

Pohjoisten puuttomien soiden funktionaaliset kasviryhmät ja niiden vaikutus hiilenkiertoon

Milla Niiranen

LuK-tutkielma
Biologian tutkinto-ohjelma
Oulun yliopisto
Joulukuu 2020

Tiivistelmä

Pohjoiset suot peittävät maapallon pinta-alasta vain noin 3 % mutta varastoivat kolmasosan (500 Gt) maapallon hiilestä. Suot toimivat hiilidioksidin nieluina, koska kylmät, kosteat ja hapettomat olosuhteet hidastavat kasvikaarikkeen hajotusta, mikä edistää turpeen kerrostumista. Samat olosuhteet ylläpitävät hiilidioksidia 25-kertaa voimakkaamman kasvihuonekaasun, metaanin, tuottamista. Suon kasviyhteisössä hallitsevat funktionaaliset kasviryhmät säätelevät soiden hiilenkierron prosesseja.

Tutkielmassa tarkastelen pohjoisten puuttomien soiden tyypillisiä funktionaalisia kasviryhmiä – sammalia, varpuja, saroja, heiniä ja ruohoja – sekä sitä, miten kasvien eri ominaisuudet vaikuttavat suon hiilidioksidi- ja metaanivuohon. Lisäksi tarkastelen, miten ympäristömuutokset, kuten ilmastonmuutoksen aiheuttama lämpötilan nousu, voivat vaikuttaa suokasvillisuuteen ja sitä kautta suon kykyyn toimia hiilinieluna.

Funktionaaliset kasviryhmät vaikuttavat suon hiilidioksidivuohon suoraan yhteyttämällä ja hengittämällä sekä epäsuorasti erittämällä hiiliyhdisteitä. Sarat ja ruohot, joilla on korkeampi tuottavuus, sitovat enemmän hiiltä, mutta toisaalta vapauttavat yleensä enemmän juurieritteitä ja tuottavat helposti hajotettavaa kariketta, jotka kiihdyttävät hajotusta ja hiilidioksidin vapautumista turpeesta verrattuna rahkasammaliin ja varpuihin.

Juurieritteet ovat helposti hajotettavia yhdisteitä ja edistävät metaanin muodostumista turpeen syvemmissä hapettomissa kerroksissa. Kasveista erityisesti syväjuuriset sarakasvit voivat lisätä metaanin vapautumista kuljettamalla metaania juurten, varren ja lehtien kautta ilmakehään, jolloin metaani ei muutu hiilidioksidiksi turpeen hapekkaassa kerroksessa. Toisaalta metaania kuljettavat kasvit lisäävät myös hapen kulkeutumista turpeeseen, mikä voi lisätä metaanin hapettumista hiilidioksidiksi ja rajoittaa näin suon metaanipäästöjä.

Hiilen sitoutumisen ja vapautumisen välinen tasapaino on herkkä ja ihmistoiminnan aiheuttamien muutosten, kuten ilmaston lämpenemisen, voidaan odottaa vaikuttavan funktionaalisten kasviryhmien toimintaan ja näin soiden hiilinieluun lähitulevaisuudessa. Korkeamman vuotuisen lämpötilan ja kasvukauden pitenemisen on ennustettu lisäävän pohjoisilla soilla putkilokasveja sammalten kustannuksella, mikä on huolestuttavaa soiden hiilenkierron kannalta ottaen huomioon rahkasammalten merkityksen hiilensidonnassa.

Sisällys

1	Johdanto	4
2	Hiilenkierto	5
3	Funktionaaliset kasviryhmät	7
3.1	Varvut.....	8
3.2	Sarat ja heinät.....	8
3.3	Ruohot.....	9
3.4	Sammalet.....	9
4	Kasviryhmien vaikutukset hiilen kiertoon, määrään ja laatuun	11
4.1	Hiilidioksidivuo.....	11
4.2	Metaanivuo.....	13
4	Ympäristömuutoksen ja kasvillisuuden yhteisvaikutukset suon hiilenkiertoon.....	16
5	Lähdeluettelo.....	18

1 Johdanto

Suot ovat ainutlaatuisia ekosysteemejä, jotka jakavat useita sekä makeanveden- että maackosysteemien piirteitä ja ylläpitävät laajaa ja monimuotoista lajien kirjoa. Kasvilajisto tuottaa fotosynteesissä orgaanisia yhdisteitä eläinten ja mikro-organismien hyödynnettäväksi ja karikkeeksi, joka muodostaa suon kasvualustan eli turpeen (Rydin & Jeglum, 2013). Soita esiintyy trooppisilta alueilta aina lauhkeille ja kylmille vyöhykkeille asti, mutta soista suurin osa (noin 80 %) sijaitsee kuitenkin Euroopan, Aasian ja Pohjois-Amerikan pohjoisissa osissa (Limpens ym., 2008).

Vaikka pohjoiset suot peittävät maapallon pinta-alasta vain noin 3 %, ne varastoivat noin kolmasosan (500 Gt) maapallon hiilestä (Korrensalo ym., 2017). Suot toimivat kasvihuonekaasun, hiilidioksidin, nieluina, koska kylmissä, kosteissa ja hapettomissa olosuhteissa kasvikaarikerke ei pääse hajoamaan täydellisesti vaan muodostaa turvetta (Blodau, 2002). Kuitenkin samat olosuhteet suosivat hiilidioksidia 25-kertaa voimakkaamman kasvihuonekaasun, metaanin, tuottamista ja tekevät soista merkittäviä metaanin lähteitä (Le Mer & Roger, 2001). Tavallisesti hiilidioksidin sitoutuminen ylittää metaanipäästöt, minkä takia suot vaikuttavat pitkällä aikavälillä jäähdyttävästi globaaliin ilmastoon (Robroek ym., 2015). Kuitenkin hiilen sitoutumisen ja vapautumisen välinen tasapaino on herkkä ja ihmistoiminnan aiheuttamien muutosten, kuten ilmaston lämpenemisen, voidaan odottaa vaikuttavan soiden hiilinieluun lähitulevaisuudessa (Rydin & Jeglum, 2013).

Soiden luokittelu on vaikeaa, sillä luonnossa eri suoekosysteemien välillä ei ole tarkkoja rajoja (Rydin & Jeglum, 2013). Suot voidaan jaotella hydrologian (kosteus–happigradietti) ja ravinteisuuden (pH–alkaliniteettigradietti) mukaan vähäravinteisiin ja happamiin ombrotrofisiin soihin (engl. bog), jotka saavat veden ja ravinteet suoraan sadannasta ja laskeumana, sekä ravinnerikkaampiin minerotrofisiin soihin (engl. fen), jotka saavat vettä ja ravinteita ympäröivästä mineraalimaasta (Abdalla ym., 2016).

Erot suotyyppeiden kosteudessa ja ravinteisuudessa ovat yhteydessä myös kasvillisuuden koostumukseen ja siihen, minkälaiset funktionaaliset l. toiminnalliset kasviryhmät vallitsevat. Toiminnalliset kasviryhmät puolestaan vaikuttavat suon ominaisuuksiin, kuten primäärituotantoon, ravinteiden saatavuuteen, orgaanisen aineksen hajoamiseen ja hiilipäästöihin (Rupp ym., 2019). Siksi onkin tärkeää ymmärtää lisää, miten kasvien toiminnalliset ryhmät vuorovaikutuksessa maanpinnan ylä- ja alapuolisten systeemien kanssa säätelevät hiilenkiertoa ja suon kykyä toimia hiilinieluna.

