



Metsäkeskus



POHJOIS-KARJALA
Maakuntaliitto

Hankkeen A78729 TP1 raportti

Tummväliseinäisten sienien hyötykäyttömahdollisuudet kasvien terveyden edistämässä ja hiilensidonnassa

Euroopan aluekehitysrahasto
Pohjois-Karjalan maakuntaliitto

Suvi Sutela, Sanna Kykkänen, Sanni Semberg, Taina Pennanen, Eeva Terhonen
19.9.2023

Vipuvoimaa
EU:lta
2014–2020



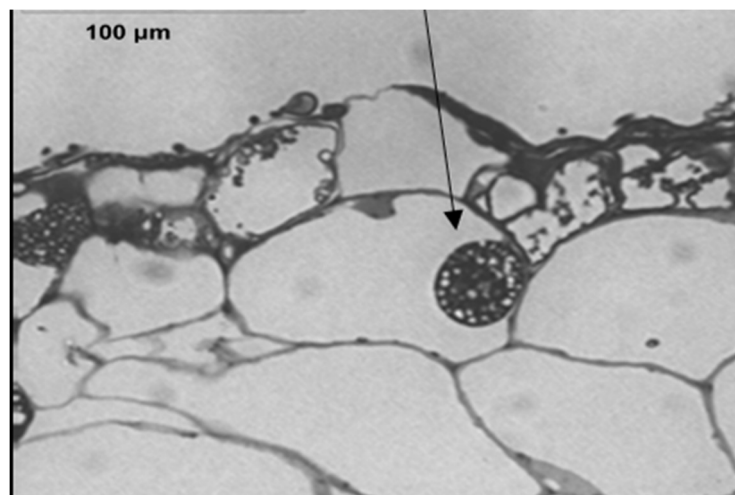
1.	Tummaväliseinä sienet meillä ja muualla.....	3
1.1.	Tausta.....	3
1.2.	DSE-sienten vaikutukset isäntäkasveihinsa.....	4
2.	Kotimaiset DSE-sienilajit	5
3.	DSE-sienten yhteisöt ovat häiriöalttiita.....	6
4.	Maaperämme hiilivarastot hupenevat	7
4.1.	Maaperän hiilivarastojen muutoksien määrittäminen	8
5.	DSE-sienten uusi innovatiivinen hyödyntäminen	9
6.	Lähteet.....	10

1. Tummanvälisten sienien meillä ja muualla

1.1. Tausta

Tämä kirjallisuuskatsaus on tuotettu ”Endofyyttisten sienien käyttömahdollisuudet hiilensidonnassa” hankkeessa (A78729), jossa selvitetään tummanvälisten juuriendofyyttisten sienien (”dark septate endophytes” eli DSE-sienien) käyttömahdollisuuksia metsäpuiden taimien sekä heinä- ja nurmirehukasvien hyvinvoinnin ja hiilensidonnassa lisäämisessä. Tässä työpaketin 1 raportissa kuvataan mm. DSE sienien keskeisiä hyvinvointivaikutuksia, kotimaisten DSE-sienten lajikirjoja, hiilensidonnassa ja varastoinnin tehostamispotentiaali sekä orgaanisen hiilen määrän ja laadun määrittämismenetelmiä.

Endofyyttinen sieni tai bakteeri elää isäntäkasvin solujen välissä tai sisällä aiheuttamatta näkyviä oireita isäntäkasvilleen. Kaikki kasvit ovat sieni- ja bakteeriendofyyttien asuttamia, joita löytyy niin kasvien maanpäällisistä osista kuin juuristakin. Mykorritsasienten lisäksi kasvien juurissa tavataan DSE-sieniä, joilla on mykorritsasienten tapaan todettu olevan kasveja hyödyttäviä vaikutuksia. Nämä kasvien juurissa yleisesti esiintyvät endofyytit muodostavat melaniinia sisältäviä mikrosklerotioita, joiden ajatellaan tekevän rihmastosta paremmin kuivuutta kestäviä (Ahlich-Schlegel 1997, Mandyam ja Jumpponen 2005, Kuva 1). Valtaosa tunnetuista väliseiniltään tummista juuriendofyyteistä on Pezizomycotina alakaaren kuuluvan hyvin monimuotoisen Helotiales-lahkon jäseniä. Suomessa lahkoon kuuluvien sienien lukumäärä on tällä hetkellä 529 (Suomen Lajitietokeskus 2023), globaalisti lahkoon edustajia on arvioitu olevan yli 65 tuhatta, joista tunnetaan arviolta 5–7% (Johnston ym. 2019). Kasvien juurissa esiintyvien Helotiales-lahkon jäseniä on tutkittu vähän, joten tunnettu lajimäärä on alhainen. Lahkoon kuuluu rakenteeltaan sekä ekologialtaan hyvin erilaisia lajeja, joista joidenkin on osoitettu pystyvän muuttamaan elintapaansa, mikäli niiden elinympäristössä tapahtuu muutoksia. Myös saman DSE-lajin eri sienikantojen välillä voi olla eroja esimerkiksi mutualistisen ja saprofyyttisen elintavan suosimisessa ja näin ollen sama sienilaji voi olla tietyssä ympäristössä ja isäntäkasvissa olla isännälleen hyödyllinen ja taas toisissa olosuhteissa suosia esim. saprofyyttistä elintapaa.



Kuva 1. DSE-sieni on muodostanut mikroskelorotioita (nuoli) hybridihavain taimen juureen. Kuva modifioitu: Terhonen 2008.

1.2 DSE-sienten vaikutukset isäntäkasveihinsa

Maatalous

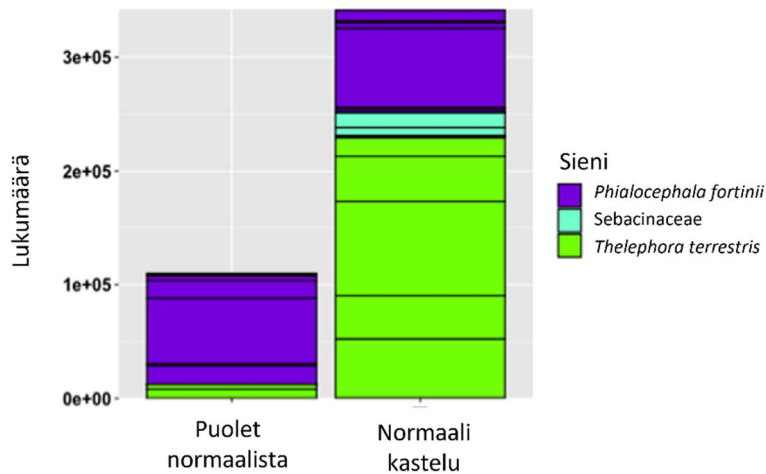
DSE-sienien merkitystä maatalousekosysteemeissä on tutkittu mm. maissilla itävyyskokeessa (Ndinga-Muniania ym. 2021), vehnällä (Li ym. 2022), tattarilla (Gao ym. 2022), sinimailasella (Gao ym. 2022), riisillä (Vergara ym. 2018), durralla (Barresi ym. 2022), parsalla (Surono ja Narisawa 2017), tomaatilla (Andrade-Linares ym. 2011, Vergara ym. 2017), kiinankaalilla (Usuki ja Narisawa 2007) sekä erilaisilla ruohoilla ja nurmilla (Mandyam ym. 2012, Newsham 1999, Upson ym. 2009). Pääosin tutkimuksissa on käytetty Helotiales- sekä Pleosporales-lahkojen jäseniä kuten *Cladosporium*, *Curvularia*, *Leptodontidium*, *Mollisia*, *Ophiosphaerella*, *Paraphoma*, *Phialocephala*, *Phoma* sekä *Tapesia*-sukujen kantoja. Suurin osa tutkimuksista on toteutettu laboratoriossa tai kasvihuoneessa, mutta myös peltotason tutkimuksia on tehty. DSE-sienien on kokeissa havaittu pystyvän kolonisoimaan tehokkaasti monien maataloudessa käytettyjen kasvien juuristoja, jotka eivät välttämättä luonnossa ole niiden isäntiä. DSE-sienien on monessa tutkimuksessa raportoitu lisäävän sekä verson että juuriston biomassaa ja lisäävän myös kasvien satoa. Useammassa tutkimuksessa on lisäksi raportoitu DSE-sienien yhdessä korotetun ravinneljän kanssa tehostavan kyseisen ravinteen ottoa kasviin, verrattuna pelkkään korotettuun ravinnetasoon ilman DSE-sieniä (esim. Usuki ja Narisawa 2007, Jumpponen ym. 1998).

