisia yhdisteitä, joilla estetään tai haitataan toisten kasviyksilöiden kasvua (Callaway & Aschehoug 2000, Bais ym. 2003). Fasilitaatiolla tarkoitetaan positiivisia vuorovaikutuksia, jolloin kasviyksilö saa jonkinlaista hyötyä siitä, että kasvaa toisen kasviyksilön läheisyydessä (Callaway 1995, 1997). Fasilitaatioon liittyy läheisesti 'nurse plant' eli suojakasvi käsite, missä suojakasvi auttaa toisen tai saman lajin siementaimia ilman, että sille itselleen koituu vuorovaikutuksesta haittaa (Armas & Pugnaire 2005). Suojakasvi voi esimerkiksi kerätä tyvelleen siemeniä ja suojata niitä siemeniä syövilta linnuilta ja näin olleen edesauttaa siementaimien kehitystä (Aerts ym. 2006). Positiivisia vuorovaikutuksia kasvien välillä voi syntyä useiden eri mekanismien kautta ja vaikutukset voivat olla niin suoria kuin epäsuoriaakin. Suoria vaikutuksia voi olla ravinteiden, kuten typen ja fosforin sekä orgaanisen aineksen lisääminen maaperään (Butterfield & Briggs 2009), epäsuotuisten olosuhteiden parantaminen tarjoamalla tuulensuojaa tai muuttamalla mikroilmaston lämpötilaa ja kosteusoloja (Carlsson & Callaghan 1991) tai lisäämällä hapen määrää maaperässä, varsinkin kosteikoissa, missä maaperässä on runsaasti vettä (Callaway & King 1996). Epäsuoria vaikutuksia ovat pölyttäjien houkuttelu (Ghazoul 2006), suojaaminen kasvinsyöjiltä eli herbivorialta (Brooker ym. 2006, Graff ym. 2007) sekä hyödyllisten mykorritsa- tai muiden maaperämikrobien ylläpitäminen maaperässä (Dickie ym. 2007, van der Heijden & Horton 2009).

Abioottisella stressillä tarkoitetaan yleisesti kaikkia ulkoisia olosuhteita, joihin eivät vaikuta muut elävät organismit, mutta jotka vähentävät kasvin kasvua, selviytymistä tai fekunditeettiä (Welden & Slauson 1986). Kasvin kokema stressi merkitsee siis tekijöitä, jotka rajoittavat fotosynteesiä, häiriöllä puolestaan tarkoitetaan tekijöitä, jotka vähentävät tai tuhoavat kasvin biomassaa (Grime 1977). Fasilitaation merkityksen on katsottu kasvavan elinympäristön ankaruuden lisääntyessä (Cavieres ym. 2002). Stressiä kasville voivat aiheuttaa alhaiset lämpötilat kasvukauden aikana (Callaway ym. 2002) tai heikko veden saatavuus (Cavieres ym. 2006), mitkä molemmat haittaavat merkittävästi kasvin fotosynteesin tehokkuutta. Fasilitaation tärkeys kasvaa ympäristön abioottisen stressin kasvaessa, kun taas suotuisimmissa olosuhteissa kilpailun suhteellinen merkitys on suurempi (Callaway 1997, Callaway & Walker 1997, Choler ym. 2001, Brooker ym. 2008). Fasilitaation ei ole aina kuitenkaan havaittu kasvavan suoraan ympäristön aiheuttaman stressin määrän kasvaessa (Maestre ym. 2005). Kasvilajien ja eri kasviyksilöiden välisissä vuorovaikutuksissa on paitsi alueellisesti, myös ajallisesti vaihtelua. Kilpailun ja fasilitaation suhteellisten osuuksien on havaittu vaihtelevan samassa kasviyhteisössä eri vuosien välillä (Greenlee & Callaway 1996, Tielbörger & Kadmon 2000), mutta vaihtelua voi olla myös saman kasvukauden aikana riippuen esimerkiksi sadannasta ja sen jakautumisesta kasvukauden aikana (Hastwell & Facelli 2003, Kikvidze ym. 2006).

1.2 Kasvillisuussukessio ja häiriöt

Luonnontilaisille yhteisöille on tunnusomaista, että ne ovat dynaamisia ja spatiaalisesti heterogeenisiä systeemejä (Sousa 1984). Erilaiset häiriöt vaikuttavat ekosysteemitasolla primaarituotantoon, biomassan kertymiseen sekä ravinteiden kiertoon (Sousa 1984). Tietyllä paikalla ajan kuluessa tapahtuvaa eliöyhteisön muuttumista kutsutaan suknessioksi (Connell & Slatyer 1977). Primaarisuknessio syntyy alueella, missä ei ole aiemmin ollut kasvillisuutta esimerkiksi jäätikön vetäytymisen seurauksena. Primaarisuknession aikana orgaanisen aineksen ja ravinteiden määrä, maaperän kosteus ja pH muuttuvat (Chapin ym. 1994). Sekundaarinen suknessio tapahtuu alueella, missä jokin häiriö on tuhonnut alueella jo ennestään kasvanutta kasvillisuutta (Wang ym. 2007). Sekundaarinen suknessio varsinkin ravinneköyhillä alueilla muistuttaa primaarisuknessiota, jossa myös ravinteiden ja orgaanisen aineksen määrä maaperässä lisääntyvät (Berendse 1998). Ekosysteemeihin kohdistuvat häiriöt voivat olla fysikaalisia tai biologisia, sekä niiden voimakkuus ja laajuus voivat vaihdella (Sousa 1984). Merkittävimpiä häiriöitä ekosysteemien rakenteelle ja toiminnalle on aikojen kuluessa aiheuttanut ihminen (Vitousek ym. 1997).

Suknession etenemiseen ja suuntaan vaikuttavat abioottiset tekijät, esimerkiksi ilmasto-olosuhteet, mutta myös bioottiset tekijät, kuten kasvien lajijominaisuudet (Burylo ym. 2007). Resurssien saatavuus sekä lajikohtaiset vaatimukset, varsinkin ravinteiden ja valon, sekä niiden määrien muutokset ajan kuluessa ohjaajat myös kasvillisuussuknessiota (Tilman 1985). Vähäinen typen määrä on usein kasvien kasvua rajoittava tekijä maaekosysteemeissä ja näin ollen typen määrän lisääntymisen maaperässä on havaittu vaikuttavan yhteisörakenteeseen ja sekundaarisuknession kulkuun (Tilman 1987). Eri kasvilajeilla on erilaisia strategioita, jotka riippuvat stressin ja häiriön voimakkuudesta ja niiden suhteellisista osuuksista. Tämän vuoksi erilaisen strategian omaavat kasvilajit vallitsevat suknession eri vaiheissa (Grime 1977). Hyvin karuissa ja vaativissa oloissa suknessiota määrää pitkälti alkuperäiset ilmasto-olosuhteet ja alueella jo oleva kasvillisuus (Moreno-de las Heras ym. 2008). Ihmisen aiheuttama voimakas häiriö poistaa luontaista kasvillisuutta, voi aiheuttaa eroosiota ja muuttaa suknession kulkua. Eroosiolla tarkoitetaan maaperän ravinteikkaan pintakerroksen kulumista ja huuhtoutumista veden tai tuulen vaikutuksesta (Abrahams ym. 1995). Ihminen kiihdyttää eroosiota monenlaisissa ekosysteemeissä varsinkin tehomaa- ja metsähakkuiden kautta (Vitousek ym. 1997). Kasvillisuuden luontainen palautuminen eroosiosta kärsiville alueille on vaikeaa ja laajoja maa-alueita menetetään varsinkin kuivilla alueilla aavikoitumisen vuoksi (Aerts ym. 2007). Istuttamalla kestäviä pioneerikasveja tai suojakasveja on yritetty estää eroosion haitallisia vaikutuksia (Abrahams ym. 1995, Aerts ym. 2007, Osman ym. 2009), palauttaa kasvillisuutta alueille joilla maaperä on pilaantunut ja kasvillisuus kadonnut (Holl 2002) tai palauttaa kasvillisuus eroosion muokkaamalle alueelle ja edistää luontaista suknessiota (Elmarsdottir ym. 2003, Gretarsdottir ym. 2004).

1.3 Arktisen ekosysteemin tunnuspiirteitä ja haasteita kasvillisuudelle

Arktisille ekosysteemeille on tyypillistä lyhyt kasvukausi ja alhainen tuottavuus (Gardes & Dahlberg 1996), alhainen lämpötila, sekä heikentynyt veden saatavuus (Bardgett ym. 2007). Arktisissa ekosysteemeissä kasvua rajoittaa myös ravinteiden vähäinen määrä, varsinkin typi (Gold & Bliss 1995), mutta myös fosforin saatavuus voi olla rajoittava tekijä (Jonasson ym. 1999, Gordon ym. 2001). Alhaisen lämpötilan johdosta maaperän orgaanisen aineksen hajotustoiminta ja ravinteiden mineralisaatio on hidasta (Hobbie ym. 2002). Arktisilla alueilla kasvit kilpailevat tyyppisestä maaperän mikrobien kanssa ja typen kiertoon vaikuttaa voimakkaasti vuodenaikaisuus. Alueilla, joilla on talvella pysyvä lumipeite mikrobit ovat aktiivisia suojaavan lumen alla koko talven (Brooks ym. 1998).

Lumien sulamisen jälkeen vapautuu runsaasti ravinteita kasvien käyttöön, kun taas mikrobeille vapautuu ravinteita syksyllä kasvien kuollessa (Brooks ym. 1998). Toisaalta kasvit ja mikrobit luovuttavat ja ottavat ravinteita myös kasvukauden aikana (Jonasson ym. 1999), joten ravinteita on koko ajan sitoutuneena elävään biomassaan. Kasvit voivat käyttää hyväkseen niin orgaanista kuin epäorgaanistakin tyyppiä (Kielland 1994, Lipson ym. 1999). Arktisen kasvillisuuden tyypillisimpiä elomuotoja ovat matalat, ikivihreät varpukasvit, matalat monivuotiset ruohokasvit sekä erilaiset sammalet ja jäkälät (Grime 1977). Arktisilla alueilla kasvavat kasvit pidättävät ravinteita pidempään mm. lehdisään sekä ravinteiden takaisinimeytyminen kuolevista kasvinosista on tehokkaampaa, minkä johdosta monivuotisten ja ikivihreiden kasvien osuus kasvaa näissä elinympäristöissä (Eckstein ym. 1999). Luontainen toipuminen häiriöistä on hidasta ja pientenkin häiriöiden vaikutukset voivat kertyä ja haitata kasvillisuuden selviytymistä ja palautumista alueella (Forbes & Jefferies 1999).

Saman lajin sisällä yksilöiden resurssitarve on samanlainen (Aguilera & Lauenroth 1993) ja lajinsisäisen kilpailun voimakkuus kasvaa resurssien määrän kasvaessa (Nicotra & Rodenhouse 1995). Kasvien tarvitsemat ravinteet eivät ole levittäytyneet tasaisesti maaperään, minkä vuoksi lajinsisäisen ja -välisen kilpailun voimakkuus kasvaa, kun ravinteet ovat jakautuneet laikuittaisesti maaperään (Day ym. 2003). Juurikilpailun kautta maaperässä olevien resurssien kuten veden, tilan ja ravinteiden saatavuus heikkenee toisten kasviyksilöiden levittäytymisen vuoksi (Schenk 2006). Juurikilpailua voidaan kuitenkin välttää esimerkiksi erikoistumalla hyödyntämään maaperän eri kerroksissa olevia resursseja (Gordon & Rice 1992). Arktisilla alueilla kasvien biomassasta kahdeksankymmentä prosenttia on maanalaista ja vain kaksikymmentä prosenttia on maanpäällistä (Capioli ym. 2009), minkä johdosta kuolevat ja hajoavat juuret ovat merkittävä hiilen lähde arktisten alueiden maaperässä. Biomassan jakautumisella on vaikutusta niin maaperän hiilen kuin typen kertymiseen (Mack ym. 2004, Fornara & Tilman 2008). Ravinteiden määrän ollessa alhainen kasvi allokoii suhteessa enemmän biomassaa juuriin kuin maanpäällisiin osiin (Aerts ym. 1991), mikä tehostaa kasvin ravinteiden saatavuutta. Juurten merkitys maaperän eroosioherkkyydelle ja rakenteelle, hapen ja veden kululle sekä veden varastoinnille on myös merkittävä (Angers & Caron 1998). Kasvillisuudella on siten havaittu olevan tärkeä eroosiota estävä vaikutus (Gyssels ym. 2005)

1.4 Mykorrhitsasienet ja niiden merkitys kasvien välisissä vuorovaikutuksissa

Mykorrhitsa eli sienijuuri on kasvin ja sienen välinen symbionttinen, mutualistinen suhde, mikä hyödyttää molempia osapuolia (Brundrett 2004). Kasvin ja sienen välisten vuorovaikutussuhteiden on toisaalta huomattu olevan jatkumo mutualismista aina parasitismiin (Johnson ym. 1997), riippuen esimerkiksi maaperässä saatavilla olevasta fosforin määrästä (Habte & Manjunath 1991), lajinvälisen tai lajinsisäisen kilpailun voimakkuudesta ja kasvipopulaation tiheydestä (Facelli ym. 1999). Sieni auttaa kasvia saamaan enemmän ravinteita, varsinkin fosforia ja tyyppiä sekä vettä, mutta sieni voi myös suojata kasvia patogeeneiltä. Kasvi antaa vuorostaan sienelle yhteyttämisen myötä tuottamiaan hiiliyhdisteitä (Newsham ym. 1995).

Maakasveista yli 80 % muodostaa symbionttisen suhteen mykorrhitsasienten kanssa ja näistä arbuskelityypin mykorrhitsa (AM) on yleisin (Wang & Qiu 2006). AM sienien kasvien juuriin muodostamat arbuskelit ovat sienirakenteita, joissa tapahtuu aineiden vaihto kasvin ja sienen välillä ja vesikkelit ovat sienien varastorakenteita, joissa on varsinkin varastorasvoja (Strack ym. 2003). AM sienet lisääntyvät itiöiden avulla, joita ne tuottavat maanalla ja joita levittävät ainakin eläimet (Allen 1991). Itiöinnin ajoittuminen

kasvukauden eri kohtiin on AM sienilajista riippuvaista, joten eri sienilajeilla on näin ollen erilaisia elinkiertostrategioita (Oehl ym. 2009).

Muita kasvien juurista löytyviä sienijuurityyppejä ovat ektomykorritsat, jotka kasvavat isäntäkasvin juuren pintasolukossa ja sen ulkopuolisessa tilassa muodostaen rakenteen jota kutsutaan Hartigin verkoksi (Brundrett 2004). Tiettyihin kasviheimoihin erikoistuneita sienijuurisieniä ovat kämmekkätuypin mykorritsa ja kanervakasveihin erikoistunut ericoid-mykorritsa (Wang & Qiu 2006). Kasvin juurista voi löytyä myös erilaisia saprofyttisieniä, jotka käyttävät hyväkseen kuolevia ja hajoavia kasvin osia sekä dark septate endophytes (DSE) sieniä. Kasvien juurissa voi olla myös erilaisia mikro-organismeja kuten hiivoja, joiden on havaittu jopa lisäävän kasvin kasvua (Nassar ym. 2005). DSE on sekalainen ryhmä Ascomycota eli kotelosienien pääjaksoon kuuluvia sieniä, joiden vuorovaikutukset kasvin kanssa voivat vaihdella positiivisesta neutraalin kautta negatiivisiin (Jumpponen 2001). DSE eroaa rakenteeltaan arbuskelisienistä ja ne näkyvät ruskeina rakenteina kasvin juurissa (Jumpponen 2001), mutta niiden ekologiasta tiedetään yhä hyvin vähän. DSE sieniä on löydetty monista eri kasviheimoista sekä hyvin monenlaisista ekosysteemeistä, yleensä ne ovat runsaampia alueilla, missä maaperässä on runsaasti orgaanista ainesta (Jumpponen & Trappe 1998).

Kasvin ja sienien väliset suhteet voidaan luokitella karkeasti kolmeen luokkaan, sen mukaan kuinka riippuvainen kasvi on mykorritsasienistä. Arbuskelityypin sienijuuri on obligatorinen, jolloin sekä kasvi, että sieni tarvitsevat toisiaan ja molempien osakkaiden kasvu ja lisääntyminen riippuvat keskinäisestä symbionttisesta suhteesta (Brundrett 2004). Ainoastaan AM sienten epäaktiivisten leporakenteiden eli itiöiden on havaittu säilyvän maaperässä pidempiä aikoja ilman isäntäkasviaan (Pietikäinen ym. 2007). Fakultatiivisesti symbionttiset kasvit voivat muodostaa sienijuuren tarvittaessa, mutta ne pärjäävät myös ilman sieniosakasta. Fakultatiivisesti symbionttinen kasvi siis kykenee kasvamaan ja lisääntymään ilman mykorritsasientä. Muutamissa kasviheimoissa on lajeja, joiden ei ole havaittu muodostavan mykorritsaa lainkaan ja kasvi kykenee estämään sienien kasvun juuren sisälle (Brundrett 2004). AM vuorovaikutusten on ajateltu olevan tärkeämpiä ekosysteemeissä, joissa kilpailu kasvien välillä on voimakkaampaa, kun taas abioottisen stressin rajoittaessa kasvua enemmän kuin ravinteiden vähäisyys, olisi sienijuureton strategia parempi (Olsson & Tyler 2004). AM sienet ovat yleisiä vielä taigalla ja napapiirin alapuolisella tundralla, mutta siirryttäessä kohti pohjoisia arktisia alueita mykorritsallisten kasvilajien määrä vähenee ja sienijuurettomien kasvien suhteellinen osuus kasvaa lajistossa (Gardes & Dahlberg 1996, Kytöviita 2005, Newsham ym. 2009). Mykorritsasienien on huomattu muodostavan maaperään erilaisia sienijuuriverkostoja. Yksi kasviyksilö voi samanaikaisesti muodostaa mykorritsan usean eri sienien kanssa ja toisaalta yksi sieni voi olla samanaikaisesti yhteydessä monen kasvin kanssa muodostaen sienijuuriverkostoja maaperään (Simard & Durall 2004).

