

Mykorrhitsat ja niiden vaikutus metsään. Kirjallisuuskatsaus

Olavi Laiho

ABSTRACT: THE SIGNIFICANCE OF MYCORRHIZAE TO FOREST: A REVIEW

Laiho, O. 1990. Mykorrhitsat ja niiden vaikutus metsään. Kirjallisuuskatsaus. Abstract: The significance of mycorrhizae to forest: A review. *Silva Fennica* 24(1): 47-56.

Endomykorritsa on kasvukunnassa selvästi yleisin, mutta havupuilla vallitsee ekto-mykorritsa. Puista mänty on riippuvaisin mykorritsoista. Mykorritsasienien välityksellä puu saa vettä ja ravinteita paljon tehokkaammin kuin omalla juuristollaan. Vastavuoroisesti sieni saa puulta hiilihydraatteja, kasvattaa rihmastoja ja muodostaa itiöemiä. Mykorritsasieniä lienee tuhansia, mutta vain vähäinen osa tunnetaan. Mykorritsojen fysiologian tuntemus on erityisen puutteellinen. Tutkimuksen etenemistä hidastaa, että symbionttien eristämistä ja ympäristöä koskevat tulokset jäävät kaupallisesti arvokkaina julkaisematta. Ilmansaastealueiden sairast metsät ovat uusi haaste mykorritsatutkimukselle. Niissä on vähän mykorritsasieniä, infektiot ovat heikkoja ja juurissa rakennehäiriöitä. Koska hyvä mykorritsajuuristo on terveen metsän ehdoton edellytys, mykorritsatutkimusta on kiireellisesti tehostettava.

While the most common type of mycorrhizae are endomycorrhizae, ectomycorrhizae dominate in the case of coniferous trees. Pine, in particular, has a strong association with mycorrhizae. Mycorrhizae enable trees to take up water and nutrients much more efficiently than the roots themselves. The fungus, in return, obtains carbohydrates and is able to grow and fruit. Mycorrhizal fungi are probably numbered in their thousands but so far few are known. Knowledge about their physiology, in particular, is lacking and studies dealing with their isolation and inoculation, which may be commercially valuable, remain unpublished. A new challenge for mycorrhiza research is the effects of air pollution. Forests suffering from excessive air pollution have few mycorrhizal fungi, infection is weak and the number of root deformations high. As good mycorrhizae are important to tree health, there is a particular need to intensify mycorrhiza research.

Keywords: ectomycorrhiza, mycorrhizae, acid rain, nitrogen, forest decline. ODC 181.351

Author's address: The Finnish Forest Research Institute, Parkano Research Station, SF-39700 Parkano, Finland.

Accepted November 30, 1989

1. Infektiotavat, esiintyminen, sienilajit

Sienijuuri eli mykorritsa on juuriston ohuimpien haarojen ja sienirihmojen muodostama elin. Rihmasto ei normaaleissa olosuhteissa vahingoita juurta. Tässä suhteessa mykorritsasienet eroavat tauteja aiheuttavista juuripa-

rasiiteista. Sienijuurilla on myös luonteomainen rakenteensa.

Mykorritsanmuodostus voi tapahtua usealla tavalla. Ektoinfektiossa sienirihmasto kasvaa lyhytjuuren pinnalle ja ympäröi sen tup-

pimaisella vaipalla. Vaippa on yhteydessä maahan yksittäisten sienirihmojen, hyyfkimppujen tai rihmastojänteiden välityksellä. Toisaalta vaipasta kasvaa juuren kuorikeroksen soluväleihin runsaasti sienirihmoja. Mikroskooppileikkeissä kuorisolujen välinen rihmasto näkyy ns. Hartigin verkkona. Ektoinfektio esiintyy tyypillisenä 1–5 mm:n pituisissa lyhytjuurissa, mutta heikommin kehittyneenä myös monissa pitkäjuurissa (Richards 1987).

Sieniosapuoli on ektomykorrittsassa hyvin edustettuna. Vaipan paksuus on jopa kymmeniä hyyfikerroksia. Monesti vaippa on tiivistä valetyppä ja rihmaston osuus mykorrittsan painosta voi ylittää 30 %.

Endoinfektioille on ominaista sen rajoittuminen juuren kuorisolujen sisälle. Juuren ulkopuolista rihmastoja ei yleensä näy. Rihmaston määrä soluissa voi olla hyvinkin suuri, mutta tällöinkään infektiota ei aiheuta mainittavia morfologisia muutoksia juuressa. Siksi endomykorrittsa ei ole helposti tunnistettavissa infektoitumattomasta juuresta.

Edellisten välimuotona tunnetaan ektomykorrittsa, jolle on luonteenomaista sienirihmaston kasvaminen juuren kuorisolujen välissä epätäydellisenä Hartigin verkkona ja toisaalta kuorisolujen sisällä. Vaippa on ohut tai puuttuu kokonaan.