Tutkimuksia DSE-sienien potentiaalista hiilensidonnassa maatalousekosysteemeissä on vähän. Usuki ja Narisawa (2007) havaitsivat kokeessaan kasvin antavan DSE-sienelle sakkaroosia, jonka sieni muutti mannitoliksi ja varastoi soluihinsa. Mugerwa ja McGee (2017) havaitsivat ruukkukokeessa DSE-sienien lisäävän hiilen määrää jopa 17% valmiiksi hiilirikkaassa kasvualustassa 14 viikon aikana. Heidän mukaansa hiilensidontaa tapahtui kahdella tavalla, sienet lisäsivät hiiltä maaperän aggregaateissa sekä pienempien mikroagregaatien muodostumista. Myös Buss ym. (2021) arvioivat vielä vertaisarvioimattomassa artikkelissaan, että kasvualustan lisääntynyt hiilen määrä olisi peräisin aggregaatien kohonneesta sienibiomassasta. Päinvastoin Li ym. (2021) havaitsivat DSE-sienien vähentävän maan orgaanisen hiilen määrää, kun kasvit kärsivät kuivuudesta. Surono ja Narisawa (2017) puolestaan havaitsivat kokeessaan DSE-sienien pystyvän hajottamaan hiilyhdisteitä ja arvioivat, että DSE-sienet voisivat hajottamalla orgaanista ainesta tarjota ravinteita kasveille. DSE-sienien on havaittu hyödyttävän kasvien kasvua etenkin silloin, kun kasveihin vaikuttaa jokin stressitekijä, kuten kuivuus.

Edellä mainituissa tutkimuksissa saatuja tuloksien sovellettavuus suomalaisille viljelymaille on hyvin haastavaa. Kasvuolosuhteet (ilmasto, kasvualusta jne.) poikkeavat tutkimuksissa huomattavasti kasvinviljelyolosuhteistamme.

Metsätalous

Yleisimmät DSE-sienet puiden juurissa kuuluvat lajikompleksiin *Phialocephala fortinii* s.l.-*Acephala applanata* (PAC) (Sieber ja Grünig 2006, Grünig ym. 2008). PAC-sienet voidaan tunnistaa lajitasolle vain molekyyliomenetelmin (Queloz ym. 2008, 2010, Landolt ym. 2020). Tällä hetkellä tunnetaan 22 geneettisesti eri lajia (Queloz ym. 2008, 2011, Landolt ym. 2020), joista kahdeksan on kuvattu: *Phialocephala fortinii* s.s., *Acephala applanata*, *Phialocephala turiciensis*, *Phialocephala letzii*, *Phialocephala europaea*, *Phialocephala helvetica*, *Phialocephala uotilensis*, and *Phialocephala subalpina* (Grünig ym. 2002, 2004, Grünig ja Sieber 2005, Queloz ym. 2010). Suomessa puiden juurista on eristetty säännöllisesti tämän lajikompleksin sieniä (Hyder ym. 2013, Terhonen ym. 2014, Sietiö ym. 2018, Tienaho ym. 2019), mutta niitä ei ole tunnistettu lajitasolle. PAC-lajien on todettu olevan yleisempiä kuivemmillä kohteilla nukkatammen (*Quercus pubescens*) (Landolt ym. 2020) ja kuusen (*Picea abies*) taimien (Stroheker ym. 2018b, Durodola ym. julkaisematon, Kuva 2) juurissa. Tämä saattaa johtua juurikin melaniinia sisältävistä mikrosklerotioista (Kuva 1), jotka ovat vedenpitäviä sekä kuivuutta että toistuvia pakastus-sulatus-syklejä kestäviä (Ahlich-Schlegel 1997). Siten mikrosklerotiat pystyvät selviytymään epäsuotuisista olosuhteista ja näin ollen suojaamaan juuria kuivumiselta (Mandyam ja Jumpponen 2005, Grünig ym. 2008).



Kuva 2. Kuusen taimien juurissa mykorritsasienten (*Sebacinaceae* ja *Thelephora terrestris*) lukumäärä vähenee tilastollisesti merkittävästi veden määrän vähentyessä. Sen sijaan DSE-sienen, *Phialocephala fortinii* lukumäärä sen sijaan pysyy samana optimaalisessa sekä vähäisemmässä kastelussa. Tulokset: Durodola ym. julkaisematon.

PAC-lajikompleksiin kuuluva DSE-sienen, *Phialocephala sphaeroideksen*, on todettu lisäävän kuusentaimien juurten kasvua *in vitro* (Terhonen ym. 2016, Wang ym. 2022, Wen ym. 2022). Mahdollisesti tämä positiivinen vaikutus johtuu kasvin reaktiosta *P. sphaeroides* sienien ympärykseen, jolloin taimessa lisääntyy kasvihormoni jasmonihapon tuotanto sekä solujen signaalointi (Wen ym. 2022). Lisäksi DSE-sienen, *P. sphaeroides*, ympäry yhdessä juurikäävän (*Heterobasidion parviporum*) kanssa kuusen taimen juureen, vähentää huomattavasti patogeenin aktiivisuutta (Wang ym. 2022). Kuusen taimen juuren ympäry etukäteen *P. sphaeroides* sienellä myös esti juurikäävän tartunnan maaperästä *in vitro* (Terhonen ym. 2016). Myös *P. subalpine* sienien lisääminen kuusen taimen juureen vähensi ruskopolte-patogeenin määrää (Tellenbach ja Sieber 2012). *Phialocephala sphaeroides* estää myös eri kasvipatogeenien kasvua tuottamalla niitä häiritseviä yhdisteitä (Terhonen ym. 2014, 2016). Muidenkin DSE sienien (*P. europaea*) on todettu erittävän patogeenin (*Phytophthora citricola sensu lato*) kasvua häiritseviä metaboleja (sclerin ja sclerotinin A) (Tellenbach ym. 2013). *Phialocephala fortinii* sienien on todettu saavan mustikan, kanervan, puolukan ja männyn juurissa hiiltä (¹³C) isäntäkasviltaan (Sietiö ym. 2018), mutta *P. fortinii* sienien rihmaston ei havaittu torjuvan juurikäävän patogeenisuutta kuusentaimilla (Hyder ym. 2013).