Tutkielmassa keskityn tarkastelemaan pohjoisten puuttomien soiden tyypillisiä funktionaalisia kasviryhmiä – sammalia, varpuja, saroja, heiniä ja ruohoa – sekä sitä, miten kasvien eri ominaisuudet vaikuttavat suon hiilidioksidi- ja metaanivuohon. Lopuksi tarkastelen, miten ympäristömuutokset, kuten ilmastonmuutoksen aiheuttama lämpötilan nousu, voivat vaikuttaa suon kasvillisuuteen ja sitä kautta sen kykyyn toimia hiilinieluna.

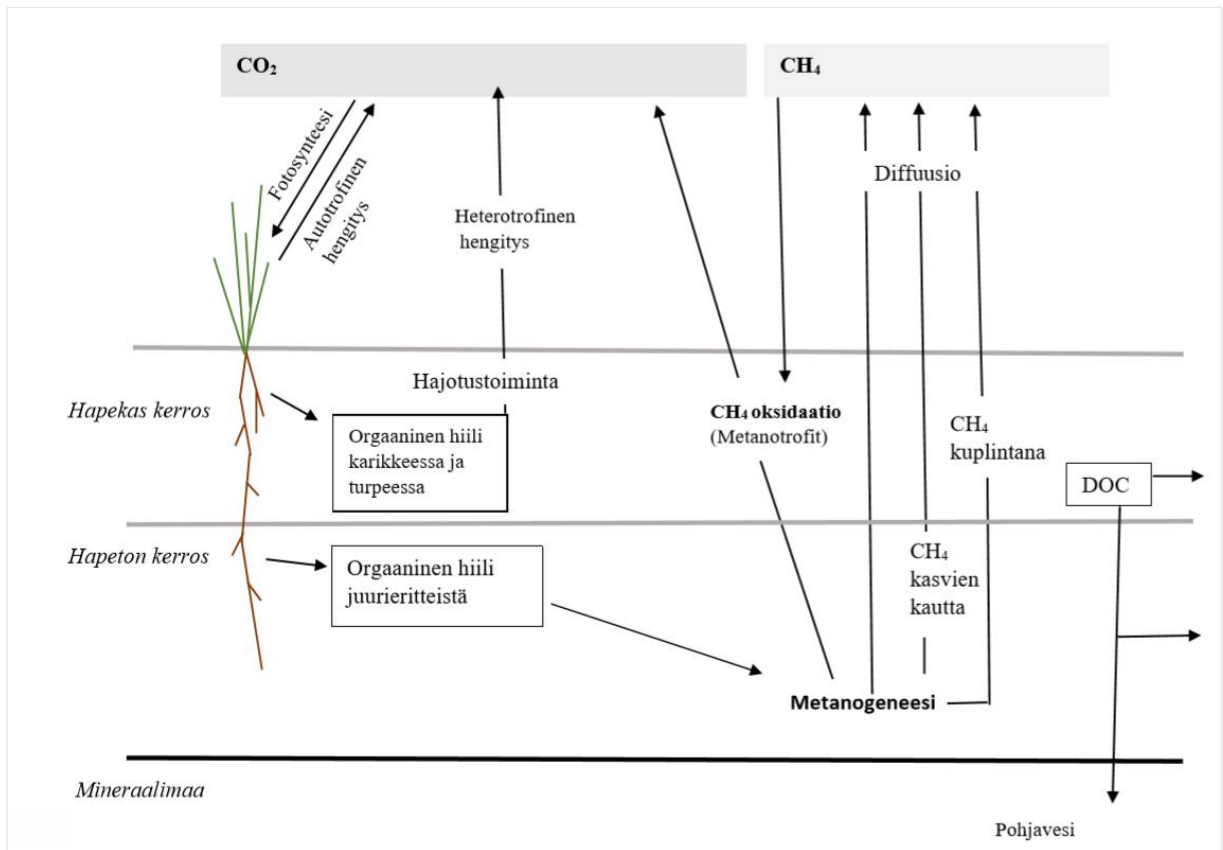
2 Hiilenkierto

Suoekosysteemin hiilenkierto koostuu useasta eri prosessista ja tekijästä, joista oleellisimmat ovat kuvattu kuvassa 1. Kasvit sitovat yhteyttäessään ilmakehästä hiilidioksidia, josta osa varastoituu kasvien orgaanisiin hiiliyhdisteisiin, kuten lehtiin, varsiin ja juuriin sekä erilaisiin liukoisiin hiiliyhdisteisiin (Blodau, 2002). Tätä kasvien sitomaa hiilidioksidin määrää kuvataan bruttoprimäärituotolla (GPP, engl. gross primary production) (Krischbaum, Eamus, Gifford, Roxburgh & Sands, 2001). Samalla osa hiilidioksidista vapautuu takaisin ilmakehään kasvien hengityksessä (R_a , engl. autotrophic respiration) (Blodau, 2002). Nettoprimäärituotto (NPP, engl. net primary production) kuvaa jäljelle jäävän kasvien sitoman hiilidioksidin määrää, ja voidaan laskea vähentämällä autotrofisessa hengityksessä vapautunut hiilidioksidi bruttoprimäärituotosta (Krischbaum ym., 2001):

$$NPP = GPP - R_a$$

Kun nettoprimäärituotto lisää kasvien elävää biomassaa, osa kasvien biomassasta kuolee ja tuottaa kariketta turpeen eri kerroksiin (Rydin & Jeglum, 2013). Turpeen aerobisissa kerroksissa osa karikkeeseen sitoutuneesta hiilestä vapautuu takaisin ilmakehään, kun sienet, bakteerit ja maaperän eläimet hajottavat ja hengittävät hiiltä (R_h , engl. heterotrophic respiration) (Krischbaum ym., 2001). Turpeen anaerobisissa kerroksissa bakteerit voivat hajottaa vapautuneen karikkeen hiilidioksidiksi ja metaaniksi (Limpens ym., 2008). Suurin osa muodostuneesta karikkeesta varastoituu kuitenkin turpeeksi (Blodau, 2002), mihin perustuu myös soiden kyky toimia hiilinieluna (Rydin & Jeglum, 2013). Koko ekosysteemin nettotuotto (NEE, engl. net ecosystem exchange) saadaan laskettua vähentämällä heterotrofinen hengitys nettoprimäärituotosta (Krischbaum ym., 2001):

$$NEE = NPP - R_h$$



Kuva 1. Hiilenkierron pääprosessit ja niihin vaikuttavat tekijät kuvattuna suon eri kerroksissa. Nuolet kuvaavat kaasujen ja eri hiiliyhdisteiden kulkusuuntaa. CO₂-vuota säätelevät kasvien fotosynteesi, autotrofinen hengitys ja heterotrofinen hengitys. CH₄-vuohon vaikuttavat metanogeneesi ja metanotrofia.

Suo voidaan määrittellä hiilinieluksi, eli hiilivarasto kasvaa, kun nettoprimäärituotto on suurempaa kuin heterotrofinen hengitys. Vastaavasti suo on hiilen lähde, eli hiilivarasto pienenee, kun heterotrofinen hengitys on suurempaa kuin nettoprimäärituotto.

Osa turpeeseen varastoituneesta hiilestä poistuu suon hiilivarastosta myös liuenneena orgaanisena hiilenä (DOC, engl. dissolved organic carbon), jota huuhtoutuu ja kulkeutuu soilta pinta- ja pohjavesivirtausten mukana vesiekosysteemeihin (Robroek ym., 2015). Korkeampi kasvien ja mikrobien aktiivisuus usein lisää liukoisen hiilen määrää ja siten hiilen poistumista huuhtoutumalla.