Eri kasvilajit voivat hyötyä eri AM sienilajeista eri tavoin ja kasvin ja sienien väliseen vuorovaikutukseen voi vaikuttaa myös kasviyksilön elinkierron vaihe (Roldan-Fajardo 1994). Mykorritsasienten määrä maaperässä ja kasvien juurissa lisääntyy, sekä sienilajisto muuttuu maaperässä kasvillisuussukcession edetessä (Allen ym. 2003a). Sukcession aikana kasvillisuudessa tapahtuu siirtymä alkuvaiheen sienijuurettomista kasvilajeista fakultatiivisiin lajeihin ja lopulta myöhäissukcession obligatorisiin kasvilajeihin (Allen 1991, Francis & Read 1993). Arbuskelityypin sienijuurta pidetään tärkeänä sukcessiossa, koska se parantaa ruohokasvien siementaimien elinkykyisyyttä ja kilpailukykyä (Gange ym. 1990, Hart ym. 2003). Sienijuurettoman pioneerikasvin on havaittu muokkaavan maaperän ominaisuuksia AM sienilajistolle suotuisimmiksi, jolloin mykorritsasta riippuvaiset lajit voivat levitä alueelle (Schmidt & Reeves 1984). Maaperän ominaisuudet vaikuttavat myös siihen, mikä mykorritsatyyppi on ekosysteemissä vallitsevin. AM tyyppin

sienet ovat runsaimpia kivennäismailla, missä on runsaasti erilaisia ruohokasveja, kun taas orgaanisen aineksen lisääntyessä maaperässä ektomykorritsat tulevat suhteessa runsaammiksi, varsinkin metsäisissä elinympäristöissä, joissa on runsaasti puuvartisia kasveja (Read 1991). Mykorritsasienet vaikuttavat kasviyhteisön rakenteeseen (van der Heijden ym. 1998a), tuottavuuteen (van der Heijden ym. 1998b) ja monimuotoisuuteen (Hartnett & Wilson 1999). Maaperässä elävän AM sienilajiston monipuolistuessa on havaittu myös kasviyhteisön monimuotoisuuden lisääntyvän (Gange ym. 1993, van der Heijden ym. 1998b). Toisaalta monimuotoisuus voi lisääntyä, kun mykorritsasienien määrä maaperässä vähenee. Tällöin AM sienien puuttuminen voi heikentää dominoivan obligatorisesti mykorritsallisen kasvilajin kilpailukykyä ja vaikuttaa siten sen suhteelliseen runsauteen alueella (Hartnett & Wilson 1999). Erilaiset vaikutukset johtuvat eri kasvilajien erilaisista vasteista AM sieniyhteisöön.

Häiriön vaikutukset AM sieniyhteisöön vaihtelevat eri ekosysteemityypeissä ja vaikutukset riippuvat siitä, kuinka paljon maaperässä alun perin on sienijuurisienen itiöitä ja rihmastoa. Häiriöille herkimpiä AM sieniyhteisöjä on ekosysteemeissä, missä on runsaasti monivuotisia kasveja kuten varttuneissa metsissä tai runsaasti varpukasveja kasvavilla nummilla (Jasper ym. 1991). Häiriön laadulla ja voimakkuudella on siis vaikutusta sieniyhteisöön ja siihen kuinka nopeasti sienilajisto toipuu ennalleen häiriön jälkeen (Jasper ym. 1991, Barni & Siniscalco 2000). AM sienilajiston on havaittu nopeuttavan luontaista sukkessiota ihmisen aiheuttaman häiriön jälkeen lisäämällä alueella jo ennestään kasvaneiden luonnonvaraisten alkuperäislajien kilpailukykyä (Smith ym. 1998). Edellytyksenä on kuitenkin, että häiriön jälkeen myös kasvien levittäytyminen alueelle on mahdollista esimerkiksi siementen avulla.

1.5 Tutkimuksen tavoitteet

Tutkimus suoritettiin Kilpisjärvellä sijaitsevilla tunturiniityillä, jonne oli perustettu koealat, missä kasvillisuuspeitettä oli manipuloitu vuonna 1999: kasvipeite oli kokonaan poistettu käsittelykoealoilta, joita olivat 'poisto'-käsittely ja 'kultapiisku'-käsittely, jossa poistetuille koealoille oli palautettu niityn kasvilajeista kultapiisku. Kontrollialojen kasvillisuuden oli annettu olla ennallaan. Tutkimuksen tavoitteena oli selvittää tunturiniityillä esiintyvän kultapiiskun (*Solidago virgaurea*) kykyä fasilitoida kasvilajiston rekrytoitumista ja säilymistä ylläpitämällä maaperässä AM sieniyhteisöä, joka mahdollistaisi arbuskulisienistä riippuvaisten kasvilajien selviytymisen alueella. Tutkimuksessa testattiin hypoteesia, jonka mukaan ankarissa olosuhteissa, kuten arktisissa ekosysteemeissä kasvavilla kasveilla, kasvien väliset vuorovaikutussuhteet ovat nettovaikutuksiltaan positiivisia (Callaway 1995, Callaway & Walker 1997, Brooker ym. 2008). Tutkimuksen ennusteena oli, että kultapiisku vaikuttaa vieressä kasvavien kasvien mykorritsasymbioosiin ja sitä kautta kasvien kasvuun, sekä samalla tutkimusalalla kasvavien kasvien yksilö- ja lajimäärään lisäämällä alueen monimuotoisuutta. Tutkimuksessa kohdelajeina olivat metsälauha (*Deschampsia flexuosa*), norjanjäkkärä (*Gnaphalium norvegicum*), nurmitatar (*Bistorta vivipara*) ja niittysuolaheinä (*Rumex acetosa*), joiden juurista mitattiin sienijuurisienien määrä ja kasvin maanpäällinen biomassa.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1 Tutkimusalueet

Tutkimuksessa käytettiin vuonna 1999 Kilpisjärvelle perustettua koetta (Pietikäinen ym. 2007). Tutkimusalueina oli kaksi erillistä tunturiniityä, jotka sijaitsivat kuudensadan

metrin korkeudessa merenpinnasta (kuva 1). Ensimmäinen niityistä oli Saanatunturin (69°03'N, 20°50'E) ja toinen Jehkas tunturin (69°05'N, 20°47'E) juurella. Kasvukauden pituus alueella on noin 90 vuorokautta, keskimääräinen vuotuinen lämpötila on -2,56 C° (1951–1985) ja keskimääräinen vuotuinen sadanta on 422 mm (1961–1985), jotka on mitattu Kilpisjärven meteorologisella asemalla (Järvinen 1987). Alue kuuluu Enontekijän paliskuntaan ja porot laiduntavat alueella kesäisin ja Kilpisjärven alue on erittäin voimakkaasti laidunnettu (Paliskuntain yhdistys 2010). Porojen laidunnus koealueella oli estetty aitaamalla alat. Kummallakin tutkimusalueella oli yhdeksän pyöreää tutkimusalaa, joiden halkaisija oli 3,5 metriä. Kunkin alan ympäri oli lapiolla kaivettu noin 30 cm syvyinen oja, joka esti suoran juuriyhteyden alan ulkopuoliseen maahan. Tutkimusalat oli jaettu kolmeen eri käsittelyyn. Käsittelyitä olivat (i) kasvillisuuden poisto-käsittely, jolta oli poistettu kaikki kasvillisuus, (ii) kultapiisku-käsittely, jolta oli poistettu kaikki kasvillisuus ja takaisinistutettu 100 aikuista kultapiiskua kullekin koealalle sekä (iii) kontrolli, jonka kasvillisuuden oli annettu olla ennallaan. Aloilta, joilta oli poistettu kasvillisuus, myös maaperässä olevat juuret oli pyritty poistamaan mahdollisimman tarkasti. Juurten poiston yhteydessä maan ylin orgaanisen aineksen kerros sekoittui alempaan, vähemmän orgaanista ainesta sisältävään kerrokseen. Siksi kultapiisku- ja poistoaloilla ei ollut varsinaista ylintä, runsaasti orgaanista ainesta sisältävää kerrosta toisin kuin kontrollialoilla. Kultapiiskukoealoille kultapiiskut siirrettiin vuonna 1999 samalta niityltä. Kaikki koealat olivat peitetyinä läpinäkyvällä harsokankaalla vuodesta 1999 aina elokuun puolestavälistä seuraavan vuoden kesäkuun alkuun ja alojen peittäminen jatkui vuoteen 2005 asti. Peittäminen esti siemensadannan ja siten siementaimien itämisen aloilla. Aloilta, joilta poistettiin kasvillisuus, eivät kasvit sitoneet maa-ainesta ja veden sekä tuulen aiheuttaman eroosion vuoksi näillä aloilla ravinnepitoisuudet ovat laskeneet ja orgaanisen aineksen määrä on alhainen. Poisto- ja kultapiiskualoilla orgaanisen aineksen määrä maaperässä laski alle puoleen verrattaessa kontrollikäsittelyyn heti kokeen perustamisen jälkeen ja se on pysynyt samalla tasolla seuraavien vuosien ajan (Kytöviita ym., painossa). Myös typen määrä poisto- ja kultapiiskualoilla väheni ja se on pysynyt alhaisemmalla tasolla verrattaessa kontrollikäsittelyyn. Harsojen poiston jälkeen aloille on sallittu siemensadanta ja kasvillisuuden on annettu kehittyä luontaisesti.



Kuva 1. Aidatut tutkimusalat Saanan tutkimusalueella.

2.2 Tutkimuslajit

Kasvin juurissa sijaitsevien mykorrhizasientien määrän määrittäminen tapahtui kasveista otettujen hienojuurinäytteiden avulla, jonka jälkeen mykorrhizasientien määrää voitiin tutkia värjätyistä juurista mikroskoopilla. Tutkimukseen mukaan otetut kasvilajit valittiin sen perusteella, että niitä oli tutkimusalueella runsaasti ja ne olivat alueella yleisiä. Kriteerinä oli myös, että niitä oli mahdollisuuksien mukaan löydyttävä jokaisen käsittelyn jokaiselta koealalta. Lajien valinnassa huomioitiin myös eri lajien erilainen riippuvuus mykorrhizasienistä. Tutkimuksessani käytettäviä lajeja, joista otin juurinäytteitä oli kaikkiaan neljä: norjanjäkkärä (*Gnaphalium norvegicum* Gunnerus), metsälauha (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.), niittysuolaheinä (*Rumex acetosa* L.) ja nurmitatar (*Bistorta vivipara* (L.) Gray). Norjanjäkkärä on monivuotinen Asteraceae-heimoon kuuluva ruohokasvi, joka on levinneisyydeltään painottunut pohjoiseen (Hämet-Ahti ym. 1998). Asterikasvien heimon lajit ovat yleisesti obligatorisesti sienijuurellisia eli ne vaativat symbionttisen suhteen AM sienien kanssa (Wang & Qiu 2006), samaan heimoon kuuluu myös kultapiiskualoille istutettu kultapiisku (*Solidago virgaurea* L.), jonka odotetaan ylläpitävän arbuskelisieniyhteisöä kultapiiskualoilla.

Heinäkasveihin (Poaceae) kuuluvalla metsälauhalla on rihmamaiset kapeat lehdet, sen tähkylät ovat usein sinipunertavia ja sillä on polvekas helpeen tyveltä lähtevä vihne. Se on hyvin yleinen sekä runsas koko maassa (Hämet-Ahti ym. 1998). Metsälauha muodostaa symbionttisen suhteen arbuskelimykorritsan kanssa, mutta se ei välttämättä ole sienestä aina täysin riippuvainen, vaan suhde sienien ja heinän välillä voi olla myös fakultatiivinen (Vosatka & Dodd 1998).

Nurmitatar on usein vähälehtinen, pohjoisessa Suomessa runsaampi tatarakasveihin (Polygonaceae) kuuluva monivuotinen ruoho, jonka tähkän yläosassa on valkeita kukkia ja alaosassa vihertävänruskeita itusilmuja (Mossberg & Stenberg 2003). Nurmitatar voi muodostaa kahta erilaista sienijuurityyppiä, sen juurista on samanaikaisesti havaittu sekä ektomykorritsa- että arbuskelimykorritsarakenteita (Eriksen ym 2002).

Niittysuolaheinä on monivuotinen, kaksikotinen ruohokasvi, jolla on melko ohuet nuolityviset lehdet ja se on levittäytynyt koko Suomeen, mutta sillä on eri osissa maata erilaisia alalajeja (Hämet-Ahti ym. 1998). Se muodostaa arbuskelityypin mykorrhizasientien kanssa symbionttisen suhteen, mutta se ei välttämättä ole täysin riippuvainen sieniosakkaasta (Eriksen ym. 2002). Sekä nurmitatar että niittysuolaheinä kuuluvat Polygonaceae-heimoon, johon kuuluu useita sienijuurisymbioosia muodostamattomia kasvilajeja (Wang & Qiu 2006).

2.3 Juurinäytteet

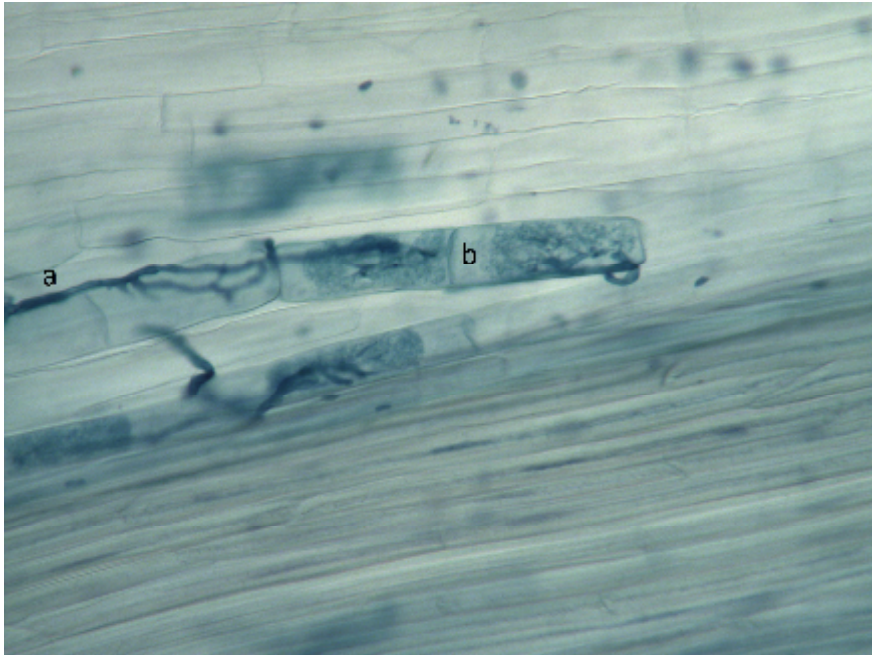
Jokaisesta lajista oli tarkoitus ottaa neljä yksilöä jokaiselta tutkimusalueelta ja kummaltakin tutkimusalueelta, jolloin näyteyksilöitä olisi tullut jokaista lajia kohti 72 ja jokaista käsittelyä kohti 24 yksilöä. Kaikilta aloilta ei kuitenkaan pystytty ottamaan kaikkia näytteitä, koska kyseinen laji puuttui tai yksilöitä oli vähemmän kuin neljä käsittelyalalla. Toteutuneet näytemäärät lajeittain olivat metsälauhalla 72, norjanjäkkärällä 71, niittysuolaheinällä 68, ja nurmitattarella 60. Kasvit kaivettiin maasta noin kymmenen sentin syvyydeltä ja mukaan otettiin halkaisijaltaan kymmensentinen multapaakku. Yksittäin kerätyt kasvit laitettiin maastossa muovipusseihin ja laboratorioissa ne laitettiin likoamaan kylmiöön, varsinkin kontrollialojen näytteitä piti liottaa ennen pesua noin puolesta vuorokaudesta kahteen vuorokauteen. Seuraavaksi juurinäytteet pestiin varovasti käyttäen runsaasti viileää vettä, jolloin juurten ympäriltä irrotettiin ylimääräinen orgaaninen materiaali, kuten muiden lajien juuret sekä maa-aines. Pestyt juuret leikattiin

noin sentin päästä juuren niskalta ja säilöttiin 50 prosenttiseen etanoliin. Versot laitettiin kuivumaan uuniin + 60 C° noin kahden vuorokauden ajaksi.

Juurten mykorritsakolonisaation määrittämiseksi juurinäytteet värjättiin Phillips & Hayman (1970) ja Koske & Gemma (1989) menetelmällä. Kolonisaation määrittämiseen pyrittiin käyttämään mahdollisimman ohuita juuria. Analyysissä käytettyjen juurten paksuus vaihteli hieman lajeittain ja juurten halkaisijat mitattiin etanolissa olevista juurten pätkistä, ennen varsinaista valkaisu- ja värjäyskäsittelyä. Keskimääräinen halkaisija millimetreinä \pm keskihajonta oli metsälauhalla $0,299 \pm 0,068$ mm, norjanjäkkärällä $0,370 \pm 0,084$ mm, nurmitattarella $0,354 \pm 0,097$ mm ja niittysuolaheinällä $0,735 \pm 0,248$ mm. Jokaisesta näytteestä leikattiin satunnaisesti kymmenen yhden senttimetrin pituista juurenpätkää, jotka laitettiin valkaisu- ja värjäyskäsittelyyn. Riippuen juurten paksuudesta, niitä pidettiin ensin puolesta vuorokaudesta vuorokauteen 10 % kaliumhydroksidissa (KOH), mikä muutti juuret pehmeämmiksi ja läpikuultavimmiksi. Seuraavaksi juurenpätkät huuhdeltiin vedellä ja ne laitettiin 1,5 % vetyperoksidiin (H_2O_2). Valkaisukäsittely, jonka tarkoitus oli vähentää juurten pigmenttiä, kesti kymmenestä minuutista puoleen tuntiin riippuen juurien tummuudesta. Nurmitatar ja niittysuolaheinä vaativat pisimmän käsittelyajan ja lyhimmän ajan vaati norjanjäkkärä. Heinän juuret olivat riittävän vaaleita eivätkä ne tarvitseet H_2O_2 käsittelyä. Vetyperoksidikäsittelyn jälkeen juuret huuhdeltiin taas runsaalla vedellä ja seuraavaksi ne laitettiin 1 % suolahappoon kahdeksi tunniksi. Juuret vaativat happokäsittelyn, jotta värjääminen trypaanisinisellä oli mahdollista. Suolahappokäsittelyn jälkeen juurinäytteitä ei enää huuhdeltu vaan juuret laitettiin suoraan värjäytymään trypaanisiniseen, joka oli sekoitettu 0,02 % maitohappoglyseroli liuokseen ja värjäytymässä olevia näytteitä lämmitettiin samanaikaisesti kahden tunnin ajan + 80 C°:ssa. Tämän jälkeen värjäytyneet juurenpätkät kiinnitettiin mikroskooppilaseille PVLG:llä, joka oli valmistettu polyvinyylialkoholista, maitohaposta ja glyserolista.