Tutkimukset DSE-sienien vaikutuksista isäntäkasveilleen on tehty suurilta osin joko laboratorio tai kasvihuone olosuhteissa. Tutkimuksissa ei ole selvitetty DSE-sienten vaikutuksia maaperän orgaanisen hiilien määriin tai laatuun. DSE-sienet elävät pääosin juurissa, joten niiden merkitys on todennäköisesti kytkeytynyt myös juurten määrään.

2. Kotimaiset DSE-sienilajit

Huolimatta DSE-sienten yleisyydestä (Jumpponen ja Trappe 1998, Mandyam ja Jumpponen 2005) DSE-sieniä ei ole tutkittu Suomessa intensiivisesti. Metsäkasveilta lajeja on tutkittu jonkun verran, kun taas viljelykasvien osalta tutkimukset ovat hyvin rajalliset. Kaikki temperaattiselta ja boreaalaiselta vyöhykkeeltä Suomessa luontaisesti esiintyviltä isäntäkasveilta löydetyt DSE-lajit on listattu taulukossa 1.

Taulukko 1. DSE-lajit, sienien isäntäkasvit, tutkimuksen lähde sekä maa missä sieni on tavattu.

Sienilaji	Isäntälaji	latinankielinen nimi	Lähde	Maa
<i>Phialocephala europaea</i>	mänty	<i>Pinus sylvestris</i>	Landoldt ym. 2020	Sveitsi
	kuusi	<i>Picea abies</i>	Stroheker ym. 2016 Stroheker ym. 2018b	Sveitsi Saksa
<i>Phialocephala fortinii</i> ¹	rauduskoivu	<i>Betula pendula</i>	Menkis ym. 2004 Sutela ym. julkaisematon	Liettua Suomi
	kuusi	<i>Picea abies</i>	Ahlich ja Sieber 1996 Grünig ym. 2002, 2006 Menkis ym. 2004 Queloz ym. 2005 Stenström ym. 2014 Terhonen ym. 2014 Stroheker ym. 2018b Sutela ym. julkaisematon	Sveitsi, Saksa Sveitsi Ruotsi, Liettua Sveitsi Ruotsi Suomi Saksa Suomi
	mänty	<i>Pinus sylvestris</i>	Ahlich ja Sieber 1996 Menkis ym. 2004 Sietiö ym. 2018 Tienaho ym. 2019 Sutela ym. julkaisematon	Sveitsi, Saksa, Suomi Liettua Suomi Suomi Suomi
	mustikka	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Ahlich ja Sieber 1996 Sietiö ym. 2018 Sutela ym. julkaisematon	Sveitsi Suomi Suomi
	puolukka	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Sietiö ym. 2018 Sutela ym. julkaisematon	Suomi Suomi
	kanerva	<i>Calluna vulgaris</i>	Ahlich ja Sieber, 1996 Sietiö ym. 2018 Sutela ym. julkaisematon	Sveitsi Suomi Suomi
<i>Phialocephala glacialis</i>	mustikka	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Grünig ym. 2009	Sveitsi
	puolukka	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Grünig ym. 2009 Sutela ym. julkaisematon	Sveitsi Suomi
<i>Phialocephala helvetica</i>	kuusi	<i>Picea abies</i>	Stroheker ym. 2016	Sveitsi
<i>Phialocephala letzii</i>	kuusi	<i>Picea abies</i>	Stroheker ym. 2016	Sveitsi
<i>Phialocephala sphaeroides</i>	vadelma	<i>Rubus idaeus</i>	Wilson ym. 2004	Kanada
	kuusi	<i>Picea abies</i>	Grünig ym. 2009 Terhonen ym. 2014	Sveitsi Suomi
	metsälauha	<i>Deschampsia flexuosa</i>	Tejesvi ym. 2013	Suomi
	metsätähti	<i>Trientalis europaea</i>	Tejesvi ym. 2013	Suomi
	kanerva	<i>Calluna vulgaris</i>	Kiheri ym. 2020	Suomi
	nummikello	<i>Erica tetralix</i>	Kiheri ym. 2020	Suomi
<i>Phialocephala subalpina</i> ²	mänty	<i>Pinus sylvestris</i>	Stroheker ym. 2018b	Saksa
	kuusi	<i>Picea abies</i>	Landoldt ym. 2020	Sveitsi
<i>Phialocephala turicensis</i>	kuusi	<i>Picea abies</i>	Stroheker ym. 2016 Stroheker ym. 2018b	Sveitsi Saksa
<i>Acephala applanata</i>	kuusi	<i>Picea abies</i>	Grünig ja Sieber 2005 Grünig ym. 2006 Terhonen ym. 2014 Stroheker ym. 2016 Stroheker ym. 2018b Sutela ym. julkaisematon	Sveitsi Sveitsi Suomi Sveitsi Saksa Suomi
<i>Acephala macrosclerotiorum</i>	kuusi	<i>Picea abies</i>	Terhonen ym. 2014	Suomi

¹Määritetty lajina (*sensu stricto*), mutta usein esiintyy lajikompleksina (*sensu lato*)

²Genomi sekvensoitu (Schlegel ym. 2016)

3. DSE-sienten yhteisöt ovat häiriöalttiita

Muutokset ympäristössä ja ihmisten aiheuttamat häiriöt voivat muuttaa metsien DSE-sienten lajistoa. Avohakkuun on havaittu muuttavan merkittävästi PAC-lajiston koostumusta, sillä nämä sienilajit ovat

riippuvaisia elävien juurten määrästä, joiden lukumäärä vähenee huomattavasti hakkuiden seurauksena (Stroheker ym. 2018b). DSE-sienten on todettu olevan yleisempiä orgaanisilla sekä kivennäismailla, joissa esiintyy juurimateriaalia (Kluting ym. 2019). Vastavuoroisesti *Acepala applanata* lajin esiintyvyys kasvaa kuolleessa juurimateriaalissa, joten se lajina se mahdollisesti hyötyy avohakkuista (Stroheker ym. 2018a, b). DSE-sienen *P. subalpina* genomista on löydetty geenitoimintoja, jotka ovat tyyppisiä saprotrofeille, mutualisteilla sekä patogeeneille (Schlegel ym. 2016). Tämä saattaa selittää DSE-sienten sopeutumiskyvyn eri ympäristöihin tai ympäristön häiriöihin (Stroheker ym. 2018b).

Myös lannoitus saattaa häiritä DSE-sienten esiintymistä. Typen ja fosforin pitkäaikaisen lisäyksen on todettu vähentävän DSE-sienten massaa kanervan (*Calluna vulgaris*) ja nummikellokanervan (*Erica tetralix*) juurissa (Kiheri ym. 2020). Tutkimuksessa todennettu melanisoidun sienimassan vähentyminen voi aiheuttaa muutoksia turvemaiden hiilen kiertoon (Kiheri ym. 2020). Metsälauhassa (*Deschampsia flexuosa*) on todettu DSE-sienten ja kasvin hiilivaraston positiivinen korrelaatio saastuneilla maaperillä (nikkeli-kuparisulattokompleksin lähellä) (Ruotsalainen ym. 2007). Maatalousmailla on hiljattain testattu saha- ja paperiteollisuuden sivuvirtojen käyttöä maaparannusaineena. Metsäperäiset kuidut lisäsivät mm. *Serendipita*-suvun juuristosieniä (Rasa ym. 2021) sekä useiden tummaseinäisten DSE-sienten kuten *Hymenoscyphus*-suvun sienien määrää peltomassa (Peltoniemi ym. 2023).