Varsinaisten mykorritsojen ohella esiintyy ns. pseudomykorritsoja. Ne ovat lievästi patogeenisten sienilajien infektoimia lyhytjuuria. Normaalisti nämä sienilajit elävät ritsosfäärissä, mutta infektoivat juuria varsinaisten mykorrittsasienilajien puuttuessa ja puiden kärsiessä fysiologisesta stressistä.

Ektomykorrittsaa esiintyy vain kolmella prosentilla kasvilajeja. Metsässä se on kuitenkin tärkein mykorrittsaryhmä, sillä se on havu- ja lehtipuidemme lähes yksinomainen infektiomuoto. Huomionarvoista on, että mänty on puusuvuista kaikkein riippuvaisin mykorritsoista.

Kasvikunnassa kokonaisuudessaan endomykorrittsa on täysin vallitseva. Puistamme endomykorrittsaa tavataan mm. vaahteralla ja

lehmuksella. Eräillä pajuilla, lepällä ja katajalla voi esiintyä molempia mykorrittsamuotoja. Metsässä endomykorrittsan tekee huomionarvoiseksi sen esiintyminen puiden kanssa ravinteista kilpailevilla varvuilla, ruohoilla ja heinillä.

Ektomykorrittsa on kokonaisuutena ottaen harvinainen, mutta metsätaloudessa merkityksellinen. Se on nimittäin hyvin yleinen männyn taimitarhaimilla ja vaikuttaa siten tärkeällä tavalla metsänviljelyn tuloksiin (Mikola 1965). Metsässäkin ektomykorrittsa on viime aikoina yleistynyt. Perinteisesti sitä on tavattu kituvissa taimissa, mutta nyttemmin myös enenevässä määrin ilman saastealueiden kitumetsissä (Meyer 1988).

Ektomykorrittsan muodostajista useimmat ovat kantasieniä. Symbiontteja on ainakin niiden 25 heimossa (Richards 1987). Tärkeitä sukuja ovat mm. *Cortinarius*, *Amanita*, *Tricholoma*, *Boletus*, *Suillus*, *Russula*, *Lactarius*, *Rhizopogon*, *Sceroderma*, *Pisolithus*, *Thelephora*, *Laccaria*, *Rozites*, *Paxillus*, *Hebeloma* jne. Näin metsän keskeiset lakkisienet ja samalla monet ruokasienet ovat puiden tärkeitä mykorrittsasieniä.

Kotelosienistä seitsemän heimoa sisältää ektomykorrittsan muodostajia. Tärkeimmät lajit ovat *Cenococcum geophilum* ja *Wilcoxina micolae*.

Tutkimuksen edetessä sienisymbiontteja löytyy koko ajan lisää. Kokonaisuutena saatetaan meilläkin olla yli tuhat, sillä itiöemiä muodostamattomat lajit ovat lähes kokonaan tutkimatta.

Endomykorrittsan muodostajia on edellisiin nähden vähän. Ruohojen ja heinien symbiontteina tunnetaan vain neljä toisilleen läheistä leväsienisukua (*Agaulospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Sclerocystis*). *Ericaceae*-heimolla symbiontteja on vain yksi, kotelosieni *Pezizella*. Kämmekkäkasvien endomykorrittsan muodostajat ovat kantasieniä kuten useimmat ektomykorrittsan muodostajatkin, lajit vain ovat toiset. *Rhizoctonian* ohella näitä lajeja ovat mm. tunnetut patogeenit *Armillaria* ja *Fomes*.

2. Aineenvaihto, kasvu

Mykorrittsarakenne mahdollistaa tehokkaan aineenvaihdon osapuolten välillä. Puusta siirtyy mm. sokereita sienirihmaston. Kysymys on verrattain suurista määristä. Yksistään jo sienisato voi olla suuri, mutta sen lisäksi tulee maanalainen rihmasto, joka kasvunsa ohella tarvitsee elintoimintojensa ylläpitämiseen runsaasti sokereita.

Ektomykorrittsan muodostajille on ominaista, että ne eivät pysty käyttämään metsämaan komplekseja hiiliyhdisteitä kuten selluloosaa ja ligniiniä, vain sokereita ja niiden lyhytketjuisia johdannaisia. Niitä on metsämaassa niukasti ja siksi mykorrittsasienten itiöemiä kasvaa vain metsässä mykorrittsayhteydessä puihin. Täysin puuttomalla paljaak-sihakkuualalla kasvaa vain saprofyttisieniä.

Etelä-Suomessa hakkuuaukot ovat kuitenkin pieniä ja niille nousee nopeasti vesakkoa ja luonnontaimia. Niiden varassa kasvaa jonkin verran itiöemiä (Laiho 1970). Paljon kangashumuksen hyyfistöä kuitenkin tuhoutuu, mm. kirkkaankeltainen *Piloderma*, joka palaa entiselleen vasta vuosikymmenten päästä metsän sulkeuduttua. Tuntematonta toistaiseksi on, missä määrin mykorrittsasienet adaptoituvat vähäisessä määrin käyttämään vaikeasti hajaantuvia hiiliyhdisteitä ja säilyvät kiturihmaston.