Kuivuneista mikroskooppinäytteistä laskettiin kolonisaatioprosentit eli kuinka paljon kasvin juuressa oli sienirihmaa ja muita sienirakenteita. Kolonisaatioprosentit laskettiin tutkimusmikroskoopin avulla Giovannetti & Mosse (1980) ja McGonigle ym. (1990) menetelmällä. Jokaisesta juurenpätkästä otettiin satunnaisesti kymmenen pistettä, joista katsottiin osuuko linjan kohdalle sienirakenteita vai ei. Yhden näytteen jokaisesta kymmenestä juurenpätkästä otettiin kymmenen näytepistettä, eli yhdestä näytteestä katsottiin mikroskoopilla sata pistettä, jolloin saatiin prosenttiosuudet kolonisaatiolle eli sienen määrälle juuressa. Kolonisaatioprosentit laskettiin sienirihman, arbuskelien, vesikkeliin, hiivojen ja DSE-sienien osalta (kuva 2). Käytetty suurennos sienirakenteita mitattaessa tutkimusmikroskoopilla oli 175X, mutta tarvittaessa myös 280X suurennosta käytettiin. Sienirihman kolonisaatioprosentti kertoi, kuinka paljon kasvin juuressa oli AM sienirihmaa eli kuinka suuri osa kasvin juuresta oli sienen valloittamaa. Lajitasolle pääseminen vaatii usein molekyyli tutkimuksia, joten rihman määrästä ei voida sanoa, mitä lajia tai montako eri sienilajia kasvin juuressa oli.

Tutkimuslajeista nurmitattaren tiedettiin muodostavan symbionttisen suhteen sekä arbuskelisienten, että ektomykorritsasienten kanssa, joten sen ektomykorritsalliset juurenkärjet laskettiin preparointimikroskoopin alla ennen valkaisu- ja värjäyskäsittelyä, koska käsittelyn aikana irtosi mykorritsallisia juurenkärkiä. Jokaisesta näytteestä laskettiin ektomykorritsojen määrä kymmestä juurenpätkästä koko sentin matkalta. Sentin mittaisessa juurenpätkässä saattoi olla erilainen määrä haaroituvia sivujuuria, joista kaikista laskettiin myös mykorritsalliset juurenkärjet mukaan kokonaisuutensa, näin ollen laskettavan juuren kokonaispituus saattoi olla moninkertainen. Näytteeksi otettiin juurenpätkiä, joiden pääjuuren paksuus sekä sivuhaarojen määrä ja pituus olivat mahdollisimman samankaltaisia.



Kuva 2. Sienirihmaa (a) ja arbuskeleja (b) metsälauhan juuren sisällä.

2.4 Biomassa mittaukset

Kasviyksilöiden maanpäälliset osat kuivattiin uunissa + 60 C^o noin kahden vuorokauden ajan sen jälkeen, kun juurinäytteet samoista yksilöistä oli säilötty etanoliin. Ennen kuivaamista versoista poistettiin kaikki ruskeat ja kuolleet kasvinosat sekä muut mahdolliset roskat. Kasvullisesti lisääntyvänä lajina metsälauhayksilöiden rajaaminen oli hyvin ongelmallista, joten ei ollut varmuutta saatiinko koko maanpäällinen verso otettua mukaan. Tämän vuoksi metsälauhan kohdalla biomassaa ei pystytty mittaamaan.

2.5 Tutkimusalueiden kasvilajimäärät

Kummaltakin tutkimusalueelta tehtiin myös kasvilajilistat aloittain. Laskenta suoritettiin heinäkuun 2009 lopulla, jolloin suurin osa kasveista oli kukassa. Jokaiselta tutkimusalueelta laskettiin kukkivien putkilokasviyksilöiden lukumäärät. Sammalten ja jäkälien laji- ja yksilömäärää tai peittävyyttä ei arvioitu. Laskennassa käytettiin kukkivien yksilöiden lukumääriä, koska kukkivan yksilön oletettiin ”vakiinnuttaneen” paikkansa käsittelyalalla. Varsinkin siementaimilla kuolleisuus voi olla suurta, jolloin niiden mukaan laskeminen ei olisi antanut oikeaa kuvaa siitä, kuinka suuri osa kasvilajeista ja -yksilöistä alalla pystyi varsinaisesti elämään ja lisääntymään. Määrityksessä pyrittiin pääsemään lajitasolle, mutta epävarmoissa ja hankalissa tapauksissa jouduttiin tyytymään suku tai ryhmätason määritykseen. Kultapiisku- ja kasvillisuuden poistokäsittelyissä kyettiin laskemaan kaikki kukkivat putkilokasvit, vaikka heinien kohdalla yksilön rajaaminen ei aina ollut ihan yksinkertaista. Selkeärajainen heinämatas laskettiin aina yhdeksi kukkivaksi yksilöksi, mutta mättäiden koossa oli suurta vaihtelua niin lajinsisäisesti kuin lajien välilläkin. Heinien kohdalla jätettiin myös laskematta mättäät, joissa ei ollut selvästi havaittavissa kukintoja. Yleisesti tällaiset mättäät olivat joko hyvin pieniä tai niissä oli vain vähän eläviä lehtiä, jolloin kyseinen heinämatas oli hyvin huonokuntoinen ja mahdollisesti kuoleva. Kontrollialueilta heinien yksilömääriä ei kyetty laskemaan. Ne muodostivat tasaisesti levittäytyvän heinämaton, jossa yksilöiden rajaaminen oli mahdotonta. Kasvi laskettiin kukkivaksi, jos se oli kukassa laskentahetkellä, kukkien nuput olivat näkyvissä tai jos kyseisen kasvukauden kukinta oli jo ohitse ja siemenet olivat muodostumassa.

Tutkimusaloilta oli laskettu vuonna 2008 pistefrekvenssi (Jonasson 1988), jonka avulla saatiin lajien esiintymistiheys alalla, samalla tehtiin myös lajilistat jokaiselle koealalle. Esiintymistiheys laskettiin asettamalla jokaiselle koealalle satunnaisesti neljä kertaa 50x50 cm frekvenssikehikko ja jokaisesta kehikosta katsottiin viisikymmentä pistettä. Jokaiselta koealalta katsottiin yhteensä siis kaksisataa pistettä, joista laskettiin kasviyksilön osumat. Jokaisesta pisteestä, jossa siimat leikkasivat toisensa, laskettiin jokaisen lajin ja yksilön kosketus. Saman yksilön koskettaessa samaa pistettä useampaan kertaan, jokainen kosketus laskettiin osumaksi. Osumien määrää käytettiin yksilömäärien vastikkeena, jolloin saatavat tulokset pistefrekvenssi- ja lukumääräaineistosta olivat keskenään vertailukelpoisia.

Tutkimusalueilta laskettiin myös Shannon-Wienerin diversiteetti-indeksit (H') käsittelyittäin ja aloittain. Shannon-Wienerin diversiteetti-indeksistä käytettiin muotoa $H' = -\sum p_i \ln p_i$, missä p_i = kasvilajin i osuus tutkimusalalla tai alueella olevasta kokonaisuusyksilömäärästä. Diversiteetti olisi alhaisimmillaan, kun kaikki yksilöt edustaisivat samaa lajia eli $H' = 0$. Diversiteetti-indeksit laskettiin erikseen vuoden 2008 ja 2009 kerätyistä aineistoista. Vuoden 2008 pistefrekvenssiaineiston laskennassa huomioitiin kaikki lajit, mutta kyseessä oli otanta koealalta. Vuonna 2009 laskettiin koko koeruutu, mutta kaikkia lajeja ei huomioitu mukaan, sillä kontrollialoilta jäivät puuttumaan heinien lukumäärät. Tämä antoi mahdollisuuden verrata lajiston monimuotoisuutta eri käsittelyillä, kun aineiston keruu oli suoritettu kahdella eri menetelmällä.

2.6 Tilastolliset analyysit

Tilastollinen testaaminen tehtiin käyttäen SPSS 15.0 ohjelmaa. Kolonisaatioprosentteihin eli sienirakenteiden määrään juuressa tehtiin tarvittaessa arcsin-neliöjuurimuunnos ennen analyysiä. Aineiston normaaliusoletus tarkistettiin Shapiro-Wilk testillä ja Levenen testiä käytettiin tarkasteltaessa varianssien yhtäsuuruutta. ANOVA:n oletuksina on toistojen riippumattomuus ja koska oli mahdollista, että samalla koealalla kasvavien kasvien sienijuurisien määrä kasvien juurissa voi olla toisistaan riippuvaista, analysoinnissa käytettiin käsittelyalojen lajikohtaisia keskiarvoja. Alakohtaisia keskiarvoja käyttämällä välttyttiin pseudoreplikaatiolta. Varsinainen analysointi sienirakenteiden ja käsittelyn välisestä suhteesta tehtiin kaksisuuntaisella varianssianalyysillä. Selitettävänä muuttujana olivat; sienirihman, arbuskeliin, vesikkeliin, hiivojen ja DSE-sienien määrä juuressa. Analyysissä selittävinä kiinteinä tekijöinä olivat tutkimusalue, käsittely ja niiden yhdysvaikutus. Kasvilajeille tehtiin analyysit lajeittain, koska ennalta oli tiedossa, että lajilla tulisi olemaan vaikutusta sienien määrään juuressa (Kytöviita ym. 2003). Jos ANOVA:n oletukset eivät olleet voimassa edes muunnosten jälkeen, analyysissä käytettiin parametritonta Kruskal-Wallis testiä ja jatkotarkastelussa käsittelyiden välisiä eroja tutkittiin parametrittomalla Mann-Whitneyn U-testillä. Kolonisaation ja biomassan välistä korrelaatiota tutkittiin Pearsonin korrelaatiokertoimen avulla. Korrelaatiot tehtiin ensin koko aineistolle ja sen jälkeen katsottiin korrelaatiot käsittelyittäin. Korrelaatiot tehtiin käyttämällä kasvikohtaisia sienirakenteiden keskiarvoja. Kasvikohtaisten keskiarvojen käytöllä välttyttiin pseudoreplikaatiolta, koska alttius muodostaa sienijuurisientä on perinnöllinen ominaisuus ja tämän vuoksi yksittäiset kasvin juurenpalat eivät ole toisistaan riippumattomia (Staehelin ym. 2001). Korrelaatiota käytettiin, koska sienijuurisien määrä kasvin juuressa ja kasvin biomassan välinen suhde voi kulkea molempiin suuntiin, jolloin kumpikin voi olla selittävä tekijänä. Kasvi voi hyötyä suuresta mykorritsasienten määrästä ja näin ollen tuottaa suuren biomassan tai suuri sienijuurisien määrä voi olla mahdollinen suurissa kasviyksilöissä, koska yhteyttämistuotteita tuotetaan runsaasti kasvin suuren yhteyttämispinta-alan vuoksi.

Käsittelyjen vaikutusta alalla kasvavien kasvien laji- ja yksilömäärään testattiin myös kaksisuuntaisella varianssianalyysillä. Aineiston normaaliusoletus tarkistettiin Shapiro-Wilk testillä ja varianssien yhtäsuuruus Levenen testin avulla. Tarvittaessa laji- ja yksilömääriin tehtiin logaritimuutos ennen varianssianalyysiä. Analyysissä selittävinä kiinteinä tekijöinä olivat tutkimusalue, käsittely ja niiden yhdysvaikutus. Selitettävänä muuttujana olivat alakohtaiset putkilokasvien laji- ja yksilömäärät.

3. TULOKSET

3.1 Mykorritsasienten määrä kasvin juuressa

Kolonisaation intensiteetit vaihtelivat lajeittain, mutta käsittelyllä havaittiin olevan merkitystä jokaisen lajin kohdalla. Sienirihmakolonisaation määrä oli alhaisin kasvillisuuden poistoaloilla ja selvästi korkeampi kontrollialoilla. Tämä suuntaus oli samanlainen kaikkien lajien kohdalla. Lajit jakautuivat selvästi kahteen ryhmään, joissa metsälauhalla ja norjanjäkkärällä oli selvästi enemmän arbuskeleja juurissaan, kuin kahdella muulla kasvilajilla (taulukko 1). Nurmitattaren ja niittysuolaheinän juurissa oli runsaasti arbuskelimykorrhizasientien (AM) sienirihmaa, mutta myös DSE-sienten määrät olivat molemmilla suuria riippumatta käsittelystä. Eniten DSE-sieniä kasvien juurissa oli kontrollialoilla. Vesikkelien eli sienen varastorakenteiden määrä oli lajista riippumatta suurin kultapiiskualoilla.

Taulukko 1. Eri sienirakenteiden kolonisaatioprosentit (%) kasvilajeittain ja käsittelyittäin. Ektomykorritsa sarakkeessa on ektomykorritsallisten juurtenkärkien määrä kpl/1 cm juurta. Ajatusviivalla (–) merkityistä sienirakenteista ei ole havaintoa kyseisen lajin kohdalla.

Laji	Sienirihma	Arbuskeli	Vesikkeli	DSE	Hiiva	Ektomykorritsa
<i>Deschampsia flexuosa</i>						
poisto	39,8	11,2	0,5	8,3	1,6	–
kultapiisku	69,6	17,8	9	11,4	1,2	–
kontrolli	67,8	12,5	3,7	20	1,1	–
<i>Gnaphalium norvegicum</i>						
poisto	29,9	9,3	0	1,2	1	–
kultapiisku	73,6	23,8	7	6,9	3,7	–
kontrolli	84,6	32,3	3,8	9,9	0,3	–
<i>Bistorta vivipara</i>						
poisto	13,4	0	0,9	12,1	0,4	13,58
kultapiisku	53,1	0	10,9	23,4	1,5	21,34
kontrolli	66,3	0	5,4	29,6	0,9	17,49
<i>Rumex acetosa</i>						
poisto	17,3	0	3,1	5	2,2	–
kultapiisku	53,4	0,4	11,8	16,6	1,6	–
kontrolli	60,7	1	10,6	48,6	3,8	–

3.1.1 *Deschampsia flexuosa*

Käsittelyllä (2-ANOVA, $F=16,093$, $df=1$, $p=0,002$) ja paikalla ($F=31,253$, $df=2$, $p<0,001$) oli päävaikutus sienirihman määrään juuressa. Vesikkelien ja DSE-sienten kohdalla varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut, eikä muunnoksesta ollut apua, joten varianssianalyysissä käytettiin parametritonta Kruskal-Wallis testiä. Vesikkelien määrässä

oli eroa käsittelyiden välillä ($\chi^2=13,818$, $df=2$, $p=0,001$). Myös DSE-sienien määrä juuressa erosi käsittelyiden välillä ($\chi^2=6,222$, $df=2$, $p=0,045$). Arbuskelien ($F=3,282$, $df=2$, $p=0,073$) ja hiivojen ($F=0,456$, $df=2$, $p=0,644$) kohdalla käsittelyllä ei ollut tilastollisesti merkittävää päävaikutusta

3.1.2 *Gnaphalium norvegicum*

Käsittelyllä oli päävaikutus sienirihman ($F=26,583$, $df=2$, $p<0,001$) ja arbuskelien määrään ($F=16,700$, $df=2$, $p<0,001$), sekä DSE-sienien määrään juuressa ($F=3,947$, $df=2$, $p=0,048$). Vesikkelien ja hiivojen kohdalla varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut, eikä muunnoksesta ollut apua, joten analysissä käytettiin parametritonta Kruskal-Wallis testiä. Vesikkelien määrä erosi käsittelyiden välillä ($\chi^2=13,556$, $df=2$, $p=0,001$) ja myös hiivojen kohdalla käsittely vaikutti kolonisaatioprosenttiin ($\chi^2=6,157$, $df=2$, $p=0,046$). Tutkimusaloilta löytyi kolme täysin sienijuurettomia yksilöä, sekä muutama yksilö, joilla sienirihman määrä juuressa oli hyvin alhainen eli vain 2-6 %. Kooltaan sienijuurettomat kasvit olivat samankokoisia kuin sienijuurellisetkin yksilöt.

3.1.3 *Bistorta vivipara*

Käsittelyllä oli päävaikutus sienirihman määrään kasvin juuressa ($F=31,234$, $df=2$, $p<0,001$), vesikkeleiden esiintymistiheyteen juuressa ($F=20,156$, $df=2$, $p<0,001$) sekä ektomykorritsallisten juurten kärkien määrään ($F=5,652$, $df=2$, $p=0,026$). Arbuskeleja ei havaittu yhdestäkään kasviyksilöstä milteen tutkimusalalta. DSE-sienien ($F=3,561$, $df=2$, $p=0,073$) ja hiivojen ($F=1,493$, $df=2$, $p=0,275$) kohdalla käsittelyllä ei havaittu olevan tilastollisesti merkittävää vaikutusta.