4. Maaperämme hiilivarastot hupenevat

Boreaalisen vyöhykkeen on arvioitu sisältävän jopa kolmanneksen globaalista hiilivarastosta (Pan ym. 2001, Crowther ym. 2016), josta suurin osa on sitoutuneena maaperän eloperäiseen ainekseen. Pohjoisen alueemme lämpötilat, karikkeen kemiallinen koostumus sekä eritoten turvemaiden hapettomat olosuhteet ovat luoneet hitaat olosuhteet orgaanisen aineksen hajoamiselle ja näin ollen suosivat hiilen kerääntymistä. Epäorgaanista hiiltä maaperässämme on varsin vähän eritoten happamilla mailla ja sekin suurimmaksi osaksi peräisin kalkitusaineiden käytöstä. Tämä karbonaattihiili poistuu maaperästä hiilidioksidina eikä siis juuri vaikuta maaperämme kokonaishiilipitoisuuteen (Heinonsalo ym. 2020).

Valtaosa (~86%) viljellystä ja kesantoalastamme on kivennäismaapeltoja. Ilmaston sekä peltojen nuoren iän johdosta ne sisältävät enemmän varastohiiltä (kivennäismaapeltojen ylin 30 cm jopa ~8,4–9,8 kg/m², Heikkinen ym. 2020 mukaan) kuin pellot Keski- ja Etelä-Euroopassa (Lehtonen ym. 2021). Kivennäismaapeltojen hiilivarastot vähentyvät kuitenkin myös meillä jatkuvasti, n. 0,4%/v (Heikkinen ym. 2021) ja ilmastonmuutoksen on arvioitu kiihdyttävän päästöjä ellei lisätoimiin orgaanisen aineksen sitoutumiseksi ryhdytä. Myös turvemaapeltojen hiilivarastot vähenevät ja niiden päästökuorma on merkittävä, vaikka viljelymaiden osuus kokonaisviljelyalastamme on vain noin kymmenesosa (Lehtonen ym. 2021). Turvemaapelto yhdessä ojitettujen turvemaametsien ja turvetuotantoalueiden kanssa luovatkin suurimman osan maankäyttösektorin kasvihuonepäästöistä ja ovat keskeisiä sektorin päästövähennystoimien kohdentamisessa yhdessä matsäkadon hillitsemisen kanssa (Saikku ym. 2022).

Boreaalisten metsämaiden hiilinielu on vahvasti kytköksissä metsien käyttöön. Kangasmailla, joilla sijaitsevat kaksi kolmasosaa metsistämme, ravinteikkuus, puuston ikä, karikesyöte sekä ilmastokijöistä etenkin lämpötila vaikuttavat maaperän orgaanisen hiilen määrään. Lisäksi kasvupaikkatyypeillä sekä metsien maantieteellisellä sijainnilla on orgaanisen aineksen hajoamisnopeuden, eroosion ja huuhtoutumisen lisäksi merkitystä hiilivarastojen kokoon. Suomessa karuilla kasvupaikoilla keskimääräinen hiilen määrä on alle 3 kg/m², kun taas lehtomaisilla kankailla hiilen määrä voi olla lähes kaksinkertainen (Lehtonen ym. 2021). Näin maan hiilivarastojen onkin todettu olevan kuusikoissa keskimäärin tyyppisesti niukkaravinteisia männiköitä korkeammalla tasolla (Peltoniemi ym. 2004, Lindroos ym. 2022). Kivennäismailla maaperän hiilinielun ajatellaan seuraavan puustoon kertyvää hiiltä, kun taas esimerkiksi rehevissä ojitetuissa turvemaametsissä orgaanisen aineksen hävikki on karikesyötettä voimakkaampaa (Saikku ym. 2022).

Sekä metsä- että maatalousmaiden hiilen määrää voidaan pyrkiä parantamaan lisäämällä maaperän hiilisyötettä (esim. karikesyöte, satokasvien viljelykierto), välttämällä hiilen poistumista maaperästä (maaperän häiriöiden vähentäminen ja kasvipeitteisyyden lisääminen), maanparannusaineita käyttämällä tai pienentämällä hakkuutähteiden korjuuta/kasvibiomassaa keräämistä sadonkorjuussa (Heinonsalo ym. 2020, Lehtonen ym. 2021). Peltomaan hiilen määrää on mahdollista lisäksi kasvattaa käyttämällä

syväjuurisempia viljelykasveja ja/tai pitkään yhteyttäviä alus- ja kerääjäkasveja sekä muuttamalla viljelykiertoja (Heinonsalo ym. 2020, Lehtonen ym. 2021). Käyttämällä korjuu- ja maanmuokkausmenetelmiä, jotka säilyttävät parhaiten mikrobiyhteisöjen elinvoimaisuuden ja vähentävät eroosiota ja orgaanisen aineksen huuhtoutumista voidaan pyrkiä vaikuttamaan maaperän hiilimääriin. Kasvien juuriston merkitys on erityisen tärkeä, sillä juurikarikkeen on lukuisissa tutkimuksissa sekä metsä- että peltoekosysteemeissä havaittu hajoavan selvästi hitaammin kuin kasvien maanpäällisen karikkeen (Kyachenko ym. 2019, Heikkinen ym. 2021). Tuore tutkimus metsäekosysteemeistä osoittaa, että erityisesti varpujen juuret ja niissä elävät juuristosienet ovat oleellisessa roolissa maaperän hiilen kertymiselle (Fanin ym. 2022).

Muutokset maan hiilivarastoissa ovat hitaita, hehtaaria kohden Lehtonen ym. (2021) arvioivat kirjallisuuden perusteella muutoksen olevan kangasmetsissä muutamista kymmenistä kiloista muutamaa sataan kiloon vuodessa. Raportissaan Lehtonen ym. (2021) esittävät vähämultaisten ja multavien savimaiden sekä vähämultaisten karkeiden kivennäismaiden olevan mahdollisesti potentiaalisia kohteita hiilen varastoinnin lisäämiseen. Mikäli näillä maatyypeillä saataisiin kerrytettyä lisää hiiltä 220 kg/ha/vuosi muodostuisi 0,19 Mt /CO₂ ekv lisäys vuosittaiseen hiilinieluun. Hiilivaraston karttumisen lisäksi positiivisia vaikutuksia voitaisiin orgaanisen aineksen lisäyksen myötä saada myös maan rakenteeseen sekä sen tuottokykyyn. Turvemaapeltojen ja -metsien kohdalla tulisi pyrkiä hidastamaan turpeen hiilivaraston purkautumista muuttamalla viljely- ja metsänkasvatuskäytäntöjä (Lehtonen ym. 2021).

Orgaanisen hiilen kokonaismäärän kasvattamisen lisäksi olisikin hyvä pyrkiä lisäämään hitaasti hajoavan stabiiliin hiilen määrää maaperässä. Orgaaninen aines on hyvin heterogeenistä eikä sen hajoamis- tai stabiiloitumismekanismeja tunneta hyvin. Hitaasti hajoavaa hiiltä muodostuu useilla eri prosesseilla peltomaassa kuolleista sienistä (Yang ym. 2022) mutta myös kasviperäisestä karikkeesta, muista mikrobeista ja eliöistä sekä mikrobien hajotustoiminnan tuotteista, joista osa sitoutuu kivennäismaan mineraalien ja murujen pinnoille (mineraaleihin-sidottu orgaaninen aines (engl. lyhenne MAOM)). Viimeaikaisten tutkimustulosten perusteella kasvien juurilla ja rihmastollisilla sienillä on keskeinen rooli boreaalisen metsämaan stabiiliin orgaanisen hiilen muodostumisessa (Adamczyk ym. 2019a), joka on linjassa tutkimustulosten kanssa, joiden perusteella 50–70% boreaalisen metsämaan hiilestä on peräisin juurista ja niiden yhteydessä/läheisyydessä elävistä sienistä (Clemmensen ym. 2013). Tutkimustuloksien mukaan metsämaassa kuolleen sienirihmaston stabiloinnissa keskeisessä roolissa on sienten soluseinien kitiini-polysakkaridi sekä kasvien tuottamat polyfenoliset tanniinit (Adamczyk ym. 2019b).