Suoekosysteemin metaaniemissiot vaihtelevat ajallisesti ja paikallisesti, ja metaanivuohon vaikuttavat muun muassa lämpötila, vedenpinnan korkeus ja kasvillisuuden koostumus (Bubier, 1995). Soilta vapautuu ilmakehään metaania, kun metanogeeniset bakteerit hajottavat orgaanista ainesta hapettomissa olosuhteissa – prosessia kutsutaan metanogeneesiksi (Le Mer & Roger, 2001). Metanogeeniset bakteerit pystyvät hajottamaan vain pieniä liuenneita

orgaanisia molekyylejä, minkä takia liuenneen orgaanisen hiilen määrä säätelee metaanin tuottoa (Blodau, 2002). Metanogeneesin kemiallinen reaktiopolkku voi tapahtua eri tavoin: prosessissa voidaan käyttää esimerkiksi vetyä ja hiilidioksidia ($\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O}$) tai asetaattia ($\text{C}_2\text{H}_3\text{O}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$) (Rydin & Jeglum, 2013). Kasvien primäärituotanto ja juurten syvyys vedenpinnantasoon nähden vaikuttavat metanogeneesiin (Rydin & Jeglum, 2013). Kasvien vapauttamat juurieritteet ovat helposti hajotettavia ja kiihdyttävät metanogeenisten bakteerien toimintaa hapettomissa turvekerroksissa (Robroek ym., 2015). Muodostuvasta metaanista pääosa poistuu ilmakehään kasvien tuuletussolukon (aerenkyyymi) kautta vapautumisnopeuden vaihdella kasvilajien välillä. Lisäksi vapautumista voi tapahtua diffuusiona ja kuplintana (Le Mer & Roger, 2001). Kun metanogeeniset bakteerit tuottavat metaania, se siirtyessään turvekerroksessa ylöspäin läpäisee hapekkaan kerroksen, jossa esiintyy metaania hiilidioksidiksi hapettavia bakteereja, metanotrofeja (Le Mer & Roger, 2001). Metanotrofien toiminta voi siten rajoittaa suon metaanipäästöjä.

3 Funktionaaliset kasviryhmät

Useissa ekosysteemeissä kasviyhteisöjen rakenne säätelee erilaisia biogeokemiallisia kiertoja, joihin vaikuttavat erityisesti ekosysteemissä dominoivien kasvilajien tai -ryhmien funktionaaliset ominaisuudet (Chapin ym., 1997; de Deyn, Cornelissen & Bardgett, 2008; Hooper & Vitousek, 1997). Kasvien jaottelu erilaisiin toiminnallisiin ryhmiin perustuu niiden ominaisuuksiin (engl. plant traits), kuten kasvien kasvutapaan sekä lehtien ja karikkeen kemialliseen koostumukseen (Chapin ym., 1997). Samaan funktionaaliseen ryhmään kuuluvien kasvien vaikutukset prosesseihin, kuten tuottavuuteen, haihduntaan (transpiraatioon) ja ravinteiden kiertoon, sekä vasteet ympäristöolosuhteisiin ovat samanlaisia (Chapin ym., 1996). Näiden syiden takia funktionaaliset ryhmät ovat hyödyllisiä, kun halutaan tarkastella ja ennustaa kasvillisuuden vaikutuksia ekosysteemin eri prosesseihin.

Hiilenkiertoon kasvien funktionaaliset ominaisuudet voivat vaikuttaa yhteytystehokkuuden (tuottavuuden) ja maaperän hajoitusprosessien kautta (Ward, Bardgett, McNamara & Ostle, 2009). Esimerkiksi kasvin rakenteelliset ominaisuudet voivat muuttaa valo-olosuhteita ja näin fotosynteesiaktiivisuutta. Vastaavasti kasvin tuottaman karikkeen laatu ja määrä voivat vaikuttaa mikrobiyhteisöjen rakenteeseen ja näin säädellä orgaanisen aineksen hajottamisprosesseja. Hyödynnän tutkielmassani Chapinin ym. (1996), sekä Rydinin ja Jeglumin (2013) boreaalisille ja pohjoisille soille luokittelemia funktionaalisia kasviryhmiä.

3.1 Varvut

Varvut ovat puisia joko aina- tai kesävihantia putkilokasveja, joiden juuristo on melko pinnallinen l. sijaitsee maaperän ylimmissä kerroksissa (Riutta, Korrensalo, Laine, Laine & Tuittila, 2020). Varpujen juurissa voi esiintyä sienisymbiontteja, erikoidimykorrhizzoja ja ektomykorrhizzoja, jotka vapauttavat orgaanisesta aineksesta tyypeä isäntäkasvien käyttöön (Walker ym., 2016). Puisen varren korkea ligniinipitoisuus ja alhainen typpipitoisuus tekevät varpujen varsikarikkeesta hitaasti hajoavaa (Chapin ym., 1996). Ikivihreät varvut dominoivat kuivilla ja ravinneköyhillä alueilla ja ovat boreaalisilla avosoilla yleisin funktionaalinen kasviryhmä, jolla ei esiinny tuuletussolukkoa (Riutta ym., 2020). Tyypillisiä ikivihreitä varpuja soilla ovat esimerkiksi isokarpalo (*Vaccinium oxycoccos* L.) ja suokukka (*Andromeda polifolia* L.) (Rydin & Jeglum, 2013). Kesävihannat varvut pudottavat lehtensä talveksi, mikä vaatii enemmän resursseja, ja siten kesävihannat varvut dominoivatkin enemmän ravinteikkailla alueilla (Walker ym., 2016). Verrattuna ikivihreisiin varpuihin kesävihantien varpujen fotosynteettisesti aktiivinen kausi on lyhyempi, ja lehtikarikkeen laatu on parempaa ja helpommin hajoavaa.

3.2 Sarat ja heinät

Sarakasvit ovat yksisirkkaisia monivuotisia putkilokasveja (Rupp, Kane, Dieleman, Keller & Turetsky, 2019). Eräät saralajit, kuten pullosara (*Carex rostrata* L.), voivat muodostaa jopa kahden metrin syvyyteen ulottuvia juuria (Rydin & Jeglum, 2013) ja ovat sopeutuneet hyvin vetisiin kasvupaikkoihin lehdissä, varressa ja juurissa olevan tuuletussolukkonsa avulla (Riutta ym., 2020). Sarat kasvattavat uusia lehtiä ja niiden lehtiä lakastuu koko kasvukauden ajan (Bernard, 1990). Etenkin Cyperaceae-heimon lajit voivat levittäytyä laajalle maavarsiansa avulla, jotka varastoivat hyvin energiaa ja ravinteita (Rydin & Jeglum, 2013). Sarakasveilla ei tiittävästi esiinny mykorrhitsaa.

Heinäkasveihin kuuluvat Poaceae-heimon edustajat. Heinäkasvit kuvataan usein yhdessä sarojen kanssa (engl. graminoids), koska molemmat ovat yksisirkkaisia ja muistuttavat kasvutavaltaan toisiaan. Erona saroihin heinäkasveilta yleensä puuttuu tuuletussolukko, mutta juuristossa esiintyy mykorrhitsaa. Kuitenkin joidenkin heinäkasvien, kuten *Calmagrostis* ssp. juuret muodostavat tiheitä kasvustoja, joiden on esitetty sisältävän myös tuuletussolukkoa (Rupp ym., 2019). Sekä heinä- että sarakasvien tuottavuus on melko korkeaa, mutta niiden karikkeen laatu on alhaisempi verrattuna ruohoihin (Rydin & Jeglum, 2013).