3.1.4 *Rumex acetosa*

Käsittelyllä oli päävaikutus sienirihman määrään juuressa ($F=83,144$, $df=2$, $p<0,001$). Vesikkelien ja DSE-sienien kohdalla varianssien yhtäsuuruusoletus ei ollut voimassa, mutta oletukset saatiin voimaan arcsin-neliöjuurimuunnoksen jälkeen ja varianssianalyysi tehtiin muunnetulla aineistolla. Käsittelyllä oli päävaikutus sekä vesikkelien ($F=14,976$, $df=2$, $p=0,001$), että DSE-sienien määrään juuressa ($F=44,184$, $df=2$, $p<0,001$). Arbuskelien kohdalla varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut, eivätkä muunnokset auttaneet tarkasteltaessa oletusten voimassaoloa, joten varianssianalyysi suoritettiin parametrittomalla Kruskal-Wallis testillä. Käsittelyt vaikuttivat tilastollisesti merkittävästi arbuskelien määrään juuressa ($\chi^2=8,447$, $df=2$, $p=0,015$). Hiivojen kohdalla käsittelyllä ei ollut tilastollisesti merkittävää vaikutusta ($F=1,621$, $df=2$, $p=0,242$). Yksittäisistä niittysuolaheinistä löytyi myös ektomykorritsallisia juurenkärkiä, mutta niiden vähäisen määrän vuoksi tilastollinen testaaminen ei ollut mahdollista. Ektomykorritsallisia juurenkärkiä löytyi kuitenkin kasveista kaikilta eri käsittelyiltä.

3.1.5 Parittaiset vertailut

Parittaiset vertailut kertoivat, mitkä käsittelyt erosivat tilastollisesti merkittävästi toisistaan sienirakenteiden määrän suhteen (taulukko 2). Sienirihman määrä oli merkittävästi suurempi kontrollikoealoilla verrattuna alun perin kasvittomiin poistokoealoihin ja myös kultapiiskukoealoilla verrattuna poistokoealoihin kaikilla kasveilla. Myös vesikkelien määrä oli kontrollialoilla merkittävästi suurempi verrattaessa kasvillisuuden poistoaloihin. Muissa sienirakenteissa eri käsittelyt vaikuttivat eri tavoin ja vaikutus oli lajista riippuvaista.

Taulukko 2. Käsittelyiden väliset parittaiset vertailut ilmoitettuna tilastollisella todennäköisyydellä (p-arvo) kasvilaji- ja käsittelykohtaisesti. Tähdellä (*) merkityt tulokset ovat tilastollisesti merkitseviä tasolla $p=0,05$. Ajatusviivalla (—) merkityistä sienirakenteista ei ole havaintoa kyseisen lajin kohdalla.

Laji	Sienirihma	Arbuskeli	Vesikkeli	DSE	Hiiva	Ektomykorritsa
<i>Deschampsia flexuosa</i>						
kontrolli-poisto	0,001*	0,885	0,003*	0,016*	0,656	—
kontrolli-kultapiisku	0,646	0,169	0,025*	0,078	0,988	—
poisto-kultapiisku	0,001*	0,077	0,003*	0,631	0,743	—
<i>Gnaphalium norvegicum</i>						
kontrolli-poisto	0,001*	0,001*	0,002*	0,042*	0,051	—
kontrolli-kultapiisku	0,372	0,123	0,054	0,616	0,042*	—
poisto-kultapiisku	0,010*	0,010*	0,002*	0,208	0,199	—
<i>Bistorta vivipara</i>						
kontrolli-poisto	0,001*	—	0,025*	0,059	0,664	0,285
kontrolli-kultapiisku	0,117	—	0,006*	0,584	0,563	0,255
poisto-kultapiisku	0,001*	—	0,001*	0,271	0,223	0,031*
<i>Rumex acetosa</i>						
kontrolli-poisto	0,001*	0,006*	0,002*	0,001*	0,417	—
kontrolli-kultapiisku	0,18	0,064	0,919	0,001*	0,238	—
poisto-kultapiisku	0,001*	0,416	0,002*	0,015*	0,884	—

3.2 Biomassan ja sienijuurisienen määrän väliset korrelaatiot

Yksittäisen kasvin mahdollisia positiivisia tai negatiivisia korrelaatioita biomassan ja sienirakenteiden frekvenssin välillä tarkasteltaessa käytettiin kasvikohtaisia kolonisaatioprosentteja. Sillä pyrittiin selvittämään yksittäisen kasvin ja sienien välistä suhdetta ja sitä miten sienirakenteiden määrä selittää kasvin biomassaa tai miten biomassaa selittää sienien määrä kasvin juuressa (taulukko 3). Käsittelyillä oli jo havaittu olevan vaikutusta sienirakenteiden määrään, joten alakohtaisia kolonisaatio-keskiarvoja käytettiin tutkittaessa käsittelyn vaikutusta arbuskelimykorrhizosienttien määrään ja näiden sienien vaikutusta alalla kasvavien kasvien biomassaan (taulukko 4).

Kasvikohtaisella arbuskelisientien määrällä juuressa ei ollut vaikutusta biomassaan norjanjakkäräyksilöillä missään käsittelyssä, mutta kasvillisuuden poistoaloilla sienijuurisienen määrän ja kasvin verson biomassan välillä oli positiivinen korrelaatio nurmitattarilla: kolonisaatioprosentin kasvaessa myös kasvin biomassaa siis kasvoi. Sitä vastoin kontrollialoilla niittysuolaheinillä sienien määrä juuressa korreloi verson biomassan kanssa negatiivisesti: kolonisaation kasvaessa biomassaa pieneni. Kasvikohtaisia keskiarvoja käytettäessä nurmitattaren ektomykorritsallisten juurtenkärkien määrän ja biomassan välillä ei havaittu korrelaatiota minkään käsittelyn sisällä; kasvillisuuden poisto (Pearsonin korrelaatiokerroin, $r^2=0,253$, $n=16$, $p=0,345$), kultapiisku ($r^2=-0,002$, $n=20$, $p=0,993$) ja kontrolli ($r^2=-0,162$, $n=24$, $p=0,449$).

Kasviyksilökohtaisesti tarkasteltuna arbuskelifrekvenssillä juuressa ja verson biomassalla oli positiivinen yhteys poistoaloilla norjanjakkärän kohdalla ($r^2=0,432$, $n=24$, $p=0,035$). Myös niittysuolaheinien arbuskelifrekvenssillä ja biomassalla oli merkitsevä positiivinen korrelaatio poistokäsittelyssä ($r^2=0,617$, $n=24$, $p=0,001$). Muissa käsittelyissä tilastollisesti merkitsevää korrelaatiota ei havaittu kummallakaan lajilla.

Taulukko 3. Juuren arbuskelisienirihman määrän ja verson biomassan välinen korrelaatio lajeittain ja käsittelyittäin käytettäessä kasvikohtaisia sienien määrän keskiarvoja. Pearsonin korrelaatiokerroin (r^2), toistojen määrä (n) ja tilastollinen todennäköisyys (p). Tähdellä (*) merkityt tulokset ovat tilastollisesti merkitseviä tasolla $p=0,05$.

Laji	Poisto			Kultapiisku			Kontrolli		
	r^2	n	p	r^2	n	p	r^2	n	p
<i>Gnaphalium norvegicum</i>	0,338	24	0,107	0,159	24	0,458	0,236	23	0,278
<i>Bistorta vivipara</i>	0,576	16	0,02*	0,018	20	0,942	0,276	24	0,191
<i>Rumex acetosa</i>	-0,048	24	0,822	0,096	20	0,687	-0,432	24	0,035*

Alakohtaisia keskiarvoja käytettäessä ei käsittelyllä havaittu olevan vaikutusta, vaikka sienirihmakolonisaatiot erosivatkin eri käsittelyiden välillä. Ektomykorritsaallisten juurenkärkien määrällä ja nurmitattarien biomassan välillä ei myöskään ollut korrelaatiota minkään käsittelyn sisällä; kasvillisuuden poisto ($r^2=0,862$, $n=4$, $p=0,138$), kultapiisku ($r^2=-0,666$, $n=5$, $p=0,220$) ja kontrolli ($r^2=0,006$, $n=6$, $p=0,992$).

Taulukko 4. Juuren arbuskelisienirihman ja biomassan välinen korrelaatio lajeittain ja käsittelyittäin, käytettäessä alakohtaisia keskiarvoja. Pearsonin korrelaatiokerroin (r^2), toistojen määrä (n) ja tilastollinen todennäköisyys (p).

Laji	Poisto			Kultapiisku			Kontrolli		
	r^2	n	p	r^2	n	p	r^2	n	p
<i>Gnaphalium norvegicum</i>	0,577	6	0,231	-0,278	6	0,594	0,505	5	0,307
<i>Bistorta vivipara</i>	0,189	4	0,811	-0,818	5	0,091	0,237	6	0,651
<i>Rumex acetosa</i>	-0,286	6	0,583	0,551	5	0,336	-0,348	6	0,500

3.3 Käsittelyiden vaikutus kasvilajimääriin

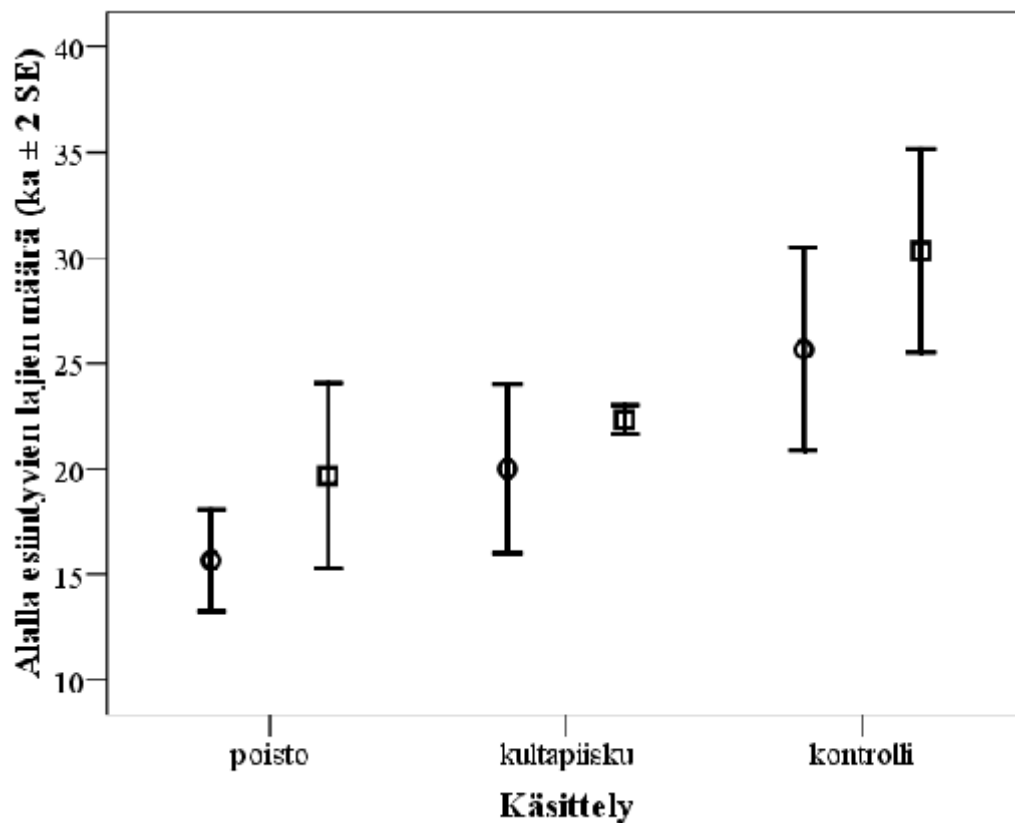
Lajistollisesti sekä Saanan että Jehkasin tutkimusalueet olivat keskenään samankaltaisia. Käsittelyt vaikuttivat sekä kukkivien yksilöiden, että lajien lukumäärään. Laskettaessa kaikkien kukkivien yksilöiden lukumäärät, sekä kaikki alalla esiintyvät lajit oli kasvilajien lukumäärä alhaisin koaloilla, joilta oli kasvillisuus poistettu 1999, näiltä löytyi 31 eri kasvilajia. Kultapiiskualoilla oli 38 lajia ja kontrollialoilla kasvoi 49 eri kasvilajia. Kaikkien lajien kukkivien yksilöiden yhteenlasketut lukumäärät käsittelyittäin ilman heiniä olivat: (i) kasvillisuuden poisto 926, (ii) kultapiisku 2101 ja (iii) kontrolli 3283 kasviyksilöä. Kontrollialalla oli näin ollen eniten kukkivia kasviyksilöitä. Pistefrekvenssiaineisto oli otos alalla kasvavista laji- ja yksilömääristä, johon oli otettu mukaan myös heinät. Tällöin kasvilajien lukumäärä poistoaloilla oli 17, kultapiiskualoilla 22 ja kontrollialoilla 35. Kasviyksilöiden yhteenlasketut lukumäärät käsittelyittäin olivat: (i) kasvillisuuden poisto 266, (ii) kultapiisku 579 ja (iii) kontrolli 944.

Käsittelyllä (2-ANOVA, $F=15,142$, $df=2$, $p<0,001$) ja paikalla ($F=5,528$, $df=1$, $p=0,037$) oli päävaikutus alalla kasvavien lajien lukumäärään (kuva 3). Lajimäärä oli suurempi kontrollialoilla kuin poistoaloilla. Kukkivien yksilöiden lukumäärän kohdalla varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut, joten analyysissä käytettiin logaritminmuunnettua aineistoa. Käsittelyllä ($F=16,193$, $df=2$, $p<0,001$) ja paikalla ($F=7,469$, $df=1$, $p=0,018$) oli päävaikutus käsittelyillä kukkivien kasvien yksilömäärään (kuva 4). Pistefrekvenssiaineistosta tehdyn varianssianalyysin perusteella käsittelyllä oli päävaikutus kasvien lajimäärään ($F=9,635$, $df=2$, $p=0,003$), sekä kasvien yksilömäärään ($F=26,026$, $df=2$, $p<0,001$). Parittaiset vertailut kertoivat, mitkä käsittelyt erosivat tilastollisesti merkittävästi toisistaan yksilö- ja lajimäärän, sekä diversiteetti-indeksin

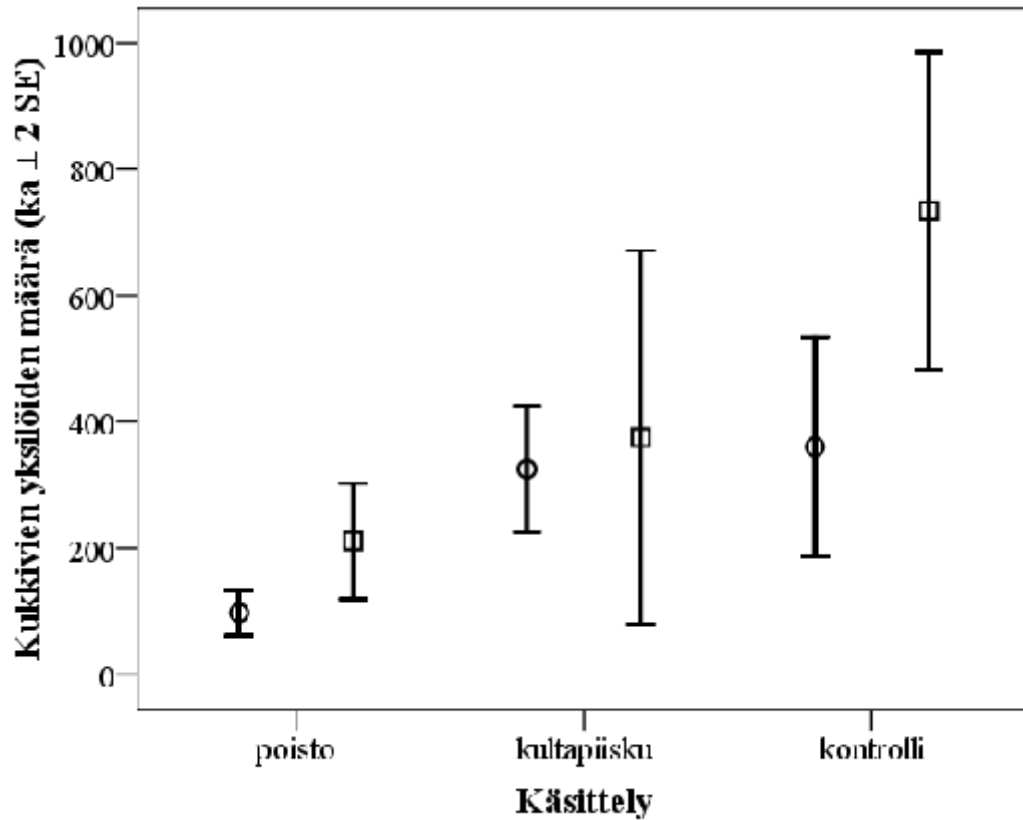
suhteen (taulukko 5). Riippuen siitä, oliko kyseessä lukumäärä- vai pistefrekvenssiaineisto, käsittelyiden eroaminen toisistaan tilastollisesti vaihteli.

Taulukko 5. Käsittelyiden väliset parittaiset vertailut yksilö- ja lajimääristä, sekä Shannon-Wienerin diversiteetti-indekseistä ilmoitettuna tilastollisella todennäköisyydellä (p-arvo). Tähdellä (*) merkityt tulokset ovat tilastollisesti merkitseviä tasolla $p=0,05$. Lukumääräaineistossa yksilömäärien vertailu tehtiin logaritimuunnetulla aineistolla, koska varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut.