4.1. Maaperän hiilivarastojen muutoksien määrittäminen

Maan orgaanisen aineen mittaukseen on käytössä useita erilaisia menetelmiä. Näitä eri menetelmillä saatuja tuloksia on usein vaikea verrata keskenään. Suomessa maan orgaanisen aineen pitoisuutta määritetään viljavuustutkimuksessa aistinvaraisesti maan multavuutena. Määrittämisen tarkkuus antaa vain viitettä multavuudesta, eikä sovellu esimerkiksi hiilivaraston koon arviointiin tai seurantaan. Lisäksi orgaanisen aineksen mittaamiseen voidaan käyttää hehkutushäviötä (loss on ignition, LOI), jossa maanäyte poltetaan. Tieteellisissä tutkimuksissa sekä peltojen että metsien hiilimäärä ilmoitetaan usein maan orgaanisen hiilen pitoisuutena (engl. soil organic carbon, SOC), joka määritetään kuivapolton (Leco-analysaattori) avulla. Orgaanisen aineksen määrä saadaan kertomalla orgaanisen hiilen pitoisuus kertoimella 1,724 (Van Bemmelen kerroin, Heikkinen ym. 2021). Lähi-infrapunaspektroskopia (engl. Near infrared spectroscopy, NIRS) on nopea ja kustannustehokas menetelmä maan orgaanisen aineen pitoisuuden määrittämiseen, mutta menetelmä on epäsuora ja sen tarkkuus siten riippuvainen kalibroinnin onnistumisesta. Kalibrointi vaatii taustalle suoriin havaintoihin (esim. LOI tai Leco) pohjautuvan havaintokirjaston, jonka laatu ja kattavuus määrittelevät rajat menetelmän sovellettavuudelle.

Peltojen ja metsien hiilipitoisuuden seuranta on haastavaa niiden suuren sisäisen vaihtelun sekä muutoksen hitauden vuoksi. Esimerkiksi yhdessä pellossa on vaihtelua sen eri osien välillä, mutta lisäksi myös syvyysuunnassa. Merkittävin mahdollisen muutoksen havaitsemista vaikeuttava tekijä on maan valmiiksi suuri hiilivarasto verrattuna mahdolliseen lyhyessä ajassa tapahtuvaan muutokseen, jolloin näyttemäärä kasvaa suureksi riittävän tarkan tuloksen saamiseksi. Mäkipää ym. (2008) arvioivat että 10 näytteen analysoinnilla olisi mahdollista havaita > 860 g C/m² muutos tietyn metsikön hiilivarastoissa, kun taas analysoimalla 30 näytettä olisi mahdollista todeta hiilimäärän muutoksia, jotka suurempia kuin 540 g

C/m². Esimerkiksi maataloilla iso näytemäärä ei ole usein toteuttamiskelpoinen, minkä vuoksi näytteenotto kannattaa paikoittaa tiettyihin kohtiin peltoa esim. GPS:n avulla. Tällöin näyte otetaan aina samoista paikoista ja samoista syvyyksistä (esim. kyntökerros 0–25 cm). Koska muutokset varastohiilessä tapahtuvat hitaasti voi pelloille soveltua mittaussväli olla esimerkiksi 5 vuotta.

Maanäytteet eivät ole homogeenisia, vaan rakentuvat muruista ja agregateista, joissa esim. hiilen hajoamisnopeus vaihtelee. Hiilen kierron ja varastoinnin kannalta on siis keskeistä missä muodossa/mihin sitoutuneena hiili maaperässä on. Maa aineksen karakterisointiin käytetään yleisesti fraktiointia, jossa maan mururakenteen rikkomisen jälkeen aines voidaan erotella tiheyden, magneettisten ominaisuuksien tai/ja koon perusteella (von Lützow ym. 2007). Fraktiointi voidaan suorittaa myös kemiallisesti, jolloin tutkitaan hiilen esiintymiseen liukoisuudeltaan eroavissa jakeissa (von Lützow ym. 2007). Käyttämällä fraktiointia yhdessä seulonnan kanssa voidaan pyrkiä erottelamaan partikkelimainen orgaaninen aines (engl. lyhenne POM) mineraaleihin-sidotusta orgaanisesta aineksesta (engl. lyhenne MAOM), jota pidetään keskeisenä pitkäikäisen hiilen varastomuotona (Lavallee ym. 2020, Angst ym. 2021). Sekä makroagregaatit (> 200–250 µm) että mikroagregaatit (~20–250 µm) sisältävät sekä MAOM että POM yhdisteitä kun taas pienien mikroagregaatien (~20–53 µm) sekä savi- ja siltti-agregaatien kuuluvat MAOM-luokkaan (Lavallee ym. 2020). Fraktioinnin ja seulonnan jälkeen näytteiden hiili ja typpi voidaan todentaa menetelmällisesti kuten edelläkin (esim. LOI tai Leco).

Hiilivarastojen ja hiilinielun muutoksia arvioidaan myös käyttämällä laskennallisia menetelmiä, joiden avulla on mahdollista esimerkiksi arvioida hiilen varastoitumista tai häviämistä niin metsikössä, maakunnassa kuin vaikka koko maan tasolla. Peltoviljelyssä sadon, biomassan ja hiilensidonnan seuranta varten kehitetään hiilensidonnan todentamisjärjestelmää, jonka tuottamaa dataa voi seurata lähes reaaliajassa Pelto-observatorio alustalla (<https://www.fieldobservatory.org/fi/home-suomi/>). On kuitenkin huomioitava, että mallintamiseen liittyy epävarmuuksia ja puutteita, joita pyritään poistamaan lisätiedon kerääntyessä, jota hankitaan edelleen myös esim. kuivapoltolla sekä pyörrekovarianssilla (kaasujenvaihto) että kammiomenetelmällä (kaasupäästöt).

5. DSE-sienten uusi innovatiivinen hyödyntäminen

DSE-sienten käyttöön kasvien tuoton ja terveyden lisäämisessä sekä hiilensidonnassa on kaupallista kiinnostusta, joka rajoittaa testeissä käytettyjen sienilajien tarkkojen kuvausten julkaisemista. Esimerkiksi vielä vertaisarvioimattomassa artikkelissa (Buss ym. 2021), jossa mukana yritysyritysyhteistyötä, ei testatuista endofyyttisienilajeista kerrota kuin taksonominen kaari. On oletettavaa, että käsikirjoituksessa testattavien sienten joukkoon on kuulunut DSE-sieniä, mutta ovatko juuri ne kaksi, jotka käsikirjoituksen mukaan nostivat orgaanisen hiilen määrää (yhteensä seitsemästätoista testatusta lajista) juuri DSE-sieniä, jää arvailujen varaan.