3.3 Ruohot

Ruohojen monimuotoisuus on yleisesti melko alhainen suoekosysteemeissä. Ruohot ovat yksivuotisia kasveja, ja niiden juuristo on yleensä melko pinnallinen (Rydin & Jeglum, 2013). Ruohoja esiintyykin eniten ravinnerikkailla soilla ja alueilla, joissa turvekerros on ohut, jolloin useimmat lajit pystyvät yltämään mineraalimaan ravinteisiin paremmin. Ruohojen tuottavuus on melko korkea, ja ne tuottavat hyvin ravinnepitoista ja helposti hajoavaa kariketta (Dorrepaal, Cornelissen, Aerts, Wallen & Logtestijn, 2005). Soilla yleisesti esiintyviä ruohoja ovat esimerkiksi raate (*Menyanthes trifoliata* L.) ja kurjenjalka (*Potentilla palustris* L.) (Rydin & Jeglum, 2013).

3.4 Sammalet

Mitä pohjoisemmaksi mennään sitä vallitsevammaksi ryhmäksi nousevat sammalet, joiden kuivuudensieto sekä kyky siirtyä nopeasti metabolisesti aktiivisten ja lepotilojen välillä mahdollistavat esiintymisen ankarissakin olosuhteissa (Rydin & Jeglum, 2013). Sammalilta puuttuvat putkilokasveille ominaiset sisäistä vesipitoisuutta aktiivisesti säätelevät ominaisuudet, kuten juuret, johtosolukko sekä lehtien ilmaraot. Sammalilla kuivuudensieto perustuu fysiologisiin vasteisiin, kuten aineenvaihdunnan hallittuun keskeyttämiseen (Turetsky ym., 2012). Sammalet rakentuvat vihreästä yhteyttävästä osasta, joka sammalen kasvaessa ylöspäin vähitellen peittyy ja muuttuu ruskeaksi ja kuolleeksi sammalkarikkeeksi l. nekromassaksi. Nekromassa voi kuitenkin edelleen olla fyysisesti yhteydessä sammalen latvukseen, minkä takia sammalten elävän ja kuolleen solukon välille on vaikeaa määrittää tarkkaa rajaa (Rydin & Jeglum, 2013). Vaikka tyypillisesti sammalet katsotaan yhdeksi funktionaaliseksi ryhmäksi, sammalten ryhmässä voidaan erottaa omia funktionaalisia ryhmiään, jotka eroavat toisistaan yhtä paljon kuin esimerkiksi varvut poikkeavat toiminnoiltaan saroista. Rydin ja Jeglum (2013) luokittelevat boreaalisten soiden sammalet rahkasammaliin, ruskosammaliin, boreaalisiin metsäsammaliin ja maksasammaliin.

Rahkasammalet (*Sphagnum* sp. L., engl. peat mosses) ovat merkittävimpiä soiden turpeenmuodostajia vedenpidätyskyvynsä ja hitaan hajoamisnopeutensa ansiosta (Chapin ym., 1996). Rahkasammalet menestyvät kosteissa ja vähäravinteisissa olosuhteissa ja hallitsevat pohjoisilla soilla kasvillisuutta, koska niillä on kyky muokata ympäristöä itselleen sopivammaksi muiden kasvien kustannuksella (Rydin & Jeglum, 2013). Verrattuna varpuihin ja ruohovartisiin kasveihin rahkasammalilla on alhainen tuottavuus, ja niiden tuottama karike on myös huonosti hajoavaa (Walker ym., 2016).

Ruskosammalet (engl. brown mosses) ovat tyypillisiä ravinteikkailla avosoilla, mutta ryhmään kuuluu myös sukuja, joiden lajit esiintyvät vähemmän ravinteikkaissa olosuhteissa, kuten sirppisammalet (*Warnstorfia* sp. Loeske) ja kalvaskuirisammalet (*Straminergon* sp. (Dicks. ex Brid) Hednäs). Tyypillistä ruskosammalille on rusehtava, punertava, kellertävä tai kultainen väri, ja ruskosammalet indikoivat jossain määrin ravinteisuutta (Rydin & Jeglum, 2013).

Boreaalisia metsäsammalia puolestaan esiintyy etenkin puiden varjostamilla alueilla, kuten suon ja metsän vaihettumisvyöhykkeessä, sekä kuivemmillä paksuturpeisemmillä alueilla. Boreaalisiin metsäsammaliin kuuluvat kerrossammalet (*Hylocomium splendens*, (Hedw.) Schimp), seinäsammalet (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid) Mitt.) ja sulkasammalet (*Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) DeNot.) (Rydin & Jeglum, 2013).

Maksasammaliin (engl. liverwort) kuuluu lehdellisiä ja lehdettömiä versoja muodostavia lajeja (Rydin & Jeglum, 2013), joista lehdettömiä lajeja esiintyy yleisesti runsaammin ja niissä on suurempi monimuotoisuus. Luonnossa maksasammalia on usein vaikea havaita, koska tyypillisesti ne esiintyvät yksittäin tiiviissä rahkasammalmättäissä. Joskus kuitenkin maksamallajit, kuten silmäkerihmasammalet (*Cladopodiella fluitans*, (Nees) Jörg), voivat myös muodostaa laajempia esiintymislaikkuja.

4 Kasviryhmiä vaikuttukset hiilen kiertoon, määrään ja laatuun

4.1 Hiilidioksidivuo

Suoekosysteemissä tapahtuvaan hiilidioksidin sitoutumiseen ja vapautumiseen vaikuttavat hetero- ja autotrofinen hengitys, sekä fotosynteesi, joihin kasviyhteisöjen rakenne on yhteydessä (De Deyn ym., 2008). Olennaisia tekijöitä ovat muun muassa eri kasviryhmiä kasvukauden pituus, rakenteelliset ominaisuudet ja kasvunopeus. Kasviryhmiä välillä on eroja niiden fenologisissa muutoksissa kasvukauden aikana, jotka vaikuttavat yhteyttävän lehtipintalan kehittymiseen (Korrensalo ym., 2016). Toisaalta kasvilajeilla, joilla on luonnostaan korkea kasvunopeus on yleensä myös suurempi fotosynteesin kapasiteetti (tuottavuus) kuin hitaasti kasvavilla lajeilla. Nopeasti kasvavat lajit tuottavat suuria määriä hiiltä maaperään, kun taas hitaasti kasvavat lajit tuottavat vähän huonompilaatuisia hiiliyhdisteitä (Korrensalo ym., 2017). Mitä monimuotoisempi suon kasviyhteisörakenne on (eri aikoihin esiintyvät kasvit ja fotosynteesitehokkuus) sitä stabiilimmin suo voi toimia hiilinieluna (Korrensalo ym., 2017).