Lukumääräaineisto	Käsittely		
	poisto-kultapiisku	poisto-kontrolli	kultapiisku-kontrolli
yksilömäärä(log)	0,008*	0,001*	0,188
lajimäärä	0,201	0,001*	0,010*
diversiteetti	0,381	0,014*	0,152
Pistefrekvenssiaineisto			
yksilömäärä	0,017*	0,001*	0,005*
lajimäärä	0,284	0,003*	0,044*
diversiteetti	0,118	0,368	0,010*

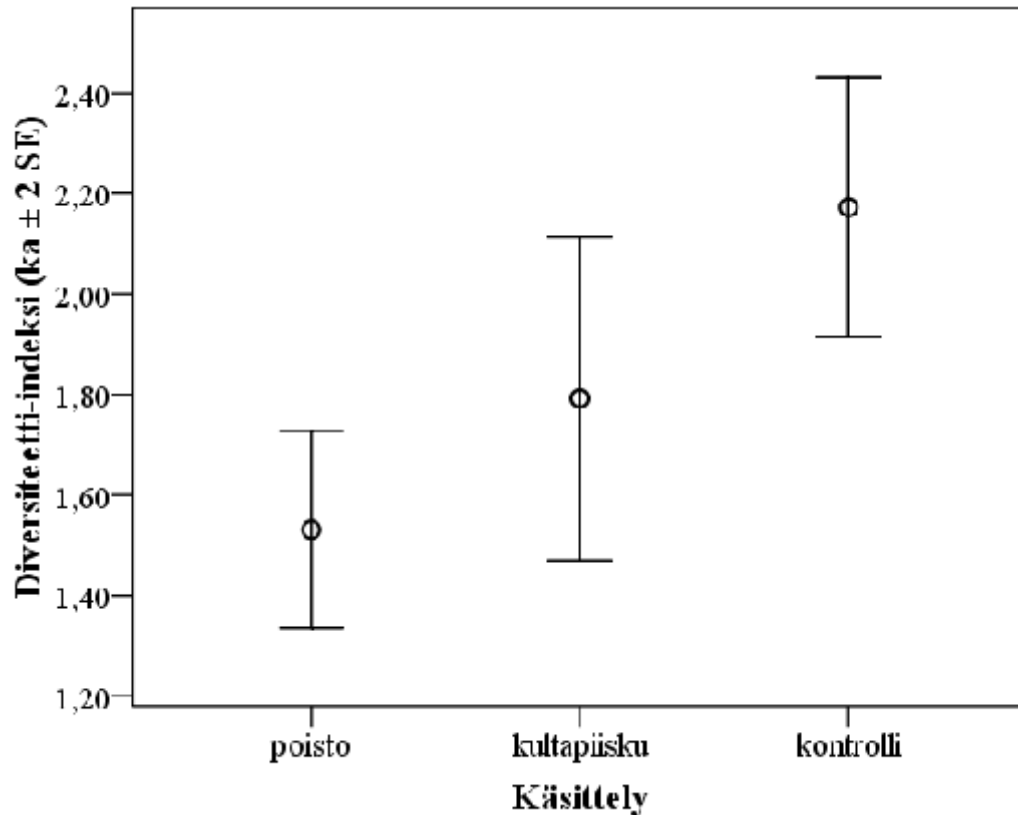


Kuva 3. Tutkimusaloilla esiintyvien kasvilajien keskimääräiset lukumäärät ± 2 SE käsittelyittäin sekä tutkimusalueittain (○) Saana ja (□) Jehkas lukumääräaineiston perusteella.



Kuva 4. Tutkimusaloilla kukkivien kasviyksilöiden keskimääräiset lukumäärät \pm 2 SE käsittelyittäin sekä tutkimusalueittain (○) Saana ja (□) Jehkas lukumääräaineiston perusteella.

Shannon-Wienerin diversiteetti-indeksit käsittelyittäin lukumääräaineiston avulla laskettuina olivat: poisto 1,88, kultapiisku 2,08 ja kontrolli 2,51. Pistefrekvenssiaineistosta samat indeksit olivat: poisto 2,04, kultapiisku 1,35 ja kontrolli 2,21. Käsittelyllä oli päävaikutus alalla kasvavien kasvien monimuotoisuuteen lukumääräaineiston ($F=5,813$, $df=2$, $p=0,017$) avulla laskettaessa (kuva 5). Käsittelyllä oli päävaikutus myös pistefrekvenssiaineiston ($F=6,478$, $df=2$, $p=0,012$) avulla laskettaessa. Aloilla, joille oli siirtoistutettu kultapiiskua 1999, oli kultapiiskun suhteellinen osuus pistefrekvenssiaineiston kokonaisyksilömäärästä hyvin suuri ja sen suhteellinen osuus kokonaisyksilömäärästä oli 72 %, kun vastaava luku lukumääräaineistossa oli vain 25 %. Kultapiiskukäsittelyn kohdalla lukumäärä- ja pistefrekvenssiaineiston diversiteetti-indeksit erosivat tilastollisesti toisistaan (riippumattomien otosten t-testi, $t=3,026$, $df=10$, $p=0,013$).



Kuva 5. Shannon-Wienerin diversiteetti-indeksien keskimääräiset arvot ± 2 SE käsittelyittäin lukumääräaineiston perusteella.

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1 Symbionttisten sienten määrä kasvien juuressa

Sienijuurisienien määrät kasvien juurissa vaihtelivat lajeittain, mutta kaikilla lajeilla sieniä oli juurissa eniten kontrollikäsittelyssä, kun taas alun perin kasvittomilla koealoilla oli sienten määrä juurissa vähäisin. Kultapiiskualoilla kultapiisku näyttäisi ylläpitävän AM sieni yhteisöä ja näin mahdollistavan kolonisaation arbuskelisienistä riippuvaiselle lajistolle, mikä vuorostaan mahdollistaa sukkession obligatorisesti mykorritsasienistä riippuvaiseen lajistoon. Kasvillisuuden poisto näyttäisi aiheuttaneen AM sienille haittaa ja ne eivät ole palautuneet alueelle, vaikka kasvillisuuden on annettu levitä luontaisesti aloille vuoden 2005 jälkeen. Poistokäsittelyillä itiöiden määrä maaperässä on laskenut ja pysynyt alhaalla eroosiokäsittelyn jälkeen, itiöiden määrät on mitattu aloilta vuonna 2005 (M-M. Kytöviita suull. tiedonanto).

AM sienien leviäminen on hidasta. Juureen kasvava sieni voi kasvaa itiöstä, juuren ulkopuolisesta sienirihmasta (extraradical hyphae), tai muista jo kolonisoituneista juurista (Klironomos & Hart 2002). Arbuskelisienilajien kyky kolonisoida juuri itiöstä tai sienirihmasta on lajikohtainen (Klironomos & Hart 2002) ja häiriöt vaikuttavat eri tavoin eri AM sieniin ja niiden runsauteen (Barni & Siniscalco 2000, Li ym. 2007). Siten häiriön laatu ja voimakkuus vaikuttavat siihen, millainen AM sienilajisto alueelle jää häiriön jälkeen. Ilman suuria maaperän häiriöitä sienirihmaverkosto maaperässä voi olla merkittävä lähde, josta kasvien sienijuurisieni saa alkunsa (Simard & Durall 2004). Verkosto melko varmasti kärsii maaperän muokkauksesta, jolloin itiöiden merkitys voi

kasvaa tällaisissa olosuhteissa (Wagg ym. 2008). Itiöiden tuotanto kuitenkin vaatii esimerkiksi tietyt kosteusolosuhteet (Camalgo-Ricalde & Dhillion 2003) ja voimakkaan häiriön jälkeen kuivuus ja liiallinen auringon säteily voivat vaikuttaa itiöiden tuottamiseen. Aloilla, joilta kasvillisuus poistettiin vuonna 1999 ei myöskään ole voinut olla itiöiden tuotantoa kasvillisuuden poiston jälkeen. Poistokäsittelyn johdosta sienirihmaverkosto melko varmasti tuhoutui poistoaloilta sekä lopetti itiöiden muodostumisen. AM sienilähteenä kyseisillä alueilla oli tämän jälkeen todennäköisesti itiöt, joiden on havaittu selviävän maaperässä useitakin vuosia (Pietikäinen ym. 2007). Vuoden 2005 jälkeen kasvillisuus oli saanut palata poistoaloille, jonka jälkeen itiöiden muodostuminen on jälleen ollut mahdollista. Kasvit ovat voineet sen jälkeen muodostaa maahan sienirihmastoja, joka voi myös toimia siementaimille sienien lähteenä. Poistoaloilta poistettiin kasvillisuuden myötä myös juurenpätkät mahdollisimman tarkkaan, vaikka osa juurenpätkistä jäi varmasti maaperään. Toisaalta poistoalat olivat pitkään ilman kasvillisuutta, joten juurenpätkissä olleet AM sienet eivät välttämättä ole säilyneet elossa riittävän pitkään, jotta niistä olisi voinut kasvaa uusiin kasveihin sienijuurisieni. Kultapiiskualoilla poistettiin myös kasvillisuus, mutta samana vuonna siirtoistutetut kultapiiskut ovat voineet saada juuriinsa AM sienien alalle jääneistä pienistä juurenpaloista ja maaperässä olevista itiöistä. Kultapiiskujen juurissa eläneet sienet ovat voineet tuottaa alalle lisää itiöitä ja näin ylläpitää AM sienilajistoa kultapiiskukäsittelyssä. Juurten keräysajalla ei todennäköisesti ollut merkitystä kasvilajeista mitattuihin sienijuurisienten määriin. Näytekasvien keruu ajoittui kolmen viikon ajalle, mutta tunturiniityillä ei ole havaittu olevan ajallista muutosta juurten sienijuurellisuuden asteessa yhden kasvukauden aikana (Ruotsalainen ym. 2002), vaan erot sienijuuren määrässä johtuvat lajikohtaisista eroista.

Metsälauha ja norjanjäkkärä muodostivat selvästi toiminnallisen yhteyden Glomeromycota sienten kanssa, koska niiden juurissa oli arbuskelirakenteita, rakenteita jotka ovat vastuussa aineiden vaihdosta kasvin ja sienien välillä (Strack ym. 2003). Kasvin osien ravinnepitoisuuden mittaaminen kertoisi lisää sienien mahdollisista hyödyistä kasvin ravinnetaloudelle, koska AM sienien on havaittu kasvattavan sekä juurten, että verson fosforipitoisuutta (Mullen & Schmidt 1993). Kasvi voi myös estää sienien pääsyn juuriin tai estää sen toimintaa ja kasvua juurissaan, varsinkin ravinteiden saatavuuden ollessa riittävä (Allen ym. 2003b). Niittysuolaheinän ja nurmitattaren arbuskelien määrät olivat hyvin vähäisiä tai puuttuivat kokonaan ja kasvi ei näyttäisi muodostavan toiminnallista yhteyttä arbuskelisienen kanssa. Molemmat kasvit kuuluvatkin Polygonaceae-heimoon, jossa tiedetään olevan runsaasti sienijuurettomia kasvilajeja (Wang & Qiu 2006). Monissa tutkimuksissa, missä on tutkittu sienien määrää juurissa, on mitattu vain sienirihman määrä tai luokiteltu kasvin kolonisaation määrä yksinkertaisella kyllä/ei luokittelulla. Mittaamalla arbuskelien sekä vesikkeliinien määrät saatiin tässä tutkimuksessa lisätietoa myös kasvin ja sienien välisestä toiminnallisesta yhteydestä. Arbuskelit ovat hyvin lyhytikäisiä rakenteita ja säilyvät kasvin juurissa vain muutamien päivien ajan (Strack ym. 2003). Luonnontilaisessa kasvillisuudessa arbuskelien on kuitenkin havaittu säilyvän huomattavasti pitempään, jopa viikkojen ajan (Brundrett & Kendrick 1988). Todennäköisesti arbuskelien vähäinen määrä tai puuttuminen niittysuolaheinästä ja nurmitattaresta on siis lajikohtainen ominaisuus eikä mittausvirhe. Mahdollisesti kyseisissä kasveissa elävät mykorrhizasienet eivät muodosta arbuskeleja, koska kasvilaji ei tarvitse sientä ravinteiden ottoon ja voi näin ollen estää sienien toimintaa juurisoluissaan. Kyseisissä kasvilajeissa esiintyi AM sienirihmaa, mutta niissä oli myös runsaasti muita sienirakenteita, jotka kuuluvat Ascomycota pääjaksoon (DSE) ja Basidiomycota pääjaksoon (ektomykorrhitsa) (Brundrett 2002).

AM sienet tuottavat vesikkeleitä eri määriä ja vesikkelien runsas määrä kultapiiskualoilla kertoo todennäköisesti siitä, että kultapiiskualoilla oli erilainen AM sienilajisto kuin muilla tutkimusaloilla. Syitä erilaiseen lajistoon voi olla, että eri sienilajit kestävät häiriöitä eri tavoin. Kasvilajien on myös havaittu vaikuttavan sienen morfologiaan, jolloin sama sienilaji voi muodostaa erilaisia rakenteita riippuen isäntäkasvista (Ahulu ym. 2006), mikä voi myös selittää eroja rakenteissa eri käsittelyiden välillä. Hyvinvoivan kasvin juurissa voisi olla enemmän vesikkeleitä, mutta pääosin kultapiisku- ja poistoaloilla olevat kasvit olivat samankokoisia. Vesikkelien runsaus kultapiiskualoilla ei siis todennäköisesti selity kasvien erilaisella fysiologialla, sillä kultapiisku- ja poistoaloilla kasvit olivat samankokoisia. Maaperäolosuhteet olivat myös melko samanlaiset kultapiisku- ja poistokäsittelyissä, sillä kasvillisuuden määrä oli alhainen myös kultapiiskukäsittelyssä, eikä se ole voinut merkittävästi suojata maata. Poisto- ja kultapiiskukäsittelyissä esimerkiksi maaperän lämpötilat olivat keskenään samankaltaiset. Kontrollialoilla maaperä oli kylmempi ja erosi poisto- ja kultapiiskukäsittelyiden lämpötilasta (M-M. Kytöviita suull. tiedonanto). Vesikkelit ovat sienen varastorakenteita, mutta koska AM sienien on havaittu muodostavan samanaikaisesti verkostoja usean eri kasvilajin tai kasviyksilön kanssa (Kytöviita ym. 2003), on mahdollista sanoa, mistä kasviyksilöstä sieni on saanut hiiliyhdisteitä. Sieni on voinut saada resursseja yhdestä kasvista, mutta varastoinut ne toisessa kasvissa sijaitseviin vesikkeleihin. Kultapiiskualoilla tutkimuskasvissa ollut sieni on voinut saada resursseja esimerkiksi istutetuista kultapiiskukyksilöistä, mutta kontrollikäsittelyssä vaihtoehtoja on vielä runsaammin. Kontrollialoilla myös kasvien välinen kilpailu on voimakkaampaa, koska laji- ja yksilömäärät ovat suurempia verrattuina kultapiisku- ja poistokäsittelyyn. Niittysuolaheinäyksilöiden runsaat vesikkelimäärät voivat kertoa arbuskelisienen kyvystä ottaa hiiliyhdisteitä yhdestä kasvista ja varastoida niitä sitten toiseen kasviin, varsinkin koska itse niittysuolaheinissä arbuskelien määrä oli hyvin vähäinen. Eriksen ym. (2002) havaitsivat boreaalisella vyöhykkeellä tekemässään tutkimuksessa myös, että niittysuolaheinällä on vain vähän arbuskeleita ja vesikkeleitä juurissaan.

DSE-sienten määrä oli suurempi kontrollikäsittelyssä, jossa maassa oli myös korkeampi orgaanisen aineksen pitoisuus. Toisaalta käsittelyillä oli vaikutusta myös maaperän kosteuteen sekä juurten tiheyteen, joten DSE-sienten määrän kasvu ei välttämättä riipu pelkästään orgaanisen aineksen määrän kasvusta maaperässä. DSE-sienten on kuitenkin havaittu esiintyvän runsaammin erityisesti sellaisilla alueilla, joilla maassa on runsaasti orgaanista ainesta (Jumpponen & Trappe 1998, Jumpponen 2001). DSE-sieniä havaittiin kaikkien lajien juurista ja kaikissa eri käsittelyissä. Kyseinen sieniryhmä on hyvin moninainen ja sen ekologisesta merkityksestä on vielä vain vähän tietoa. DSE-sienet ovat runsaita arktisen tundran ja kylmyysaavikon kasvillisuudessa, kun samanaikaisesti arbuskelisieniä on vähän tai ne puuttuvat kokonaan kyseisistä ekosysteemeistä (Newsham ym. 2009). On ehdotettu, että DSE-sienet voisivat edistää kasvin ravinteiden ja varsinkin orgaanisen tyyppien saatavuutta näissä äärevissä elinoloissa (Upton ym. 2009). Toisaalta DSE-sieniltä puuttuu aineiden vaihtoon tarkoitetut rakenteet, kuten arbuskelit ja niitä ei pidetä todellisina mykorritsasieninä vaan niiden ajatellaan kasvin kannalta olevan neutraaleja, jolloin niistä ei ole selviä haittoja tai hyötyjä kasville (Jumpponen 2001).

Hiivojen eli yksisoluisien sienien määrät olivat alhaisia kaikilla lajeilla kaikissa käsittelyissä, eivätkä niiden määrät eronneet juurikaan eri käsittelyiden välillä. Eri kasvilajeilla hiivojen runsaimmat määrät vaihtelivat käsittelyittäin. On mahdollista, että hiivalajisto erosi käsittelyjen välillä, mutta niiden haitallisista tai hyödyllisistä vaikutuksista kasveille ei voida sanoa juuri mitään, sillä niiden ekologisia vaikutuksia ei tunneta. Keskimääräiset hiivojen määrät olivat myös niin alhaisia, että vähäisen määrän

vuoksi niillä ei todennäköisesti ole vaikutusta kasville. Hiivasolujen esiintyminen kasvin juurissa voi olla myös osittain kasviyksilökohtaista. Havaittiin, että suurimmassa osassa kasviyksilöitä hiivojen määrät olivat hyvin alhaisia ja vain muutamissa yksilöissä hiivoja esiintyi erittäin runsaasti, jolloin ne muodostivat juureen pitkiä helminauhamaisia rakenteita.