Lisäksi DSE-sienten vaikutuksia isäntäkasveille selvittäneiden tutkimustulosten sovellettavuus Suomalaisille viljelymaille on hyvin haastavaa. Tutkimukset on useissa tapauksissa toteutettu kontrolloiduissa laboratorio-olosuhteissa. Tuotantopelloilla ja kasvihuoneissa kasvien kasvuun vaikuttaa huomattavasti erilaiset abioottiset ja bioottiset tekijät. Myös luontainen sienikanta on pelto-oloissa merkittävä, jolloin on mahdollista, että luontaisesti esiintyvät sienet menestyvät kilpailutilanteessa ympäytyjä paremmin. Tutkimusta todellisissa viljelyolosuhteissa tarvittaisiin huomattavasti, jotta arvioita DSE-sienten vaikutuksista Suomalaisissa tuotanto-olosuhteissa voitaisiin tehdä.

Epävarmuustekijöitä on tällä hetkellä varsin runsaasti liittyen DSE sienien käyttöpotentiaaliin nimenomaan hiilensidonnassa: 1) tieteellisiä julkaisuja, joissa pelto- tai metsämailla olisi todennettu tiettyjen DSE-sientien nostavan maaperän orgaanista hiiltä ei ole, 2) mikrokosmos/ruukkukokeet, joissa DSE-sienillä on havaittu positiivisia vaikutuksia kasvatusalustan orgaanisen hiilen määrään, eivät ole selvittäneet mikä on ilmiön syynä. On arveltu, että kyse on sienibiomassan suuremmasta määrästä mikroagregateissa, mutta tätä ei ole näytetty toteen. 3) terveysvaikutukset kasveille ja positiiviset vaikutukset maaperän mururakenteelle ja/tai hiilen määrälle muruissa ovat spesifisiä sienikanta- ja kasvukombinaatiolle. Lisäksi tutkimuksia, joissa DSE-sientien vaikutuksia olisi arvioitu meillä yleisesti kasvatettaville ja hiilensidonnan tehostamisen kannalta hyväksi vaihtoehdoiksi arvioiduille nurmikasveille kuten ruokonadalle tai puna-apilalle (Leino ym. 2023), ei ole julkaistu.

Yleisesti Suomessa maaperämme hiilivarastot ovat suhteellisen korkealla yleistasolla, jolloin pienet orgaanisen hiilen tasojen muutoksia on haasteellista todentaa. Lisäksi muutokset maaperän hiilimäärissä tapahtuvat hitaasti. Endofyyttisten isäntäkasvin tulisi siis olla monivuotinen, ja toivottavaa olisi, että kasviin lisätyt DSE-sienet eivät korvautuisi nopeasti jo maaperässä luontaisesti esiintyvällä lajistolla. Mikäli sienilajien kirjo on vähämultaisissa savimaissa/karkeissa kivennäismaissa esim. multavaa kivennäismaata matalammalla tasolla, voisi sienilajiston monipuolistamisella pyrkiä nostamaan hiilivarastoja. Peltoniemi ym. (2023) osoittivatkin, että metsäperäisten sivuvirrat vaikuttivat hyvin eri tavoin savi- ja multavassa maassa; ja sienien määrä nousi käsittelyjen jälkeen selvästi enemmän savipitoisessa maassa. On kuitenkin huomioitava, että maanmuokkauksella ja viljelykierrolla on maalajia suurempi vaikutus sieniyhteisöjen rakenteeseen ja sienien määrään (Velmala ym. 2023, julkaisematon). Sienirihmaston määrä vaikuttaa positiivisesti stabiiliin hiilen muodostumiseen metsämaassa kun kasvien polyfenoliset yhdisteet reagoivat sienisolujen kitiinin kanssa (Adamczyk ym. 2019a, 2019b). DSE-sienten osalta tulisi selvittää miten ne vaikuttavat esim. lyhytjuurien hajoamisprosessiin ja onko sienisolujen mikroskelorotiolla positiivisia vaikutuksia hitaasti hajoavan hiilen muodostumiseen.

Eniten tieteellistä näyttöä on DSE-sienten kyvystä lisätä isäntäkasvien stressinsietokykyä. Kesäaikojen kuivuusjaksojen on ennustettu pidentyvän myös Suomessa (Venäläinen ym. 2020), jolloin maatalous- ja metsäkasvien on siedettävä korkeampaa abioottista stressiä. DSE-sientien käyttökelpoisuudesta viljely- ja/tai metsäkasvien stressinsietokyvyn parantamisesta tarvitaan tutkimusta, joka tulisi toteuttaa suomalaisissa tuotanto-olosuhteissa. Tätä tulee edeltää soveltuvien sienikantojen tunnistaminen. Kuivuudelle alttiille paikoilla taimien selviytyminen saattaa olla kynnyskysymys tulevaisuudessa. Tällöin myös kuivuutta paremmin sietävät kasvit sitovat myös enemmän hiiltä.

6. Lähteet

- Adamczyk, B., Sietiö, O.-M., Straková, P. ym. 2019a. Plant roots increase both decomposition and stable organic matter formation in boreal forest soil. *Nature Communications* 3982.
- Adamczyk, B., Sietiö, O.-M., Biasi, C., Heinonsalo, J., 2019b. Interaction between tannins and fungal necromass stabilizes fungal residues in boreal forest soils. *New Phytologist* 223:16–21.
- Ahlich-Schlegel, K., 1997. Vorkommen und Charakterisierung von dunklen, septierten Hyphomyceten (DSH) in Gehölzwurzeln. Ph.D. thesis, Department of Forest Sciences, Forest Pathology and Dendrology, Swiss Federal Institute of Technology, Zürich, Switzerland.
- Albrechtsen, B., Witzell, J., 2012. Disentangling functions of fungal endophytes in forest trees. In: Paz Silva, A., Sol, M. (Eds.), *F Andrade-Linares, D., Grosch, R., Restrepo, S., Krumbein, A., Franken, P. 2011. Effects of dark septate endophytes on tomato plant performance. Mycorrhiza*, 21, s. 413–422.
- Angst, K.E., Mueller, K.G.J., Nierop, K.G., Simpson, M.J. 2021. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 156, 108189.
- Barresi O., Lavado R., Chiochio, V. 2022. Can dark septate endophytic fungi (DSE) mobilize selectively inorganic soil phosphorus thereby promoting sorghum growth? A preliminary study. *Revista Argentina de Microbiologia*, 54, 220–223.
- Buss, W., Sharma, R., Ferguson, S., Borevitz, J. 2021. Soil organic carbon fractionation and metagenomics pipeline to link carbon content and stability with microbial composition – First results investigating fungal endophytes. *bioRxiv* 2021.12.19.473394. Vertaisarvioimaton.
- Clemmensen, K.E., Bahr, A., Ovaskainen, O. ym. 2016. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* 339, 1615–1618.
- Crowther, T.W., Todd-Brown, K.E., Rowe, C.W. ym. 2016. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature* 540, 104–108.
- Fanin, N., Clemmensen, K.E., Lindahl, B.D., Farrell, M., Nilsson, M.-C., Gundale, M.J., Kardol, P. and Wardle, D.A. 2022. Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytol*, 236, 684–697. <https://doi.org/10.1111/nph.18353>
- Gao, Y., Bi Y., Ma, S., Zhang, Y., Guo, Y., Zhou, Y., Xu, S., Christie, P. 2022. Yields of buckwheat and alfalfa in an intercropping system inoculated with dark septate endophytes in a coal mining subsidence dryland area. *Agronomy*, 12, 2860.
- Grünig, C.R., McDonald, B.A., Sieber, T.N., Rogers, S.O., Holdenrieder, O. 2004. Evidence for subdivision of the root-endophyte *Phialocephala fortinii* into cryptic species and recombination within species. *Fungal Genetics and Biology*, 41, 676–687.
- Grünig, C.R., Queloz, V., Duò, A., Sieber, T.N. 2009. Phylogeny of *Phaeomollisia piceae* gen. sp. nov.: a dark, septate, conifer-needle endophyte and its relationships to *Phialocephala* and *Acephala*. *Mycol Res.*, 113, 207–221.
- Grünig, C.R., Sieber, T.N. 2005. Molecular and phenotypic description of the widespread root symbiont *Acephala appianata* gen. et sp. nov., formerly known as dark-septate endophyte Type 1. *Mycologia*, 97, 628–640.
- Grünig, C.R., Sieber, T.N., Rogers, S.O., Holdenrieder, O. 2002. Spatial distribution of dark septate endophytes in a confined forest plot. *Mycological Research*, 106, 832–840.