Kasvit vaikuttavat suoraan sitoutuvan ja vapautuvan hiilidioksidin määrään fotosynteesin ja autotrofisen hengityksen kautta. Rahkasammalilla on kasviryhmiä alhaisin tuottavuus (Ward ym., 2009), ja niiden yhteyttämisessä esiintyy paljon kausittaista vaihtelua, jota säätelevät muutokset kosteusoloissa (Korrensalo ym., 2016). Rahkasammalet kasvavat usein suon matalissa habitaateissa, kuten väli- ja rimpipinnoilla, mikä voi altistaa ne vähemmälle hiilidioksidille (Ward ym., 2009). Koska rahkasammalilla ei esiinny juuria eikä niiden tarvitse muodostaa täysin uutta lehtisolukkoa kasvukauden alussa, ne pystyvät aloittamaan yhteyttämisensä heti lumen sulamisen jälkeen ainoastaan niiden pinnan ollessa sulanut. Koska kasvukauden lopussa rahkasammalilla ei esiinny täydellistä solukon seneskensiä, ne voivat jatkaa yhteyttämistä myös pidemmälle syksyyn (Adkinson, Syed & Flanagan, 2011). Rahkasammalilla onkin pitkä kasvukausi ja merkittävä rooli hiilensidonnassa aikaisin keväällä ja myöhään syksyllä, jolloin putkilokasvien biomassassa ja tuottavuus ovat alhaiset (Korrensalo ym., 2017). Rahkasammalten tuottavuus (biomassa tai pituuskasvu) ovat lisäksi suurimmillaan keväisin, koska kosteusolot ovat silloin yleensä niille optimaalisimmat, minkä jälkeen kesän kuivat kaudet rajoittavat niiden tuottavuutta (Korrensalo ym., 2016). Toisaalta rahkasammalet kykenevät myös palautumaan nopeasti kuivuuden aiheuttamasta stressistä ja häiritä muiden funktionaalisten ryhmien tuottavuutta varastoimalla vettä ja näin säätelemällä maaperän kosteus- ja lämpötilaoloja (Ward ym., 2009).

Rahkasammalten jälkeen ikivihreät varvut ovat seuraava keväällä yhteyttämisen aloittava kasviryhmä (Korrensalo ym., 2017) vaikkakin niiden talvehtivien ruskeiden lehtien vihertyminen hidastaakin jonkin verran yhteyttämisen aloittamista varhain keväällä (Korrensalo ym., 2016). Varvut ovat tehokkaampia yhteyttäjiä kuin ruohot, mutta heikompia kuin sarat (Korrensalo ym., 2016). Varpujen korkeus ja pensasmainen kasvutapa mahdollistavat paremman valonsaannin ja toisaalta varjostavat alla olevaa kasvillisuutta, mikä parantaa varpujen hiilisioksidin sidontaa (Robroek ym., 2015). Samalla varpujen esiintymisellä on kasviryhmistä voimakkain vaikutus suon bruttohiilidioksidivuohon niiden rajoittaessa muiden tuottavampien kasviryhmien fotosynteesissä sitoutuvan ja hengityksessä vapautuvan hiilidioksidin määrää (Ward ym., 2009).

Kasviryhmistä ruohovartisilla putkilokasveilla on kokonaisuudessaan korkea tuottavuus (Rydin & Jeglum, 2013). Verrattuna varpuihin ja sammaliin sarat ja heinät sitovat enemmän hiilidioksidia ja ylläpitävät nopeaa hiilenkiertoa, mikä johtuu niiden korkeasta kasvunopeudesta ja lehtisolukon lyhytikäisyydestä ja ravinnepitoisuudesta (Ward ym., 2009). Sarat ja ruohot kuitenkin läpikäyvät kasvukauden aikana kehityksen silmusta karikkeeksi, mikä lyhentää niiden fotosynteesistä aktiivista kautta (Korrensalo ym., 2016).

Kasvit vaikuttavat epäsuorasti sitoutuvan ja vapautuvan hiilidioksidin määrään erittämiensä hiiliyhdisteiden ja karikkeen kautta (Dorrepaal ym., 2005). Kasvien funktionaaliset ominaisuudet säätelevät niiden elävässä ja kuolleessa solukossa olevan hiilen ja typen määrään, jotka puolestaan ovat yhteydessä hajoamisnopeuteen. Kasvien kasvumuoto vaikuttaa myös maaperään vapautuvien hiilipitoisten yhdisteiden, kuten DOC:n laatuun ja määrään. DOC lisää olennaisesti ekosysteemin hengitystä toimimalla pääresurssina mikrobiyhteisöille (Dieleman, Branfireun & Lindo, 2016). Labiilit hiiliyhdisteet ovat erityisesti tärkeitä hajoamisprosessin varhaisessa vaiheessa, kun taas karikkeen hiili:typpi-suhde määrittää hajoavuutta myöhäisemmissä mineralisaatio- ja humifikaatiovaiheissa (Rydin & Jeglum, 2013).

Robroek ym. (2016) havaitsivat putkilokasvien (ruohovartiset kasvit ja varvut) poiston vähentävän mikrobiaktiivisuutta. Ruohovartiset kasvit tuottavat juurieritteitä ja korkealaatuista kariketta, jotka kasvattavat maaperän DOC-pitoisuutta ja -hajoavuutta, minkä seurauksena mikrobien aktiivisuus ja vapautuneen hiilidioksidin määrä myös kasvavat (Dieleman ym., 2016). Ruohot ja korkeat sarakasvit vaativat enemmän typpeä ja fosforia kasvuun, minkä takia niiden kasvisolukot sisältävät myös enemmän ravinteita (Rydin & Jeglum, 2013). Kasviryhmistä ruohojen kasviaines on nopeiten hajoavaa, ja karikkeen typpi- ja fosforipitoisuus on korkeampi verrattuna muihin kasviryhmiin (Rydin & Jeglum, 2013). Vaikka ruohot

dominoivat kasvillisuutta ravinnerikkailla alueilla, biomassan tuottavuuden ja kasvillisuuden peittävyuden kannalta ne eivät ole kovin merkittäviä ravinneköyhillä soilla (Dorrepaal ym., 2005). Sarojen muodostama turve on myös ravinteikkaampaa ja sen pH on korkeampi kuin rahkasammalten muodostama turve (Rydin & Jeglum., 2013).

Varvuilla kovat ikivihreät lehdet ja puinen materiaali sisältävät suuria määriä rakenteellisia yhdisteitä, ja näin myös niiden karike sisältää enemmän vaikeasti hajotettavaa hiiltä kuten ligniiniä (Rydin & Jeglum 2013; Dorrepaal ym., 2005). Lisäksi suurin osa varpujen juurista sijaitsee turvekerroksen yläosissa, joissa tapahtuu aerobista hajotustoimintaa ja hiilidioksidin vapautumista. Näin ollen varpujen hitaasti hajoava juurikarike voi rajoittaa heterotrofista hengitystä ja kasvattaa suon hiilivarastoa (Ward ym., 2013; Riutta ym., 2020).

Rahkasammalten muodostama karike ja turve ovat mikrobeille vaikeasti hajotettavia biokemiallisen koostumuksensa vuoksi (Rydin & Jeglum, 2013). Rahkasammalten karikkeeseen alhainen typpipitoisuus sekä korkea fenoli- ja hiilipitoisuus vähentävät mikrobien hajotustoimintaa ja näin heterotrofisessa hengityksessä vapautuvan hiilidioksidin määrää (Dorrepaal ym., 2005). Vaikka rahkasammalvaltaisilla soilla onkin tyypillisesti alhaisempi kokonaistuottavuus kuin ravinteikkaammilla sara-, ruoho-, tai heinä valtaisilla soilla, pitkällä aikavälillä turpeen varastoituminen ja hiilen sitoutuminen on suurempaa rahkasammalten dominoimilla soilla rahkasammalkarikkeeseen heikon hajoavuuden takia (Rydin & Jeglum, 2013).