Vain pieni osa kasveista on niin sanottuja kaksoiskolonisoituvia, eli niiden juurissa esiintyy samanaikaisesti sekä AM sienä, että ektomykorritsasieniä (Horton ym. 1998, Massicotte ym. 1998, van der Heijden 2001). Nurmitattarella havaittiin AM sienien lisäksi ektomykorritsallisia juurtenkärkiä, joiden määrä oli kultapiiskukäsittelyllä suurempi kuin kasvillisuuden poistoaloilla. Kontrollialoilla kasvien juuripaakut olivat paljon tiiviimpiä kuin muilla käsittelyillä ja juurien pesun yhteydessä oli kontrollinäytteiden yksilöistä voinut irrota ektomykorritsallisia juurenkärkiä enemmän kuin poisto- ja kultapiiskualojen yksilöistä, minkä vuoksi juurenkärkien määrät kontrollialoilla olivat vähäisempiä kuin kultapiiskualoilla. Sienijuurellisten juurenkärkien ja kasvin biomassan välillä ei havaittu olevan korrelaatiota. Kaksoiskolonisoituvan kasvin kasvuun on havaittu AM sienien ja ektomykorritsasiendien vaikuttavan eri aikoina eri tavoin. Kasvin on havaittu hyötyvän pienenä siementaimena AM sienistä, mutta ektomykorritsasiendien hyödyt ovat tulleet kasvin kasvulle pidemmällä aikavälillä (van der Heijden 2001). Monivuotisena kasvina nurmitatarkin voi hyötyä juurissaan olevista mykorritsasienistä eri aikoina eri tavoin. Tutkimuksessa havaittiin myös osalla niittysuolaheinäyksilöistä yksittäisiä ektomykorritsallisia juurenkärkiä. Aiemmin niittysuolaheinällä on havaittu olevan juurissaan AM sienirakenteita (Pawlowska ym. 1996, Wang & Qiu 2006), mutta tietääkseni tämä on ensimmäinen kerta, kun kyseisellä lajilla ilmoitetaan olevan juurissaan myös ektomykorritsasieniä. Ektomykorritsallisten juurenkärkien määrät niittysuolaheinällä olivat kuitenkin niin alhaisia, että niiden vaikutusta esimerkiksi kasvin kasvulle ei voitu testata ja näin ollen niiden ekologiset vaikutukset jäivät epäselviksi. Arktisilla alueilla kasvillisuus muodostuu monin paikoin vain muutama sukuun kuuluvasta lajista kuten *Empetrum*, *Eriophorum*, *Carex*, *Betula* ja *Salix* (Chapin & Körner 1995), jotka eivät kuitenkaan muodosta symbionttisuhdetta AM sienien kanssa. Ravinteiden saatavuus arktisissa ekosysteemeissä on heikkoa (Gold & Bliss 1995, Jonasson ym. 1999), mutta samalla kyseisissä elinympäristöissä on paljon orgaanista ainetta sitoutuneena maaperään (Fornara & Tillman 2008). Ektomykorritsasienet kykenevät toimimaan hajottajina ja vapauttamaan ravinteita kasvien käyttöön (Clemmesen ym. 2006), minkä johdosta voisi olettaa, että arktisissa elinympäristöissä olisi enemmän ektomykorritsallisia kasvilajeja. Niittysuolaheinästä löytyneet ektomykorritsalliset juurenkärjet voisivatkin olla sopeuma juuri arktisiin olosuhteisiin.

4.2 Kasvin koon ja sienijuurellisten määrän välinen yhteys

Kasvin juurissa olevan AM sienien määrän ja kasvin biomassan välinen yhteys oli melko heikohko ja oli sekä kasvilaji- että sienirakennekohtainen. Poistokäsittelyssä nurmitattaren kohdalla AM sienirihman määrän ja kasvin biomassan välillä oli positiivinen korrelaatio, vaikka niiltä puuttuivatkin aineiden vaihdosta vastaavat arbuskelirakenteet. Toisaalta korrelaatiot eivät suoraan kerro mitään syy-seuraus suhteesta. Sienirihman määrän ja kasvin biomassan välillä on havaittu olevan positiivinen yhteys monenlaisissa elinympäristöissä ja varsinkin, kun kasvin ravinteiden saatavuus on heikentynyt (Fagbola ym. 2001, Janos 2007, Chen ym. 2008). Niittysuolaheinän kohdalla kontrollialoilla AM sienirihma määrän ja kasvin kasvun välillä oli negatiivinen korrelaatio. Sienen ja kasvin välinen suhde oli kasvin kannalta enemmänkin haitallinen ja vähäinen arbuskelien määrä kertoo, että kasvi ei muodosta toiminnallista yhteyttä arbuskelisienten kanssa. Ravinteiden saatavuuden ollessa riittävää mykorritsasieni voi muuttua osittain parasitoivaksi, kun

sienen luovuttamien ravinteiden hyöty jää pienemmäksi kuin kasvin kokema haitta, kun kasvi joutuu luovuttamaan hiiliyhdisteitään sienelle. Sanders & Koide (1994) havaitsivat tutkimuksessaan, että mykorritsakolonisaatio voi jopa heikentää sellaisen kasviyksilön kasvua, joka kuuluu sienijuurettomiin kasvilajeihin.

Muiden käsittelyjen tai sienijuurellisten norjanjakkärä yksilöiden kohdalla tutkimuksessani kasvin biomassan ja sienirihman määrän välillä ei havaittu olevan positiivista korrelaatiota, joten kasvin kasvun ja sienirihman määrällä ei näiden kohdalla näyttäisi olevan yhteyttä. Syitä tähän voi olla useita erilaisia, koska aina kasvin saamat hyödyt sieneltä eivät kohdistu pelkästään kasvin maanpäällisen biomassan kasvuun (Roldan-Fajardo 1994). Tutkimuksessa ei mitattu kasviyksilöiden versojen eikä juurien ravinnepitoisuuksia ja niiden mahdollisia korrelaatioita juuren sienien määrän kanssa. Sanders & Koide (1994) eivät myöskään havainneet aikuisten kasvien biomassan kasvua sienijuurellisilla kasveilla, mutta he havaitsivat sienijuurellisten kasvien siementen fosforipitoisuuden olevan suurempi. Tutkimani kasvit olivat aikuisia ja kukkivia yksilöitä, mutta kasvinäytteet kerättiin ennen siementen muodostumista, joten mykorritsan mahdollisia hyötyjä kasvin jälkeläistuottoon ei voida tarkastella. Mykorritsasienen positiiviset vaikutukset kasvin kasvulle ja selviytymiselle ovat voineet kohdistua myös elinkierron eri vaiheeseen. Näennäisesti ”hyödyttömän” mykorritsan merkitys esimerkiksi siementaimivaiheen selviytymiselle on voinut olla merkittävä. Nara (2005) havaitsi tutkimuksessaan, että siementaimien selviytymisen ja kasvun edellytyksenä oli sienijuurisymbioosi ja varsinkin alhaisilla ravinnetasoilla taimet kilpailivat voimakkaasti keskenään ja sienijuurisienen avulla kasvi sai paremmin ravinteita käyttöönsä.

Kasvillisuuden poistoalojen maaperän ravinnepitoisuudet olivat laskeneet (Kytöviita ym., painossa), koska kasvillisuuden poiston yhteydessä maaperän kerrokset sekoittuivat ja ravinnepitoisuudet olivat pintamaassa keskimäärin pienemmät kuin kontrollialoilla. Tämän vuoksi kasvillisuuden poisto- ja kultapiiskukäsittelyillä arbuskelisienestä odotaisi olevan hyötyä kasvin ravinteiden hankinnalle. Pelkkä sienirihman määrä kasvin juuressa ei välttämättä kerro sienien ja kasvin välisestä vuorovaikutuksesta. Mittaamalla kasvin juurissa olevien eri AM sienirakenteiden määriä, voitiin tarkastella kasvin ja sienien toiminnallista yhteyttä ja niiden mahdollista yhteyttä kasvin kasvuun. Poistoaloilla havaittiinkin positiivinen yhteys arbuskelien määrän ja kasvin biomassan välillä sienijuurellisilla norjanjakkärä yksilöillä, vaikka sienirihman ja biomassan välillä ei yhteyttä ollutkaan. Arbuskelit ovat rakenteita joissa tapahtuu aineiden vaihto kasvin ja sienien välillä, jolloin arbuskelien määrän on havaittu lisääntyvän veden saatavuuden (García ym. 2008) tai ravinteiden (Collins Johnson ym. 2010) vähentyessä. Collins Johnson ym. (2010) havaitsivat arbuskelien määrän kasvavan, kun minimiravinteena olevaa fosforia oli vain vähän saatavilla. Syy, miksi kasvin parantunut ravinteiden saatavuus ei välttämättä johda aina verson suurempaan kokoon, voi johtua siitä, että parantaakseen ravinteiden saatavuutta entisestään kasvi voi allokoida ravinteitaan enemmän juuriin ja kasvattaa maanalaisten osiensa biomassaa. Tutkimuksessani kasvien juurten biomassaa ei pystytty mittaamaan, koska maasto-olosuhteissa on erittäin vaikea saada kokonaisuudessaan kasvin koko juuristo hienojuurineen mukaan. Tämän vuoksi juurten biomassan ja sen mahdollista korrelaatiota juuressa sijaitsevan sienien määrän kanssa ei pystytty tutkimaan. Tutkimusaloilla kasvaneiden kasvien saama hyöty AM sienestä on voinut kohdistua kasvin maanalaisiin osiin eli juurien ravinnepitoisuuteen tai biomassaan kuten Campioli ym. (2009) havaitsivat tutkimuksessaan. He huomasivat arktisissa elinympäristöissä kasvavien kasvien biomassasta merkittävän osan koostuvan nimenomaan juurista. Fagbola ym. (2001) ovat myös havainneet, että ravinteiden saatavuuden ollessa heikentynyt, kasvi voi panostaa enemmän juurten biomassan tuotantoon.

Mielenkiintoinen havainto oli tutkimuksessa löydetty norjanjakkäri yksilöt, joilla ei ollut juurissaan lainkaan arbuskelisieniä. Suurin osa aloilla kasvaneista norjanjakkärästä oli sienijuurellisia ja varsinkin arbuskelien määrällä havaittiin olevan vaikutusta kasvin kasvulle. Tietääkseni tässä tutkimuksessa esitelläänkin ensimmäistä kertaa sienijuurettomia norjanjakkäriä, joiden kasvuun symbiontin puuttumisella ei ole ollut negatiivista vaikutusta. Kyseinen kasvi kuuluu Asteraceae-heimoon, jota pidetään obligatorisesti mykorritsasieninä eli mykorritsasieni olisi välttämätön kasvin kasvulle (Wang & Qiu 2006). Sienijuurettomat yksilöt olivat kukkivia ja vaikuttivat hyvävoimaisilta eli ilmeisesti niiden ravinteiden saatavuus oli kuitenkin ollut riittävää ilman sienijuurisientä. Yleisesti kasvit käyttävät typen epäorgaanisia muotoja kuten nitraatteja hyväkseen, mutta tundralla elävien kasvien on havaittu hyödyntävän myös orgaanista typpeä eli aminohappoja tehokkaasti ja olevan alueellisesti jopa parempia kilpailijoita kuin mikrobit aminohappojen otossa (Lipson ym. 1999). Aminohappojen on itse asiassa havaittu olevan kasveille tärkeä typen muoto arktisissa ekosysteemeissä (Bardgett ym. 2007). Schimel & Chapin (1996) havaitsivat tutkimuksessaan kahden eri kasvilajin ottavan tehokkaammin aminohappoja kuin ammoniumtyppeä, joten tällöin kasvit eivät mahdollisesti tarvitse mykorritsasientä epäorgaanisen typen hankintaa, vaan ne kykenevät kilpailemaan tehokkaasti ravinteista ilman sieneltä saatavaa apua. Sienijuurettomat ja kukkivat norjanjakkäräyksilöt kykenivät kasvamaan ilman AM sienettä, mutta on mahdollista, että sienijuurisienien puuttuminen voi vaikuttaa negatiivisesti tuotettujen siementen laatuun, kuten Sanders & Koide (1994) havaitsivat tutkimuksessaan.

Alakohtaisten AM sienten keskimääräisellä määrällä ja alalla kasvavien kasvien biomassalla ei havaittu tilastollisesti merkitsevää korrelaatiota. Pienet otoskoot (n=4-6) saattoivat osaltaan heikentää testien voimakkuutta. Kasvien saama hyöty symbioosista eri käsittelyillä voi olla myös AM sienten antama suoja esimerkiksi patogeenejä vastaan. Toisaalta kasviyksilö voi vaikuttaa sienien morfologiaan ja kykyyn muodostaa sienijuurisieniä kasvin juureen (Staelin ym. 2001), jolloin keskimääräisten arvojen käyttö voi peittää yksittäisten kasvien merkitsevät korrelaatiot AM sienien määrän ja biomassan välillä. Häiriöillä ja niiden voimakkuudella tiedetään olevan vaikutusta AM sienilajistoon ja eri sienilajien reagoivan häiriöihin eri tavoin (Barni & Siniscalco 2000). Tässä tutkimuksessa ei määritetty maaperässä tai kasvien juurissa eläviä AM sienettä, mutta Pietikäinen ym. (2007) havaitsivat samalla tutkimusalueella tehdyssä tutkimuksessa käsittelyiden vaikuttavan alalla kasvavaan AM sieniyhteisöön tutkiessaan kultapiiskun juurissa esiintyviä AM sienettä eri käsittelyissä. Monissa tutkimuksissa on havaittu, että sienilajilla on merkitystä kasvin kasvulle, jolloin yksi sienilaji voi lisätä kasvin kasvua ja toinen laji toimia osittain parasitoivana ja vuorostaan vähentää kasvua (van der Heijden ym. 1998b, van der Heijden ym. 2003, Klironomos 2003). Tutkimuksessani olleilla kasviyksilöillä oli melko varmasti useita eri sienilajeja juurissaan ja niiden vaikutukset kasvuun ovat näin ollen voineet olla keskenään antagonistisia. Pietikäinen ym. (2007) havaitsivatkin tutkimuksessaan käsittelyaloilla kasvavilla kultapiiskun taimilla olevan vähintään 5,5 eri AM sienilajia juurissaan. Poistoaloilla esiintyvät AM sienet voivat olla sopeutuneet paremmin häiriöihin kuin kontrollialoilla esiintyvä sienilajisto ja mahdollisesti sienien tarjoamat hyödyt voivat myös vaihdella eri käsittelyiden välillä. Määrittämällä eri käsittelyillä elävät sienilajit, voitaisiin saada lisää tietoa muun muassa eri sienilajien häiriön sietokyvystä ja vaikutuksesta kasvin kasvuun.

Mykorritsasienten hyödyt kasville voivat olla hyvin moninaiset ja pelkkä kasvun mittaaminen ei välttämättä kerro koko totuutta. Hyötyjä, joita ei voi suoraan mitata kasvun perusteella ovat mm. siementaimien selviytyminen tai suoja patogeenejä vastaan. Perimmäinen vertailuperuste mykorritsan hyödyllisyydestä kasville tulisi mitata kasvin kelpoisuuden kautta ja miten se eroaa sienijuurellisen ja sienijuurettoman kasvin välillä

maaperän eri ravinnepitoisuuksissa. Kasvin kasvulle ravinteilla on ensisijainen merkitys ja typen sekä fosforin on havaittu olevan rajoittava tekijä arktisissa ekosysteemeissä (Gold & Bliss 1995, Jonasson ym. 1999). Samanaikaisesti suuri määrä tyypeä on varastoituneena maaperän orgaanisessa aineksessa. Samalla kaikkein pohjoisimmissa arktisissa ekosysteemeissä on merkittävästi sienijuurettomia kasvilajeja (Gardes & Dahlberg 1996), vaikka mykorritsasymbioosin olettaisi olevan hyödyllinen kasveille ravinneresurssien vähyden vuoksi.

4.3 Kasvien laji- ja yksilömäärään vaikuttavia tekijöitä

Kasviyhteisöjä muokkaavat monet tekijät, mutta keskittyminen pelkästään maanpäällä tapahtuviin vuorovaikutuksiin, rakenteeseen ja toimintaan antaa hyvin yksipuolisen kuvan todellisuudesta. Vähintäänkin yhtä merkittävässä osassa ovat maan alla tapahtuvat vuorovaikutukset kasvien ja erilaisten mikro-organismien, sienien ja eri kasvilajien ja -yksilöiden juurten välillä. Mykorritsallisten kasvien on havaittu kestävän paremmin erilaisia stressiolosuhteita kuten kuivuutta, niiden yhteyttäminen on tehokkaampaa ja biomassaa suurempaa, sekä ravinteiden kertyminen on parempaa verrattaessa sienijuurettomiin kasveihin (Camargo-Ricalde & Dhillion 2003). Sienijuurellisten kasvit voivat ylläpitää maaperän AM sieniyhteisöä ja näin vaikuttaa alueella elävään kasvilajistoon (Gange ym. 1993).