- Grünig, C.R., Queloz, V., Sieber, T.N., Holdenrieder, O., 2008. Dark septate endophytes (DSE) of the *Phialocephala fortinii* s.l. – *Acephala applanata* species complex in tree roots: classification, population biology and ecology. *Botany*, 86, 1355–1369.
- Heikkinen, J., Keskinen, R., Regina, K., Honkanen, H., Nuutinen, V. 2020. Estimation of carbon stocks in boreal cropland soils - methodological considerations. *European Journal of Soil Science*, 72, 934–945.
- Heikkinen, J., Ketoja, E., Seppänen, L. ym. 2021. Chemical composition controls the decomposition of organic amendments and influences the microbial community structure in agricultural soils. *Carbon Management* 12 (4):359–376.
- Heinonsalo, J. (Toimittaja), Heimsch, L., Helenius, J. ym. 2020. Hiiliopas: Katsaus maaperän hiileen ja hiiliviljelyn perusteisiin. 1 toim, Carbon Action & Baltic Sea Action Group, Kaarina.
- Hyder, R., Pennanen, T., Hamberg, L., Vainio, E.J., Piri, T., Hantula, J. 2013. Two viruses of *Heterobasidion* confer beneficial, cryptic or detrimental effects to their hosts in different situations. *Fungal Ecology*, 6, 387–396
- Johnston, P.R., Quijada, L., Smith, C.A. ym. 2019. A multigene phylogeny toward a new phylogenetic classification of Leotiomyces. *IMA Fungus* 10, 1–22.
- Jumpponen, A., Mattson, K., Trappe, J. 1998. Mycorrhizal functioning of *Phialocephala fortinii* with *Pinus contorta* on glacier forefront soil: interactions with soil nitrogen and organic matter. *Mycorrhiza*, 7, 261–265.
- Jumpponen, A., Trappe, J.M. 1998. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic rootcolonizing fungi. *New Phytologist*, 140, 295–310.
- Kiheri, H., Velmala, S., Pennanen, T. ym. 2020. Fungal colonization patterns and enzymatic activities of peatland ericaceous plants following long-term nutrient addition. *Soil Biol. Biochem.*, 147, 107833.
- Kluting, K., Clemmensen, K., Jonaitis, S., Vasaitis, R., Holmström, S., Finlay, R., Rosling, A., 2019. Distribution patterns of fungal taxa and inferred functional traits reflect the non-uniform vertical stratification of soil microhabitats in a coastal pine forest. *FEMS Microbiol. Ecol.* 95, fiz149.
- Kyaschenko, J., Ovaskainen, O., Ekblad, A., Hagenbo, A., Karlton, E., Clemmensen, K., Lindahl, B.D. 2019. Soil fertility in boreal forest relates to root-driven nitrogen retention and carbon sequestration in the mor layer. *New Phytologist*, 221, 1492.
- Lavallee, J.M., Soong, J.L., Cotrufo, M.F. 2020. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Glob Chang Biol.* 26, 261–273.
- Landolt, M., Stroheker, S., Queloz, V., Gall, A., Sieber, T.N. 2020. Does water availability influence the abundance of species of the *Phialocephala fortinii* s.l. – *Acephala applanata* complex (PAC) in roots of pubescent oak (*Quercus pubescens*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*)? *Fungal Ecology*, 44, 1754–5048.
- Lehtonen, A., Aro, L., Haakana, M. ym. 2021. Maankäyttösektorin ilmastotoimenpiteet: Arvio päästövähennysmahdollisuuksista. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 7. Luonnonvarakeskus. Helsinki.
- Leino, M., Huuskonen, A., Jansik, C. ym. 2023. Synteesi suomalaisen nautakarjatalouden kestävyystä: Synteesiraportti. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 7. Luonnonvarakeskus. Helsinki.
- Li M., Hou L., Liu J., Yang J., Zuo Y., Zhao, L. ja He, X. 2021. Growth-promoting effects of dark septate endophytes on the non-mycorrhizal plant *Isatis indigotica* under different water conditions. *Symbiosis*, 85, 291–303.
- Li X., Liu Y., Ye Q., Xu M. ja He X. 2022. Application of desert DSEs to nonhost plants: potential to promote growth and alleviate drought stress of wheat seedlings. *Agriculture*, 12, 1539.
- Lindroos, A.J., Mäkipää, R., Merilä, P. 2022. Soil carbon stock changes over 21 years in intensively monitored boreal forest stands in Finland. *Ecological Indicators*, 144, 109551.
- Mandyam, K., Fox, C., Jumpponen, A. 2012. Septate endophyte colonization and host responses of grasses and forbs native to a tallgrass prairie. *Mycorrhiza*, 22, 109–119.
- Mandyam, K., Jumpponen, A. 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*, 53, 173–189.
- Menkis, A., Allmer, J., Vasiliauskas, R. ym. 2004. Ecology and molecular characterization of dark septate fungi from roots, living stems, coarse and fine woody debris. *Mycol. Res.*, 108, 965–973.
- Mugerwa, T., McGee, P. 2017. Potential effect of melanised endophytic fungi on levels of organic carbon within an Alfisol. *Soil Research*, 55, s. 245–252.
- Mäkipää, R., Häkkinen, M., Muukkonen, P., Peltoniemi, M. 2008. The costs of monitoring changes in forest soil carbon stocks. *Boreal Environmental Research*, 13, 120–130.
- Ndinga-Muniania C., Mueller R., Kuske C. ja Porras-Alfaro A. 2021. Seasonal variation and potential roles of dark septate fungi in an arid grassland. *Mycologia*, 113:6, 1181–1198.
- Newsham K. 1999. *Phialophora graminicola*, a dark septate fungus, is a beneficial associate of the grass *Vulpia ciliate* ssp. *ambigua*. *New Phytologist*, 144, 517–524.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J. ym. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333, 988–993.
- Peltoniemi, M., Mäkipää, R., Liski, J., Tamminen, P. 2004. Changes in soil carbon with stand age – an evaluation of a modelling method with empirical data *Glob. Change Biol.*, 10, 2078–2209.
- Peltoniemi, K., Velmala, S., Fritze, H. ym. 2023. Impacts of coniferous bark-derived organic soil amendments on microbial communities in arable soil – a microcosm study. *FEMS Microbiology Ecology*, 99, 10.1093/femsec/fiad012.
- Queloz, V., Duo, A., Grünig, C.R. 2008. Isolation and characterization of microsatellite markers for the tree-root endophytes *Phialocephala subalpina* and *Phialocephala fortinii* s.s. *Molecular Ecology Resources*, 8, 1322–1325.
- Queloz, V., Duo, A., Sieber, T.N., Grünig, C.R. 2010. Microsatellite size homoplasies and null alleles do not affect species diagnosis and population genetic analysis in a fungal species complex. *Molecular Ecology Resources*, 10, 348–367.
- Queloz, V., Grünig, C.R., Sieber, T.N., Holdenrieder, O. 2005. Monitoring the spatial and temporal dynamics of a community of the tree-root endophyte *Phialocephala fortinii* s.l. *New Phytologist*, 168, 651–660.
- Queloz, V., Sieber, T.N., Holdenrieder, O., McDonald, B.A., Grünig, C.R. 2011. No biogeographical pattern for a root-associated fungal species complex. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 160–169.
- Rasa, K., Pennanen, T., Peltoniemi, K. ym. 2021. Pulp and paper mill sludges decrease soil eErodibility. *Journal of Environmental Quality*, 50, 172–184.
- Ruotsalainen, A.L., Markkola, A., Kozlov, M.V. 2007. Root fungal colonisation in *Deschampsia flexuosa*: effects of pollution and neighbouring trees. *Environmental Pollution*, 147, 723–728.