4.2 Metaanivuo

Kasvillisuudella on merkittävä vaikutus suon metaanipäästöihin (Riutta ym., 2020). Vaikutuksista voidaan erotella kolme pääprosessia: 1) metanogeenin lisääntyminen kasvien maaperään vapauttamien hiilyhdisteiden takia, 2) metaanin poistuminen metanotrofian seurauksena ja 3) lisääntynyt metaanin kuljetus turpeesta ilmakehään (Ström, Mastepanov & Christensen, 2005).

Putkilokasvit voivat allokoida huomattavan määrän fotosynteesissä sitomaansa hiiltä maanpinnan alapuoliseen biomassaan ja vapauttaa sitä juurieritteinä, kuten limana, eksoentsyymeinä, orgaanisina happoina, sokereina, fenoleina ja aminohappoina (Ström, Ekberg, Mastepanov & Christensen, 2003). Juurieritteistä etenkin asetaatti on tärkeä substraatti metanogeenisille bakteereille, ja sen hajoamisessa muodostuu metaania ja hiilidioksidia (Ström ym., 2003). Maaperässä labiilit hiilyhdisteet ovat metanogeenisille bakteereille helposti hajotettavia, ja iso osa metaanista muodostuukin ennemmin kasvien vapauttamien tuoreiden

hiiliyhdisteiden hajottamisesta kuin vanhasta vaikeammin hajotettavasta turpeesta (Robroek ym., 2015). Mitä korkeampi kasvien tuottavuus on, sitä enemmän kasvit allokoivat hiiltä juuriin ja näin vapauttavat juurieritteitä maaperään (Ström ym., 2003).

Kasviryhmistä saroilla ja heinäkasveilla on korkea tuottavuus, mikä lisää niiden hiilen allokoointia juuriin ja näin vapautuvien juurieritteiden määrää (Robroek ym., 2015). Sarat voivat pitkien juurtensa ansiosta vapauttaa juurieritteitä syvälle turpeeseen ja niiden juurten läheisyydessä myös asetaatin muodostumisnopeus on korkea (Ström ym., 2003). Sarojen esiintymisen onkin havaittu lisäävän metaanin vapautumista.

Sarojen ja heinien lisätessä metaanin vapautumista erittämällä metanogeeneille juurieritteitä varvut puolestaan rajoittavat esiintymisellään metaanin vapautumista (Riutta ym., 2020). Varpukarikkeen korkeampi ligniinipitoisuus ja lehtien kuiva-ainepitoisuus sekä alhainen typpipitoisuus tekevät karikkeesta vaikeammin hajotettavaa vähentäen näin metanogeneesiä (Riutta ym., 2020). Lisäksi varvut voivat vaikuttaa kilpailun kautta siihen, kuinka paljon muut kasviryhmät allokoivat biomassaa juuristoon. Kun varpuja ei esiinny, esimerkiksi sarat ja heinät eivät joudu käyttämään yhtä paljon resursseja kilpailuun valosta vaan voivat allokoida resursseja juuriin, joka puolestaan lisää metanogeenisille bakteereille vapautuvien sopivien hiiliyhdisteiden määrää (Riutta ym., 2020).

Toinen metaaninkierron prosessi, johon kasvillisuus on yhteydessä, on metanotrofia eli metaanin hapettuminen. Rahkasammalet tukevat metanotrofiaa poikkeavasti muihin kasviryhmiin verrattuna, sillä rahkasammalet ja metanotrofiset bakteerit voivat toimia mutualistisessa symbioosissa. Rahkasammalten solut tarjoavat vakaan habitaatin metanotrofeille ja voivat vastavuoroisesti hyödyntää metaanin hapettumisessa muodostunutta hiilidioksidia (Kip ym., 2010). Tämän vuorovaikutussuhteen ansiosta rahkasammalten esiintyminen voi rajoittaa suon metaanipäästöjä. Rahkasammalet muodostavat myös suurimman osan turpeen aerobisesta kerroksesta, jossa metanotrofiaa voi tapahtua. Rahkasammallajien välillä on eroja niiden solujen ulkopuolisessa vedenpidätuskyvyssä, mikä voi vaikuttaa metaanin hapettumiseen riippumatta suon vedenpinnan tasosta (Larmola ym., 2010). Esimerkiksi jotkut rahkasammallajit muodostavat tiiviitä mättäitä, joissa vesi pääsee liikkumaan paremmin sammalversojen väleihin muodostuvia kapillaariputkistoja pitkin kuin harvemmin kasvavilla rahkasammallajeilla. Parempi vedenpidätuskyky mahdollistaa stabiilimmat olosuhteet metanotrofisille bakteereille ja suosii näin niiden suurempia populaatioita.

Kasvillisuus voi myös vaikuttaa metanotrofiaan lisäämällä hapen määrää turpeessa (Rupp ym., 2019). Sopeutena kosteisiin olosuhteisiin osa kasvilajeista kehittää tuuletussolukkoa, mikä mahdollistaa kaasujen sisäisen vaihdon vedenpinnan yläpuolisten hapekkaiden ja toisaalta vedenpinnan alapuolisten hapettomien kasviosien välillä (Robroek ym., 2015). Tämä mahdollistaa myös hapen kulkeutumisen maaperään ja näin ollen funktionaaliset kasviryhmät, kuten sarat ja ruohot, joilla esiintyy tuuletussolukkoa, voivat lisätä metanotrofiaa.

Hapen kuljetus maaperään ei kuitenkaan johda välttämättä pienempiin metaanipäästöihin, koska samalla tuuletussolukon esiintyminen mahdollistaa kaasujen kulkeutumisen myös suoraan maaperästä ilmakehään. Kolmantena prosessina siis kasviryhmät voivat lisätä metaanin vapautumista kuljettamalla sitä suoraan juurten, varren ja lehtien kautta, jolloin metaani välttää hapettumisen hiilidioksidiksi turpeen aerobisessa kerroksessa (Ström ym., 2003). Tuuletussolukon lisäksi kasvien korkeampi biomassa ja juuriston koko sekä juuriston levittäytyminen syvälle lisäävät kasvien kykyä vapauttaa metaania (Bhullar ym. 2013). Kasviryhmistä saroilla ja heinillä on parempi metaaninkuljetuskyky kuin ruohoilla, ja sarat voivat tuuletussolukonsa ja syvälle turpeeseen ulottuvien juurtensa ansiosta kuljettaa metaania merkittäviä määriä myös vedenpinnan ollessa alhaisempi (Bhullar, Iravani, Edwards & Venterink, 2013). Samalla kuitenkin syvälle ulottuvat juuret sekä tuuletussolukko voivat lisätä myös hapen kulkeutumista maaperään ja lisätä näin metaanin hapettumista (Riutta ym., 2020).

Ikivihreiden varpujen metaaninkuljetuskyky on hyvin alhainen niiden matalalle yltävien juurten ja tuuletussolukon puuttumisen vuoksi (Ward ym., 2013). Aktiivisten juurten sijaitessa pääosin turpeen yläosissa varvut voivat kuljettaa merkittäviä määriä metaania ainoastaan vedenpinnantason ollessa korkea (Bhullar ym., 2013). Kasvillisuudenpoistotutkimuksissa onkin havaittu varpujen esiintymisen vähentävän metaanipäästöjä verrattuna esimerkiksi sarojen esiintymiseen (Ward ym., 2013).