Kultapiisku lisäsi ennusteen mukaan aloilla kasvavien yksilöiden määriä. Kukkivien kasvien laji- ja yksilömääriin vaikuttivat käsittelyiden ohella myös paikka. Jehkasilla oli runsaammin sekä kasvilajeja, että niiden kukkivia yksilöitä. Tämä voi johtua siitä, että Jehkasin niitty oli kosteampi, kun Saanan niitty oli kuivempi ja sitä ympäröi runsaampi varpukasvillisuus. Siemensadannassa ei todennäköisesti ole ollut eroa eri käsittelyiden välillä, vaan ympäröivällä niityllä esiintyvien kasvilajien siemenet ovat voineet levittäytyä mille käsittelyalalle tahansa. Tietyllä alalla kasvavien kasvien laji- ja yksilömääriin vaikutti kuitenkin yksilöiden kyky rekrytoitua siementaimesta ja selvityä aikuiseksi yksilöksi. AM sienien on havaittu vaikuttavan kasvien kilpailukykyyn. Moora & Zobel (1996) havaitsivat, että samankokoisten siementaimien ollessa sienijuurellisia kilpailu ei vähentänyt siementaimien kasvua, mutta lajinsisäinen kilpailu heikensi siementaimen kasvua sen kilpaillessa saman lajin suuremman yksilön kanssa. Samassa tutkimuksessa havaittiin, että sienijuurelliset siementaimet eivät kärsineet kilpailusta yhtä voimakkaasti kun kyseessä oli eri lajin suurempi kasviyksilö. Siirtoistutetuilla aloilla kultapiiskun siementaimet ovat voineet kilpailla saman lajin aikuisten yksilöiden kanssa, kun taas muiden lajien siementaimet ovat voineet hyötyä siirtoistutettujen kultapiiskujen alalla ylläpitämästä sienilajistosta ja näin edistää alalle kehittyvää monipuolisempaa kasvillisuutta ja suurempaa yksilömäärää. Aguilera & Lauenroth (1993) havaitsivat myös lajinsisäisen kilpailun heikentävän siementaimien kasvua ja selviytymistä, koska aikuisten yksilöiden laaja juuristo heikensi siementaimien kykyä ottaa maasta ravinteita. AM sienien on havaittu olevan tärkeä siementaimien kasvuun ja fosforin saannille (van der Heijden 2004). Tämä osaltaan voi selittää kultapiiskualoilla olevaa suurempaa laji- ja yksilömäärää verrattuna poistoaloihin, koska siirtoaloilla siementaimien juurilla on ollut pääsy maaperässä olevaan sienijuuriverkostoon.

Kultapiiskualoilla oleva kasvilajimäärä ei eronnut poistoaloista (31), mutta siirtoistutettujen alojen (38) lajimäärät erosivat kontrollialoista (49). Tiettyihin lajeihin kasvillisuuden manipulaation havaittiin vaikuttaneen voimakkaammin ja niitä esiintyi kukkivana vain kontrollialoilla, kuten kullero (*Trollius europaeus*), metsäkurjenpolvi (*Geranium sylvaticum*), lääte (*Saussurea alpina*) ja poimulehti (*Alchemilla* sp.). Kyseiset lajit ovat monivuotisia (Hämet-Ahti ym. 1998), jolloin ne ovat voineet säilyä vuosia kontrollialoilla, mutta esimerkiksi heikentyneen siemententuottokyvyn vuoksi eivät ole

levinneet uudelleen poisto- ja kultapiiskualoille. Gange ym. (1993) havaitsivat myös, että AM sienien puuttuessa maaperästä varsinkin monivuotisten ruohojen määrä kyseisellä käsittelyllä oli hyvin alhainen. Osa lajistosta vuorostaan näyttäisi olevan runsaimmillaan juuri poisto- ja kultapiiskualoilla kuten lumijäkkärä (*Gnaphalium supinum*), joka taas puuttui täysin kontrollikäsittelystä. Lumijäkkärä matalakasvuisena lajina ei mahdollisesti kykyne kilpailemaan suurempien lajien kanssa kontrollialoilla, mutta pystyi hyödyntämään poisto- ja kultapiiskualoilla olevaa vapaata tilaa paremmin. Erot esiintymisessä eri käsittelyillä voivat riippua kasvien lajikohtaisista ominaisuuksista, mutta myös eri AM sienilajien vaikutuksesta kasvien kasvuun ja kilpailukykyyn (van der Heijden 2004). Kultapiisku- ja kontrollialoilla havaittiin AM sienien määrän kasvavan kasvien juurissa verrattaessa poistoaloihin, mutta sillä ei ollut selkeästi positiivista vaikutusta kasvin biomassan kanssa. Useissa tutkimuksissa on havaittu eri AM sienien vaikuttavan niin positiivisesti kuin negatiivisestikin kasvin kasvuun, kilpailukykyyn ja sitä kautta kasviyhteisön rakenteeseen ja monimuotoisuuteen (van der Heijden ym. 1998b, O'Connor ym. 2002, Hart ym. 2003, van der Heijden ym. 2003). AM sienien isäntäspesifisyys, kyky muodostaa maaperään sienijuuriverkostoja sekä kasvin ja sienien keskinäiset vuorovaikutukset voivat vaikuttaa kasvillisuuden sukkessioon (Gange ym. 1990, Hart ym. 2003).

Kasviyhteisöjen monimuotoisuus on sitä suurempi, mitä enemmän siinä on lajeja ja mitä tasaisemmin yksilömäärät ovat jakautuneet eri lajien välille. Käsittelyllä oli vaikutusta monimuotoisuudelle, sekä lajien ja yksilöiden määrälle, jotka kaikki olivat suurempia kontrollialoilla kuin poistoaloilla. Gange ym. (1993) havaitsivat neljä vuotta kestäneessä tutkimuksessaan AM sienten määrän vaikuttavan sukkessioon ja kasvien lajimäärään, jolloin tutkimuksessa alunperin paljaiden koalojen kasvillisuus lisääntyi ja oli sitä monimuotoisempaa, mitä useampaa AM sienilajia eli maaperässä. Tutkimuksessani oleilla poistoaloilla AM sienilajiston on havaittu eroavan muiden käsittelyiden sienilajistosta (Pietikäinen ym. 2007). Tutkimuksessani havaittiin sekä kasvien monimuotoisuuden, että kasvien juurissa olevan AM sienien määrän lisääntyvän mentäessä poistoaloilta kontrollialoille. Myös van der Heijden ym. (1998b) havaitsivat AM sienien lajimäärän lisääntyessä myös kasvilajien monimuotoisuuden lisääntyvän. Diversiteetti-indeksit ja niiden keskinäinen vertailu ei kuitenkaan ole yksiselitteistä. Pistefrekvenssiaineisto ja lukumääräaineisto oli kerätty eri vuosina ja joidenkin lajien välillä oli suurta vaihtelua yksilömäärissä. Shannon-Wienerin diversiteetti-indeksi huomioi lajimäärän, yksilömäärän ja kuinka paljon yksilöitä tietyssä lajissa on. Tietyn kasvilajin ollessa hyvin runsas tietyllä käsittelyllä myös sen suhteellinen osuus kasvaa silloin hyvin suureksi. Tämä voi selittää, miksi pistefrekvenssiaineiston mukaan kultapiiskukäsittelyllä oli alhainen diversiteetti, sillä kultapiiskun suhteellinen osuus oli 72 % kyseisellä käsittelyllä. Yksivuotisten kasvien runsauksien vaihtelu eri vuosien välillä voi myös aiheuttaa vaihtelua arvoihin eri menetelmien välille. Esimerkiksi pohjansilmäruoho (*Euphrasia frigida*) puuttui lähes kokonaan vuonna 2008, kun taas vuonna 2009 yksilöiden lukumäärät olivat hyvin suuria kultapiisku- ja kontrollialoilla. Kummankaan aineiston mukaan monimuotoisuus ei lisääntynyt tilastollisesti merkittävästi verrattaessa kasvillisuuden poistoaloja kultapiiskualoihin, vaikka AM sienien määrä kasvoikin. Toisaalta myös kirjallisuudessa on havaittu, että kasvillisuuden monimuotoisuus ei aina lisäännä, kun maaperässä olevien AM sienien määrä lisääntyy (Hartnett & Wilson 1999).

Siirtoistutetut kultapiisku yksilöt olivat hyvävoimaisia ja ne olivat kasvaneet pensasmaisiksi, suuriksi kasvustoiksi ja vain pieni osa istutetuista yksilöistä oli kuollut viimeisen kymmenen vuoden aikana. Kultapiisku saattaa toimia näillä aloilla eräänlaisena suojakasvina, joka vaikuttaa positiivisesti esimerkiksi mikroilmastoon ja sitä kautta lämpötilaan ja kosteuteen ja luo näin ollen paremmat olosuhteet siementaimien

selvitymiselle ja yksilömäärän kasvulle. Kasvin juuret vuorostaan voivat estää ravinteiden huuhtoutumisen sateiden mukana. Erilaisten kasvilajien on havaittu toimivan eräänlaisina ”resurssisaarina”, joiden tyvellä ravinteiden määrä on suurempi verrattuna avoimen maan ravinnepitoisuuteen (Camargo-Ricalde & Dhillion 2003). Arktisissa olosuhteissa tehdystä tutkimuksesta Gold & Bliss (1995) havaitsivat kryptogaamien eli itiökasvien kuten sammalien fasilitoivan putkilokasvien kasvua estämällä jäätyminen ja sulamisen aiheuttamia vaurioita kasvien juurille sekä typensitobakteerien lisäävän maaperän typen määrää ja auttavan näin kasvien typen saantia. Kultapiiskuyksilöt voivat toimia myös esimerkiksi eräänlaisina mykorritsasienten ”säiliöinä”, jolloin niiden juuristo ylläpitää sienilajistoa ja mahdollistaa niiden lisääntymisen ja itiötuoton. Epäsuorasti kasviyksilöt voivat toimia eräänlaisina sienilähteen ”ansoina”, jotka voivat kerätä esimerkiksi maaperässä liikkuvien eläinten levittämiä AM sienten itiöitä. Arbuskelisienet muodostavat itiöitä maan alla, joten itiöiden levittäytyminen tuulen avulla ja kerääntyminen tätä kautta kasvien tyvelle on epätodennäköistä (Allen 1991). Tutkimuksessani aloilta ei mitattu itiöiden tai ravinteiden määrää, joten varmuuden saaminen sille, että kultapiisku toimisi resurssisaarena vaatisi lisätutkimuksia.

Kultapiiskukäsittelyn istutettujen kultapiiskuyksilöiden avulla on mahdollisuus vaikuttaa sekä suoraan että epäsuoraan maaperän rakenteeseen. Sekä kasvien juurilla, että mykorritsarihmastolla on havaittu olevan maaperää stabilisoiva vaikutus, jonka avulla voidaan estää eroosiota. Kasvien hienojuuristo voi ylläpitää runsasta mikrobiyhteisöä ja vaikuttaa ritsosfäärin aktiivisuuteen ja juurten kuollessa maaperän orgaanisen aineksen määrä kasvaa. Oikeanlaisen mururakenteen kautta maaperä mahdollistaa kasvien hyvinvoinnin ja kasvamisen tietyllä alueella, ylläpitää maaperän hyödyllistä mikrobi- ja sieniyhteisöä, sekä vaikuttaa sitä kautta sukkession etenemiseen. Jastrow ym. (1998) havaitsivat tutkimuksessaan kasvien juurien ja sienirihmaston muodostavan maaperään verkon, joka sitoo suoraan maaperässä olevia orgaanisia, sekä epäorgaanisia aineksia itseensä. Mekanismi, jolla kasvi vaikuttaa maaperän rakenteeseen voi olla tulla myös sienen erittämän aineiden kautta. Kasvin juurissa elävän AM sienirihmaston erittämän glomaliinin on havaittu lisäävän maaperän stabiilisuutta hyvin monenlaisissa maaperissä (Wright & Upandhyaya 1998). Glomaliini on glykoproteiini, joka ei liukene veteen ja sitä on runsaasti maaperässä, jossa on paljon erilaista sienirihmasto (Wright & Upandhyaya 1998).

Kultapiisku on alkuperäislaji, joka kasvaa yleisenä monenlaisissa elinympäristöissä. Tunturialueilla sen voi tavata niin niityillä, kuin tuntureiden rinteilläkin. Kultapiiskualoilla se on havaittu kestäväksi lajiksi, jonka kuolleisuus viimeisen kymmenen vuoden aikana on ollut vähäistä. Ihmisen aiheuttaman häiriön kuten eroosion estämiseksi tai jo pilaantuneen elinympäristön kunnostamiseksi on tehty runsaasti tutkimusta erilaisissa ekosysteemeissä. Ennallistamisessa on usein käytettynä mekanismina ollut siementen kylväminen ja erilaisten lannoitusmenetelmien käyttö, mikä on tietenkin taloudellisesti tehokkaampaa kuin taimien kasvatusta ja istutus kunnostusalueille. Monissa tutkimuksissa on todettu, että alkuperäislajiston käytöllä saadaan parempia tuloksia, varsinkin pitkällä aikavälillä (Holl 2002, Petersen ym. 2004, Kwit & Collins 2008). Vieraslajien käyttö on voinut hidastaa tai jopa estää luontaisen kasvillisuuden palutumista alueelle (Holl 2002). Kasvien symbionttisuhteiden huomioiminen ennallistamisessa on myös vaikuttanut kasvillisuussukcession etenemiseen. Smith ym. (1998) havaitsivat, että siementen kylvövaiheessa maahan lisätyt AM sienten itiöt nopeuttivat sukkessiota ja lisäsivät alueelle luontaisen kasvillisuuden peittävyttä.

4.4 Johtopäätökset

Tutkimuksessa havaittiin kultapiiskukäsittelyllä kasvavien kultapiiskuyksilöiden ylläpitävän siirtoalalla AM sienilajistoa, minkä johdosta sienijuurisien määrä kohdekasvien juurissa oli siirtoistutetuilla kultapiiskualoilla suurempi kuin kasvillisuuden poistoaloilla. Kultapiisku fasiltoi ennusteen mukaan viereen rektytoituvien kasvien sienijuurta, mutta kohdekasveissa oli lajikohtaisia eroja verrattaessa AM sienien toiminnallisuutta kasvin juurissa. Oletus siitä, että arbuskelisieni on hyödyllinen kasvin kasvulle sai osittain tukea ja oli kasvilajikohtainen. Kultapiiskualojen ylläpitämä AM sienilajisto vuorostaan teki mahdolliseksi arbuskelisienistä riippuvaisten kasvien leviämisen alueelle. Kultapiiskun havaittiin lisäävän aloilla kasvavien kasviyksilöiden määrää, ja näin tukevan hypoteesia, jonka mukaan kasvien väliset vuorovaikutussuhteet ankarissa elinolosuhteissa ovat nettovaikutuksiltaan positiivisia (Callaway 1995, Callaway & Walker 1997, Brooker ym. 2008). Ennusteen mukaisesti kultapiiskun positiivinen vaikutus aloilla kasvavaan lajimäärään ja monimuotoisuuteen sai vain osittain tukea. Kultapiiskun käyttäminen suojakasvina luontaisen sukkession edistämiseksi ei ole aivan suoraviivaista, vaan lisätutkimuksien suorittaminen olisi vielä tarpeen. Tutkimus oli tehty aidatulla alueella ja näin ollen suojattu suurten kasvinsyöjien laidunnukselta. Kilpisjärven alueella on kuitenkin voimakasta porotaloutta, jolloin porojen laidunnus voi aiheuttaa siirtoistutetuille kasveille ongelmia. Siirtoistutet kasvit voivat nimittäin toimia jopa houkuttimena poroille. Arbuskelisienet ovat tärkeitä kasvien kasvulle ja selviytymiselle (Brundrett 2004) ja niitä esiintyi runsaasti myös arktisilla tunturiniityillä kasvavien kasvien juurissa. Kasviyksilöiden kehittyminen siementaimesta aikuiseksi ja kukkivaksi yksilöksi tunturiniityillä oli riippuvainen siitä, oliko kasvilla mahdollisuus päästä yhteyteen maassa olevaan AM sieniverkoston. AM sienillä oli merkittävä vaikutus tunturiniityillä esiintyvien kasvilajien yksilömääriin ja sitä kautta alueen kasvillisuuteen.

KIITOKSET

Tahdon kiittää ohjaajaani Minna-Maarit Kytöviitaa erittäin asiantuntevasta ohjauksesta, sekä lukuisista hyvistä neuvoista, joita sain työni aikana, niin maasto- kuin kirjoitusvaiheessa. Kiitän myös minua Kilpisjärvellä maastotöissä avustanutta Paula Rantasta, sekä maasto- ja laboratoriotöissä avustanutta Gaia Francinia. Kiitokset Outi Manniselle, jonka keräämää pistefrekvenssiaineistoa sain käyttää työssäni. Tutkimukselleni rahoitusta sain Suomen Biologian Seura Vanamolta sekä Minna-Maarit Kytöviidan tutkimusprojektilta. Kiitokset myös Kilpisjärven biologiselle asemalle, joka toimi maastokaudella majoitustiloistani ja tarjosi laboratorion juurinäytteiden käsittelyä varten.

KIRJALLISUUS

- Abrahams A.D., Parsons A. J. & Wainwright J. 1995. Effects of vegetation change on interril runoff and erosion, Walnut Gulch, southern Arizona. *Geomorphology* 13: 37-48.
- Aerts R., Boot R.G.A. & van der Aart P.J.M. 1991. The relation between above-and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551-559.
- Aerts R., Negussie A., Maes W., November E., Hermy M. & Muys B. 2007. Restoration of dry afro-montane forest using pioneer shrubs as nurse-plants for *Olea europaea* ssp. *cuspidata*. *Restor. Ecol.* 15: 129-138.
- Aerts R., Maes W., November E., Behailu M., Poesen J., Deckers J., Hermy M. & Muys B. 2006. Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in a regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena* 65: 61-70.