- Saikku, L., Ahonen, S., Auvinen, K. ym. 2022. Maakuntien rooli ja vaikuttavat ilmastotoimet hiilineutraalin Suomen saavuttamiseksi. Suomen ympäristökeskuksen raportteja 11.
- Schlegel, M., Münsterkötter, M., Güldener, U. ym. 2016. Globally distributed root endophyte *Phialocephala subalpina* links pathogenic and saprophytic lifestyles. BMC Genomics, 17, 1015.
- Sieber, T.N., Grünig, C.R. 2006. Biodiversity of Fungal Root-Endophyte Communities and Populations, in Particular of the Dark Septate Endophyte *Phialocephala fortinii* s. l. Teoksessa: Schulz, B.J.E., Boyle, C.J.C., Sieber, T.N. (eds) Microbial Root Endophytes. Soil Biology, vol 9. Springer, Berlin, Heidelberg, s. 107–111.
- Sietö, O.M., Tuomivirta, T., Santalahti, M. ym. 2018. Ericoid plant species and *Pinus sylvestris* shape fungal communities in their roots and surrounding soil. New Phytol., 218, 738–751.
- Stenström, E., Ndobe, E., Jonsson, M. ym. 2014. Root-associated fungi of healthy-looking *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings in Swedish forest nurseries. Scandinavian Journal of Forest Research, 29, 12–21.
- Stroheker, S., Dubach, V., Sieber, T.N. 2018b. Competitiveness of endophytic *Phialocephala fortinii* s.l. - *Acephala applanata* strains in Norway spruce roots. Fungal Biol., 122, 345–352.
- Stroheker, S., Dubach, V., Queloz, V., Sieber, T.N. 2018a. Resilience of *Phialocephala fortinii* s.l.- *Acephala applanata* communities—Effects of disturbance and strain introduction. Fungal Ecol., 2018, 31, 9–28.
- Stroheker, S., Queloz, V., Sieber T.N. 2016. Spatial and temporal dynamics in the *Phialocephala fortinii* s.l. – *Acephala applanata* species complex (PAC). Plant Soil, 407, 231–241.
- Suomen Lajittietokeskus 2023. Lajiluettelo 2022. – Suomen Lajittietokeskus, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsingin yliopisto, Helsinki.
- Surono, S., Narisawa, K. 2017. The dark septate endophytic fungus *Phialocephala fortinii* is a potential decomposer of soil organic compounds and a promoter of *Asparagus officinalis* growth. Fungal Ecology, 28, 1–10.
- Sutela, S., Pennanen, T., Terhonen, E. 2024. Root endofyte profiles of Scots pine and spruce share. Käsikirjoitus.
- Tejesvi, M.V., Sauvola, T., Pirttilä, A.M, Ruotsalainen, A.L. 2013. Neighboring *Deschampsia flexuosa* and *Trientalis europaea* harbor contrasting root fungal endophytic communities. Mycorrhiza, 23, 1–10.
- Tellenbach, C., Sieber, T.N. 2012. Do colonization by dark septate endophytes and elevated temperature affect pathogenicity of oomycetes? FEMS Microbiology Ecology, 82, 157–168.
- Tellenbach, C., Sumarah, M.W., Grünig, C.R., Miller, DJ. 2013. Inhibition of *Phytophthora* species by secondary metabolites produced by the dark septate endophyte *Phialocephala europaea*. Fungal Ecology, 6, 12–18.
- Terhonen, E. 2008. Juurten endofyyttisienten vaikutus hybridihaavan versojen juurtumiseen in vitro. Pro gradu, Helsingin yliopisto, Soveltavan Biologian laitos.
- Terhonen, E., Keriö, S., Sun, H., Asiegbu, F.O. 2014. Endophytic fungi of Norway spruce roots in boreal pristine mire, drained peatland and mineral soil and their inhibitory effect on *Heterobasidion parviporum* in vitro. Fungal Ecology, 9, 17–26.
- Terhonen, E., Sipari, N., Asiegbu, F.O. 2016. Inhibition of phytopathogens by fungal root endophytes of Norway spruce. Biological Control, 99, 53–63.
- Tienaho, J., Karonen, M., Muilu-Mäkelä, R. ym. 2019. Metabolic profiling of water-soluble compounds from the extracts of dark septate endophytic fungi (DSE) isolated from Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings using UPLC–Orbitrap–MS. Molecules, 24, 2330.
- Upton, R., Read, D., Newsham, K. 2009. Nitrogen form influences the response of *Deschampsia antarctica* to dark septate root endophytes. Mycorrhiza, 20, 1–11.
- Usuki, F., Narisawa, K. 2007. A mutualistic symbiosis between a dark septate endophytic fungus, *Heteroconium chaetospora*, and a nonmycorrhizal plant, Chinese cabbage. Mycologia, 99, 175–184.
- Velmala, S. ym. 2023. Biodiversity of the microbial community related to climate, cropping system, land use and soil properties in agricultural fields in Finland. Käsikirjoitus.
- Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M. ym. 2020. Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: a literature review. Glob Chang Biol, 26, 4178–4196.
- Vergara, C., Araujo, K., Urquiaga, S. ym. 2017. Dark septate endophytic fungi help tomato to acquire nutrients from ground plant material. Frontiers in Microbiology, 8, 2437.
- Vergara, C., Araujo, K., Alves, L. ym. 2018. Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants. Brazilian Journal of Microbiology, 49, 67–78.
- von Lützwow, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K. ym. 2007. SOM fractionation methods: Relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. Soil Biology and Biochemistry, 39, 2183–2207.
- Wang, K., Wen, Z., Asiegbu, F.O. 2022. The dark septate endophyte *Phialocephala sphaeroides* suppresses conifer pathogen transcripts and promotes root growth of Norway spruce, Tree Physiology, 42, 12627–2639.
- Wilson, B.J., Addy, H.D., Tsuneda, A. ym. 2004. *Phialocephala sphaeroides* sp. nov., a new species among the dark septate endophytes from a boreal wetland in Canada. Canadian Journal of Botany, 82, 607–617.
- Wen, Z., Terhonen, E., Asiegbu, F.O. 2022. The dark septate endophyte *Phialocephala sphaeroides* confers growth fitness benefits and mitigates pathogenic effects of *Heterobasidion* on Norway spruce, Tree Physiology, 42, 891–906.
- Yang, Y., Xie, H., Mao, X.Z. ym. 2022. Fungi determine increased soil organic carbon more than bacteria through their necromass inputs in conservation tillage croplands. Soil Biology and Biochemistry, 167, 108587.