Robroekin ym. (2015) mukaan korkeampi metaanin kuljetus sisäisesti ei kuitenkaan johda suurempiin metaanipäästöihin, koska tällaiset kasvit myös yleensä lisäävät hapen kulkeutumista maaperään ja näin metaanin hapettumista. Strömin ym. (2003) mukaan puolestaan tuuletussolukolliset kasvit yleisemmin lisäisivät metaanin vapautumista kuin sen hapettumista. Kokonaisuudessa kuitenkin suon nettometaanivuo vaihtelee paljon paikan ja ajan mukaan. Esimerkiksi kasvien biomassalla ja juuriston koolla on suurin vaikutus metaanivuohon vedenkorkeuden ollessa alhainen ja, jos suolla on valmiiksi hyvin ravinteikkaat olosuhteet, kasvien vapauttamilla juurieritteillä ei ole yhtä suuri merkitys metanogeneesin lisääntymiseen kuin ravinneköyhillä alueilla (Bhullar ym., 2013).

4 Ympäristömuutoksen ja kasvillisuuden yhteisvaikutukset suon hiilenkiertoon

Pohjoiset suot ovat maapallon suurimpia orgaanisen hiilen varastoja ja siten merkittävä osa globaalia hiilenkiertoa (Walker ym., 2013). Varastoituneen hiilen suuri määrä johtuu soiden kylmästä, hapettomasta ja happamasta ympäristöstä, sekä kasvien huonosti hajoavasta karikkeesta, jotka hidastavat orgaanisen aineksen hajoamista (Adkinson ym., 2011). Ihmistoiminnan aiheuttama keskilämpötilan nouseminen ja ilmakehän hiilidioksidipitoisuuden kasvu sekä muutokset vedenpinnan tasossa ja kosteusoloissa voivat häiritä hiilenkierron tasapainoa ja vaikuttaa soiden kykyyn toimia hiilinieluinä (Rydin & Jeglum., 2013). Olosuhteiden muutosten myötä soiden kasvirakenteen koostumus voi muuttua, ja kasviryhmien sisällä on myös eroavuuksia siinä, millainen vaste niillä on esimerkiksi lämpötilan muutokseen (Walker ym., 2013).

Pohjoisten alueiden vuotuisen keskilämpötilan nouseminen voi lisätä fotosynteesiä usean eri mekanismin kautta (Adkinson ym., 2011): korkeammat lämpötilat voivat johtaa aikaisempaan lehtien kehittymiseen tai niiden myöhäisempään lakastumiseen ja pidempään kasvukauteen, korkeampaan lehtialaindeksiin ja lehtien parempaan biokemialliseen kykyyn yhteyttää (Adkinson ym., 2011). Vaikka soiden nettoprimäärituotto voikin näin lisääntyä, samalla ekosysteemin hengitys kasvaa kasvien suuremman biomassan vuoksi korkeamman tuottavuuden lisätessä hiiliyhdisteiden vapautumista maaperään (Adkinson ym., 2011), jolloin turpeeseen sitoutuneiden vanhojen hiilivarastojen hajotus kiihtyy (Ward ym., 2013).

Korkeamman vuotuisen lämpötilan ja kasvukauden pitenemisen on ennustettu lisäävän pohjoisilla soilla putkilokasveja sammalten kustannuksella (Ward ym., 2013). Tämä kasviyhteisörakenteen muutos on huolestuttava soiden hiilenkierron kannalta ottaen huomioon, kuinka suuri merkitys rahkasammalilla on turpeen muodostajana. Toisin kuin ruohovartistet kasvit, rahkasammalet sitovat hiilidioksidia niiden rakenteellisiin osiin eivätkä eritä niitä liuenneina hiiliyhdisteinä (Fenner ym., 2007). Putkilokasvien määrän ja siten varjostuksen lisääntyminen voi laskea rahkasammalten tuottavuutta ja toisaalta lisätä ekosysteemin hengitystä ruohovartisten kasvien tuottaessa helpommin ja nopeammin mikrobien hajotettavissa olevaa kariketta (Gavazov ym., 2018). Walker ym. (2016) mukaan todennäköisesti juuri putkilokasvien vapauttamat orgaaniset yhdisteet kiihdyttävät vanhan hiilen vapautumista hiilidioksidina jopa 40%. Lisäksi lämpötilan nousu voi suosia tiettyjä hajottajia niiden lämpötilaoptimien takia ja näin lisätä putkilokasvien karikkeen

hajoamisnopeutta, mutta laskea rahkasammalten karikkeen hajoavuutta (Rydin & Jeglum, 2013).

Ilmaston lämpeneminen aiheuttaa myös muutoksia sademäärään ja ilmankosteuteen. Alhaisempi ilmankosteus ja korkeampi keskilämpötila voivat laskea kesäisin soiden vedenpinnan tasoa (Rydin & Jeglum). Vedenpinnan taso yhdessä kasvillisuuden kanssa on tärkeimpiä suon metaanivuon säätelijöitä (Ström ym., 2007). Vedenpinnan laskiessa turpeen hapekas kerros yltää syvemmälle, jolloin metanotrofia voi lisääntyä. Toisaalta kuivat kaudet voivat rajoittaa rahkasammalten kasvua, lisätä aerobista hajotustoimintaa ja heikentää turpeen muodostumista sekä hiilen varastoitumista (Rydin & Jeglum, 2013).

Ihmistoiminnan seurauksena ilmakehän hiilidioksidipitoisuus on kasvanut esiteollisen kauden 280 ppm nykyiseen 400 ppm ja voi nousta jopa 800 ppm vuoteen 2100 mennessä (IPCC, 2013). Koska kasvit käyttävät hiilidioksidia yhteyttämisessä, hiilidioksidipitoisuuden nousu voi lisätä kasvien tuottavuutta ja näin soiden kykyä toimia hiilinieluna (Rydin & Jeglum, 2013). Kuitenkin samoin kuin lämpötilan noustessa, hiilidioksidipitoisuuden kasvun myötä suurempi kasvien juuribiomassa voi lisätä vapautuvien hiiliyhdisteiden ja DOC:n määrää kasvattaen mikrobiaktiivisuutta ja maaperän hengitystä. Korkeamman hiilidioksidipitoisuuden on havaittu myös vähentävän rahkasammalten peittävyttä ja lisäävän putkilokasvien esiintymistä, mikä myös tukee suurempia DOC määriä (Fenner ym., 2007).

Pohjoisilla soilla on ollut ja tulee olemaan merkittävä rooli globaalissa hiilenkierrossa. Tulevaisuudessa olisikin tärkeää tutkia vielä lisää, miten bioottiset tekijät kuten kasvillisuuden rakenne ja abioottiset tekijät kuten lämpötila ja kosteusolot toimivat vuorovaikutuksessa hiilenkierron kanssa, sillä ilmaston lämmetessä nämä tekijät tulevat kokemaan merkittäviä muutoksia, mikä pahimmassa tapauksessa johtaa lisääntyneeseen kasvihuonepäästöjen vapautumiseen ja ilmastonlämpenemisen kiihtymiseen.