- Aguilera M.O. & Lauenroth W.K. 1993. Seedling establishment in adult neighbourhoods-intraspecific constraints in the regeneration of the bunchgrass *Bouteloua gracilis*. *J. Ecol.* 81: 253-261.
- Ahulu E.M., Gollock A., Gianinazzi-Pearson V. & Nonaka M. 2006. Cooccurring plants forming distinct arbuscular mycorrhizal morphologies harbour similar AM fungal species. *Mycorrhiza* 17: 37-49.
- Allen E.B., Allen M.F., Egerton-Warburton L., Corkidi L. & Gómez-Pompa A. 2003a. Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecol. Appl.* 13: 1701-1717.
- Allen M.F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge university press, Cambridge, 184 s.
- Allen M.F., Swenson W., Querejeta J.I., Egerton-Warburton L.M. & Treseder K.K. 2003b. Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annu. Rev. Phytopathol.* 41: 271-303.
- Angers D.A. & Caron J. 1998. Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry* 42: 55-72.
- Armas C. & Pugnaire F. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semiarid plant community. *J. Ecol.* 93: 978-989.
- Bais H.P., Vepachedu R., Gilroy S., Callaway R.M. & Vivanco J.M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science* 301: 1377-1380.
- Bardgett R.D., van der Wal R., Jónsdóttir I.S., Quirk H. & Dutton S. 2007. Temporal variability in plant and soil nitrogen pools in a high-Arctic ecosystem. *Soil Biol. Biochem.* 39: 2129-2137.
- Barni E. & Siniscalco C. 2000. Vegetation dynamics and arbuscular mycorrhizas in old-field succession of the western Italian Alps. *Mycorrhiza* 10: 63-72.
- Berendse F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry* 42: 73-88.
- Brooker R.W., Scott D., Palmer S.C.F. & Swaine E. 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *J. Ecol.* 94: 637-645.
- Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.M., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J.M.J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B. & Michalet R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J. Ecol.* 96: 18-34.
- Brooks P.D., Williams M.W. & Schmidt S.K. 1998. Inorganic and microbial biomass dynamics before and during snowmelt. *Biogeochemistry* 43: 1-15.
- Brundrett M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* 154: 275-304.
- Brundrett M.C. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol. Rev.* 79: 473-495.
- Brundrett M.C. & Kendrick B. 1988. The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. *Can. J. Botany* 66: 1153-1173.
- Bruno J.F., Stachowich J.J. & Bertness M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* 18: 119-125.
- Burylo M., Rey F. & Delcros P. 2007. Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecol. Eng.* 30: 231-239.
- Butterfield B.J. & Briggs J.M. 2009. Patch dynamics of soil biotic feedbacks in the Sonoran Desert. *J. Arid Environ.* 73: 96-102.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61: 306-348.
- Callaway R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112: 143-149.
- Callaway R.M. & King L. 1996. Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology* 77: 1189-1195.
- Callaway R.M. & Walker L.M. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.

- Callaway R.M. & Aschehoug E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikodze D. & Cook B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Camargo-Ricalde S.L. & Dhillion S.S. 2003. Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal “resource island” within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza* 13: 129-136.
- Campoli M., Michelsen A., Demey A., Vermeulen A., Samson R. & Lemeur R. 2009. Net primary production and carbon stocks for subarctic mesic-dry tundras with contrasting microtopography, altitude and dominant species. *Ecosystems* 12: 760-776.
- Carlsson B.Å. & Callaghan T.V. 1991. Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *J. Ecol.* 79: 973-983.
- Cavieres L., Arroyo M.T.K., Peñaloza A., Molina-Montenegro M. & Torres C. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *J. Veg. Sci.* 13: 547-554.
- Cavieres L.A., Badano E.I., Sierra-Almeida A., Gómez-González S. & Molina-Montenegro M.A. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytol.* 169: 59-69.
- Chapin III, F.S. & Körner C. 1995. Arctic and alpine biodiversity: Its patterns, causes and ecosystem consequences. Teoksessa: Chapin III, F.S. & Körner C. (toim.), *Arctic and alpine biodiversity: Its patterns, causes and ecosystem consequences*, Springer, Berlin, 313-320.
- Chapin III, F.S., Walker L.R., Fastie C.L. & Sharman L.C. 1994. Mechanism of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecol. Monogr.* 64: 149-175.
- Chen Y., Yuan J-G., Yang Z-Y., Xin G-R. & Fan L. 2008. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhynchrelyrum repens* in abandoned quarries in southern China. *Plant Soil* 304: 257-266.
- Choler P., Michalet R. & Callaway R.M. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295-3308.
- Clemmesen K.E., Michelsen A., Jonasson S. & Shaver G.R. 2006. Increased ectomycorrhizal fungal abundance after long-term fertilization and warming of two arctic tundra ecosystems. *New Phytol.* 171: 391-404.
- Collins Johnson N., Wilson G.W.T., Bowker M.A., Wilson J.A. & Miller R.M. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbiosis. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 2093-2098.
- Connell J.H. & Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.
- Day K.J., John E.A. & Hutchings M.J. 2003. The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Funct. Ecol.* 17: 454-463.
- Dickie I.A., Schnitzer S.A., Reich P.B. & Hobbie S.E. 2007. Is oak establishment in old-fields and savanna openings context dependent? *J. Ecol.* 95: 309-320.
- Eckstein R.L., Karlsson P.S. & Weih M. 1999. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytol.* 143: 177-189.
- Elmardottir A., Aradottir A.L. & Trlica M.J. 2003. Microsite availability and establishment of native species on degraded and reclaimed sites. *J. Appl. Ecol.* 40: 815-823.
- Eriksen M., Bjureke K.E. & Dhillion S.S. 2002. Mycorrhizal plants of traditionally managed boreal grasslands in Norway. *Mycorrhiza* 12: 117-123.
- Facelli E., Facelli J.M., Smith S.E., Mclaughlin M.J. 1999. Interactive effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis, intraspecific competition and resource availability on *Trifolium subterraneum* cv. Mt. Barker. *New Phytol.* 141: 535-547.
- Fagbola O., Osonubi O., Mulongoy K. & Odunta S.A. 2001. Effects of drought stress and arbuscular mycorrhiza on the growth of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp, and *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. in simulated eroded soil conditions. *Mycorrhiza* 11: 215-223.

- Forbes B.C. & Jefferies R.L. 1999. Revegetation of disturbed arctic sites: constraints and applications. *Biol. Conserv.* 88: 15-24.
- Fornara D.A. & Tilman D. 2008. Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *J. Ecol.* 96: 314-322.
- Francis R. & Read D.J. 1993. The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant Soil* 159: 11-25.
- Gange A.C., Brown V.K. & Farmer L.M. 1990. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytol.* 115: 85-91.
- Gange A.C., Brown V.K. & Sinclair G.S. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. *Funct. Ecol.* 7: 616-622.
- García I., Mendoza R. & Pomar M.C. 2008. Deficit and excess of soil water impact on plant growth of *Lotus tenuis* by affecting nutrient uptake and arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 304: 117-131.
- Gardes M. & Dahlberg A. 1996. Mycorrhizal diversity in arctic and alpine tundra: an open question. *New Phytol.* 133: 147-157.
- Ghazoul J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *J. Ecol.* 94: 295-304.
- Giovannetti M. & Mosse B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 84: 489-500.
- Graff P., Aguiar M.R. & Chaneton E.J. 2007. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88: 188-199.
- Greenlee J.T. & Callaway R.M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *Am. Nat.* 148: 386-396.
- Gretarsdottir J., Aradottir A.L., Vandvik V., Heegaard E. & Birks H.J.B. 2004. Long-term effects of reclamation treatments on plant succession in Iceland. *Restor. Ecol.* 12: 268-278.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- Gold W.G. & Bliss L.C. 1995. Water limitations and plant community development in a polar desert. *Ecology* 76: 1558-1568.
- Gordon D.R. & Rice K.J. 1992. Partitioning of space and water between two California annual grassland species. *Am. J. Bot.* 79: 967-976.
- Gordon C., Wynn J.M. & Woodin S.J. 2001. Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytol.* 149: 461-471.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E. & Li Y. 2005. Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. *Prog. Phys. Geog.* 29: 189-217.
- Habte M. & Manjunath A. 1991. Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* 1: 3-12.
- Hart M.M., Reader R.J. & Klironomos J.N. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends Ecol. Evol.* 18: 418-423.
- Hartnett D.C. & Wilson G.W.T. 1999. Mycorrhiza influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80: 1187-1195.
- Hastwell G.T. & Facelli J. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during establishment of chenopod shrub. *J. Ecol.* 91: 941-950.
- Hierro J.L. & Callaway R.M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant Soil* 256: 29-39.
- Hobbie S. E., Nadelhoffer K.J. & Höglberg P. 2002. A synthesis: The role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions. *Plant Soil* 242: 163-170.
- Holl K.D. 2002. Long-term vegetation recovery on reclaimed coal surface mines in the eastern USA. *J. Appl. Ecol.* 39: 960-970.
- Horton T.R., Cázares E. & Bruns T.D. 1998. Ectomycorrhizal, vesicular-arbuscular and dark septate fungal colonization of bishop pine (*Pinus muricata*) seedlings in the first 5 months of growth after wildfire. *Mycorrhiza* 8: 11-18.
- Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T. & Uotila P. (toim.) 1998. *Retkeilykasvio*. Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, Yliopistopaino, Helsinki, 656 s.
- Janos D.P. 2007. Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17: 75-91.

- Jasper D.A., Abbot L.K. & Robson A.D. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytol.* 118: 471-476.
- Jastrow J.D., Miller R.M. & Lussenhop J. 1998. Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol. Biochem.* 30: 905-916.
- Johnson N.C., Graham J.H. & Smith F.A. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol.* 135: 575-585.
- Jonasson S. 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos* 52: 101-106.
- Jonasson S., Michelsen A., Schmidt I.K. & Nielsen E.V. 1999. Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the arctic. *Ecology* 80: 1828-1843.
- Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11: 207-211.
- Jumpponen A. & Trappe J.M. 1998. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytol.* 140: 295-310.
- Järvinen A. 1987. Basic climatological data on the Kilpisjärvi area, NW Finnish Lapland. *Kilpisjärvi Notes* 10: 1-16.
- Kielland K. 1994. Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* 75: 2373-2383.
- Kikvidze Z., Khetsuriani L., Kikodze D. & Callaway R.M. 2006. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *J. Veg. Sci.* 17: 77-82.
- Klironomos J.N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292-2301.
- Klironomos J.N. & Hart M.M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12: 181-184.
- Koske R.E. & Gemma J.N. 1989. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycol. Res.* 92: 486-488.
- Kwit C. & Collins B. 2008. Native grasses as a management alternative on vegetated closure caps. *Environ. Manage.* 41: 929-936.
- Kytöviita M-M. 2005. Asymmetric symbiont adaptation to Arctic conditions could explain why high Arctic plants are non-mycorrhizal. *Microb. Ecol.* 53: 27-32.
- Kytöviita M-M., Vesterberg M. & Tuomi J. 2003. A test of mutual aid in common mycorrhizal networks: established vegetation negates benefit in seedling. *Ecology* 84: 898-906.
- Kytöviita M-M., Pietikäinen A. & Fritze H. 2010. Soil and plant responses to absence of plant cover and monoculturing in low arctic meadows. Painossa.
- Li L-F., Li T. & Zhao Z-W. 2007. Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, an old field, and never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. *Mycorrhiza* 17: 655-665.
- Lipson D.A., Schmidt S.K. & Monson R.K. 1999. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology* 80: 1623-1631.
- Mack M.C., Schuur E.A.G., Syndergaard Bret-Harte M., Shaver G.R. & Chapin III, F.S. 2004. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* 431: 440-443.
- Maestre F.T., Valladares F. & Reynolds J.F. 2005. Is the plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *J. Ecol.* 93: 748-757.
- Massicotte H.B., Melville L.H. & Petersen R.L. 1998. Anatomical aspects of field ectomycorrhizas of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) and *Kobresia bellardii* (Cyperaceae) *Mycorrhiza* 7: 287-292.
- McGonigle T.P., Miller M.H., Evans D.G., Fairchild G.L. & Swan J.A. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 115: 495-501.
- Moora M. & Zobel M. 1996. Effect of arbuscular mycorrhiza on inter- and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia* 108: 79-84.

- Moreno-de las Heras M., Nicolau J.M. & Espigares T. 2008. Vegetation succession in reclaimed coal-mining slopes in a Mediterranean-dry environment. *Ecol. Eng.* 34: 168-178.
- Mossberg B. & Stenberg L. 2003 *Suuri Pohjolan kasvio*. Kustannusosakeyhtiö Tammi, Helsinki, 928 s.
- Mullen R.B. & Schmidt S.K. 1993. Mycorrhizal infection, phosphorus uptake, and phenology in *Ranunculus adoneus*: implications for the functioning of mycorrhizae in alpine systems. *Oecologia* 94: 229-234.
- Nara K. 2005. Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytol.* 169: 169-178.
- Nassar A.H., El-Tarabily K.A. & Sivasithamparam K. 2005. Promotion of plant growth by an auxin-producing isolate of the yeast *Willopsis saturnus* endophytic in maize (*Zea mays* L.) roots. *Biol. Fertil. Soils* 42: 97-108.
- Newsham K.K., Fitter A.H. & Watkinson A.R. 1995. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Tree* 10: 407-411.
- Newsham K.K., Upson R. & Read D.J. 2009. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions. *Fungal. Ecol.* 2: 10-20.
- Nicotra A.B. & Rodenhouse N.L. 1995. Intraspecific competition in *Chenopodium album* varies with resource availability. *Am. Midl. Nat.* 134: 90-98.
- O'Connor P.J., Smith S.E. & Smith F.A. 2002. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity and community structure in a semiarid herbland. *New Phytol.* 154: 209-218.
- Oehl F., Sieverding E., Ineichen K., Mäder P., Wiemken A. & Boller T. 2009. Distinct sporulation dynamics of arbuscular fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agr. Ecosyst. Environ.* 134: 257-268.
- Olsson P.A. & Tyler G. 2004. Occurrence of non-mycorrhizal plant species in south Swedish rocky habitats is related to exchangeable soil phosphate. *J. Ecol.* 92: 808-815.
- Osman N., Ali F.H. & Barakbah S.S. 2009. The role of pioneer vegetations in accelerating the process of natural succession. *Am. J. Environ. Sci.* 5: 7-15.
- Paliskuntain yhdistys 2010. Poromäärien kehitys 1990/91-2004/05. http://www.paliskunnat.fi/gis_rap_tulokset.aspx Luettu 25.5.2010.
- Pawlowska T.E., Blaszkowski J. & Rühling Å. 1996. The mycorrhizal status of plants colonizing a calamine spoil mound in southern Poland. *Mycorrhiza* 6: 499-505.
- Petersen S.L., Roundry B.A. & Bryant R.M. 2004. Revegetation methods for high-elevation roadsides at Bryce Canyon National Park, Utah. *Restor. Ecol.* 12: 248-257.
- Phillips J.M. & Hayman D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. mycol. Soc.* 55: 158-161.
- Pietikäinen A., Kytöviita M-M., Husband R. & Young J.P.W. 2007. Diversity and persistence of arbuscular mycorrhizas in a low-Arctic meadow habitat. *New Phytol.* 176: 691-698.
- Read D.J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47: 376-389.
- Roldan-Fajardo B.E. 1994. Effect of indigenous arbuscular mycorrhizal endophytes on the development of six wild plants colonizing a semi-arid area in south-east Spain. *New Phytol.* 127: 115-121.
- Ruotsalainen A.L., Väre H. & Vestberg M. 2002. Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs. *Mycorrhiza* 12: 29-36.
- Sanders I.R. & Koide R.T. 1994. Nutrient acquisition and community structure in co-occurring mycotrophic and non-mycotrophic old-field annuals. *Funct. Ecol.* 8: 77-84.
- Schenk H.J. 2006. Root competition: beyond resource depletion. *J. Ecol.* 94: 725-739.
- Schmidt S.K. & Reeves F.B. 1984. Effect of non-mycorrhizal pioneer plant *Salsola kali* L. (Chenopodiaceae) on vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi. *Amer. J. Bot.* 71: 1035-1039.
- Schimel J.P. & Chapin III, F.S. 1996. Tundra plant uptake of amino acid and NH_4^+ nitrogen in situ: plants compete well for amino acid N. *Ecology* 77: 2142-2147.
- Simard S.W. & Durall D.M. 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function and importance. *Can. J. Bot.* 82: 1140-1165.

- Smith M.R., Charvat I. & Jacobson R.L. 1998. Arbuscular mycorrhizae promote establishment of prairie species in a tallgrass prairie restoration. *Can. J. Bot.* 76: 1947-1954.
- Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- Stahelin C., Charon C., Boller T., Crespi M. & Kondorosi Á. 2001. *Medicago truncatula* plants overexpressing the nodulin gene *enod40* exhibit accelerated mycorrhizal colonization and enhanced formation of arbuscules. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 15366-15371.
- Strack D., Fester T., Hause B., Schlieman W. & Walter M.H. 2003. Arbuscular mycorrhiza: biological, chemical, and molecular aspects. *J. Chem. Ecol.* 29: 1955-1979.
- Tielbörger K. & Kadmon R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544-1553.
- Tilman D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *Am. Nat.* 125: 827-825.
- Tilman D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecol. Monogr.* 57: 189-214.
- Upton R., Read D.J. & Newsham K.K. 2009. Nitrogen form influences the response of *Deschampsia antarctica* to dark septate root endophytes. *Mycorrhiza* 20: 1-11.
- van der Heijden M.G.A. 2001. Differential benefits of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal infection of *Salix repens*. *Mycorrhiza* 10: 185-193.
- van der Heijden M.G.A. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecol. Lett.* 7: 293-303.
- van der Heijden M.G.A. & Horton T.R. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *J. Ecol.* 97: 1139-1150.
- van der Heijden M.G.A., Wiemken A. & Sanders I.A. 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytol.* 157: 569-578.
- van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A. & Sanders I.R. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungi species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.
- van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. & Sanders I.A. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Melilo J. 1997. Human domination of Earth ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Vosatka M. & Dodd J.C. 1998. The role of different arbuscular mycorrhizal fungi in the growth of *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa* in experiments with simulated acid rain. *Plant Soil* 200: 251-263.
- Wagg C., Pautler M., Massicotte H.B. & Peterson R.L. 2008. The co-occurrence of ectomycorrhizal, arbuscular mycorrhizal, and dark septate fungi in seedlings of four members of the Pinaceae. *Mycorrhiza* 18: 103-110.
- Wang B. & Qiu Y-L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363.
- Wang F-X., Wang Z-Y. & Lee J.H.W. 2007. Acceleration of vegetation succession on eroded land by reforestation in a subtropical zone. *Ecol. Eng.* 31: 232-241.
- Welden C.W. & Slauson W.L. 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Q. Rev. Biol.* 61: 23-44.
- Wright S.F. & Upandhyaya A. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198: 97-107.