5 Lähdeluettelo

- Abdalla M., Hastings a., Truu j., Espenberg M., Mander U. & Smith P. (2016) Emissions of methane from northern peatlands: a review of management impacts and implications for future management options *Ecology and Evolution* 6: 7080–7102. DOI: 10.1002/ece3.2469
- Adkinson A., Syed K. & Flanagan L. (2011) Contrasting responses of growing season ecosystem CO₂ exchange to variation in temperature and water table depth in two peatlands in northern Alberta, Canada. *Journal of geophysical research*, vol. 116, G01004, doi:10.1029/2010JG001512
- Bernard, J. M. (1990). Life history and vegetative reproduction in *Carex*. *Canadian Journal of Botany*, 68(7), 1441–1448. doi: 10.1139/b90-182
- Bhullar, G. S., Iravani, M., Edwards, P. J., & Olde Venterink, H. (2013). Methane transport and emissions from soil as affected by water table and vascular plants. *BMC Ecology*, 13. doi: 10.1186/1472-6785-13-32
- Bubier J. L., (1995) The relationship of vegetation to methane emission and hydrochemical gradients in northern peatlands. *Journal of Ecology*, 83, 403–420 Department of Geography and Centre for Climate and Global Change Research, McGill University
- Blodau, C. (2002). Carbon cycling in peatlands; A review of processes and controls. *Environmental Reviews*, 10(2), 111–134. doi: 10.1139/a02-004
- Chapin, F. S., Bret-Harte, M., Sydonia, H., Sarah, E., & Zhong, H. (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 7, pp. 347-358
- Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., & Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277(5325), 500–504. doi: 10.1126/science.277.5325.500
- de Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C., & Bardgett, R. D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, Vol. 11, pp. 516–531. John Wiley & Sons, Ltd. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01164.x
- Dieleman, C. M., Branfireun, B. A., & Lindo, Z. (2016). Northern peatland carbon dynamics driven by plant growth form — the role of graminoids. *Plant and Soil*, 415(1–2), 25–35. doi: 10.1007/s11104-016-3099-3
- Dorrepaal, E., Cornelissen, J. H. C., Aerts, R., Wallen, B., & van Logtestijn, R. S. P. (2005). Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology*, 93(4), 817–828. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01024.x
- Fenner N., Freeman C., Lock M. A., Harmens H., Reynolds B & Sparks T (2007) Interactions between Elevated CO₂ and Warming Could Amplify DOC Exports from Peatland Catchments. *Environmental Science & Technology* vol. 41, no 9 41,3146-3152. doi:
- Gavazov, K., Albrecht, R., Buttler, A., Dorrepaal, E., Garnett, M. H., Gogo, S., ... Bragazza, L. (2018). Vascular plant-mediated controls on atmospheric carbon assimilation and peat carbon decomposition under climate change. *Global Change Biology*, 24(9), 3911–3921. doi: 10.1111/gcb.14140
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1302–1305. doi: 10.1126/science.277.5330.1302

- IPCC (2013) *Climate change 2013: the physical science basis*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, USA
- Kip N., Van Winden J.F., Pan Y., Bodrossy L., Reichart G.J., Smolders A.J., Jetten M.S., Damsté J.S.S., Op den Camp H.J.M. (2010). Global prevalence of methane oxidation by symbiotic bacteria in peatmoss ecosystems. *Nature Geoscience* 3: 617–621. <https://doi.org/10.1038/ngco939>.
- Kirschbaum, M. U. F., Eamus, D., Gifford, R. M., Roxburgh, S. H., & Sands, P. J. (2001). *Definitions of some ecological terms commonly used in carbon accounting*.
- Korrensalo, A., Hájek, T., Vesala, T., Mehtätalo, L., & Tuittila, E. -. (2016). Variation in photosynthetic properties among bog plants. *Botany*, 94(12), 1127-1139. doi:10.1139/cjb-2016-0117
- Korrensalo, A., Alekseychik, P., Hájek, T., Rinne, J., Vesala, T., Mehtätalo, L., ... Tuittila, E.-S. (2017). Species-specific temporal variation in photosynthesis as a moderator of peatland carbon sequestration. *Biogeosciences*, 14, 257–269. doi: 10.5194/bg-14-257-2017
- Larmola T., Tuittila E-S., Turla M., Nykänen H., Martikainen P., Yrjölä K., Tuomivirta T & Fritze H. (2010) The role of Sphagnum mosses in the methane cycling of a boreal mire. *the Ecological Society of America, Ecology*, 91(8), 2010, pp. 2356-2365 ?
- le Mer, J., & Roger, P. (2001). Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils: A review. *European Journal of Soil Biology*, Vol. 37, pp. 25–50. Elsevier Masson. doi: 10.1016/S1164-5563(01)01067-6
- Limpens, J., Berendse, F., Blodau, C., Canadell, J. G., Freeman, C., Holden, J., ... Schaepman-Strub, G. (2008). Peatlands and the carbon cycle: from local processes to global implications-a synthesis. In *Biogeosciences*, Vol. 5. Retrieved from www.biogeosciences.net/5/1475/2008/
- Riutta, T., Korrensalo, A., Laine, A. M., Laine, J., & Tuittila, E.-S. (2020). Interacting effects of vegetation components and water level on methane dynamics in a boreal fen. *Biogeosciences*, 17, 727–740. doi: 10.5194/bg-17-727-2020
- Robroek, B. J. M., Jassey, V. E. J., Kox, M. A. R., Berendsen, R. L., Mills, R. T. E., Cécillon, L., ... Bodelier, P. L. E. (2015). Peatland vascular plant functional types affect methane dynamics by altering microbial community structure. *Journal of Ecology*, 103(4), 925–934. doi: 10.1111/1365-2745.12413
- Robroek B., Albrecht R., Hamard S., Pulgarin A., Bragazza L., Buttler A., Jassey V. (2016) Peatland vascular plant functional types affect dissolved organic matter chemistry. *Plant and Soil*, doi: 10.1007/s11104-015-2710-3
- Rupp, D., Kane, E. S., Dieleman, C., Keller, J. K., & Turetsky, M. (2019). Plant functional group effects on peat carbon cycling in a boreal rich fen. *Biogeochemistry*, 144(3), 305–327. doi: 10.1007/s10533-019-00590-5
- Rydin, H. & Jeglum, J. K., (2013). *The Biology of Peatlands*. Oxford University Press, UK.
- Straková P, Anttila J, Spetz P, Kitunen V, Tapanila T, Laiho R (2010) Litter quality and its response to water level drawdown in boreal peatlands at plant species and community level. *Plant Soil*, 335:501–520
- Ström, L., Ekberg, A., Mastepanov, M., & Rojle Christensen, T. (2003). The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland. *Global Change Biology*, 9(8), 1185–1192. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00655.x
- Ström, L., Mastepanov, M., & Christensen, T. R. (2005). Species-specific effects of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from wetlands. *Biogeochemistry*, 75(1), 65–82. doi: 10.1007/s10533-004-6124-1

- Turetsky, M. R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frolking, S., McGuire, A. D., & Tuittila, E. S. (2012). The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist*, Vol. 196, pp. 49–67. John Wiley & Sons, Ltd. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x
- Walker, T. N., Garnett, M. H., Ward, S. E., Oakley, S., Bardgett, R. D., & Ostle, N. J. (2016). Vascular plants promote ancient peatland carbon loss with climate warming. *Global Change Biology*, 22(5), 1880-1889. doi: 10.1111/gcb.13213
- Ward, S. E., Bardgett, R. D., McNamara, N. P., & Ostle, N. J. (2009). Plant functional group identity influences short-term peatland ecosystem carbon flux: Evidence from a plant removal experiment. *Functional Ecology*, 23(2), 454–462. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01521.x
- Ward, S. E., Ostle, N. J., Oakley, S., Quirk, H., Henrys, P. A., & Bardgett, R. D. (2013). Warming effects on greenhouse gas fluxes in peatlands are modulated by vegetation composition. *Ecology Letters*, 16(10), 1285–1293. doi: 10.1111/ele.12167