Pohjois-Suomessa tilanne poikkeaa Etelä-Suomesta. Hakkuuaukot ovat suuria ja pitkään taimettomia. Hyyfistön iloinen värikirjavyys häviää kokonaan ja tummassa humuksessa on jäljellä mykorrittsasieniä laji tai pari (*Cenococcum*, *Thelephora*; Väre 1988). Tällöin istutustaimien mahdollisuudet saada hyvä paikallinen infektiota ovat hävinneet.

Sokereiden ohella sienirihmasto saa puulta mm. aminohappoja, vitamiineja ja hormoneja. Hyvin ravittuna se on tehokas ottamaan maasta vastavaroisesti vettä ja ravinteita. Ravinteiden siirtyminen mykorrittsan välityksellä puuhun on osoitettu isotooppitekniikalla jo vuosikymmenet sitten (Melin ja Nilsson 1950). Erityisen tehokas mykorrittsajuuristo on ottamaan fosforia. Kysymys siitä, missä määrin mykorrittsasienet pystyvät hyödyntämään liukenemattomassa muodossa olevia fosfaatteja on toistaiseksi avoin. Huomionar-

voista on, että ainakin eräillä mykorrittsasienillä on happamissa maissa runsaana esiintyvien fytaattien hydrolyysiin tarvittavat entsyymit.

Tyypin mykorrittsasienet ottavat ammoniakkinä, nitraattina ja aminohappoina. Kyky ottaa eri aminohappoja on tärkeää, sillä näin puut saavat tyyppä jo ennen sen lopullista mineralisaatiota. Varmuutta siitä, ottavatko mykorrittsasienet osaa valkuaisaineiden hajotukseen ei ole, mutta ainakin joidenkin mykorrittsasienien osalta näin ilmeisesti on laita.

Mykorrittsasienien omakin työntarve on syyskesällä suuri, sillä itiöemät sitovat itseensä runsaasti tyyppä. Tällä seikalla on ilmeistä merkitystä puiden talvehtimisen kannalta, sillä syksyinen matala tyyppitaso edistää versojen puutumista. Talven aikana itiöemät ja paljon rihmastoja tuhoutuu ja niiden sisältämä tyyppi tulee keväällä otolliseen aikaan puiden käyttöön.

Kalium ja kalsiumin otossa ei ole todettu samanlaisia eroja kuin fosforin osalta. Selvänä tendenssinä kuitenkin on mykorrittsajuuriston paremmuus, joskin on mahdollista, että osa eroista johtuu tehokkaasta fosforin otosta.

Veden ja ravinteiden ohella puut saavat sienipartneriltaan mm. auksiinia, sytokiniinia, gibberelliinia ja kasvua sääteleviä vitamiineja. Näillä on monenlaisia vaikutuksia juuristoon ja koko puuhun. Kaikkien tekijöiden yhteisvaikutusta on luontevaa tarkastella puiden kasvun avulla.

Mykorrittsanmuodostus muuttaa juuriston mahdollisuuksia ottaa ravinteita monessa suhteessa. Muutos on niin totaalinen, että koko aktiivinen ohutjuuristo menettää suoran kosketuksen maahiukkasiin. Menetyksen kompensoi vaippa ja siitä lähtevät hyyfit. Hyyfistö tavoittaa aivan eri tehokkuudella ravinnelähteet kuin havupuiden karkea juuristo. Onhan ravinnonottojuurien läpimitta 200–300 µm, mutta sienirihmojen vain sadasosa siitä. Lisäksi mykorrittsasienten välityksellä puut kykenevät kilpailemaan ravinteista pieneliöstön kanssa tasavertaisesti ja ehkä hyvän energiahuoltonsa ansiosta ovat vahvempikin osapuoli.

Viljeltäessä havupuita alueella, jolta havu-

metsät puuttuvat on toistuvasti koettu pahoja takaiskuja. Taimet ovat muutama vuosi istutuksesta tuhoutuneet. Tällaisia kokemuksia on mm. ruohoaroilta, vuoristojen subalpiinisista vyöhykkeistä ynnä vanhoista pelto- maista (Marks ja Kozlowski 1973). Tilanne on korjautunut sillä, että taimitarhaan on levitetty metsähumusta ja saatu mykorritsanmuodostus käyntiin. Usein taimikehitys on sen jälkeen ollut ennätysmäisen hyvä.

Amerikassa on selvitetty mykorritsarympäyksen vaikutuksia mm. ongelma-alueilla. Kokeiltavana on lähinnä ollut kaksi sienilajia, *Pisolithus tinctorius* ja *Thelephora terrestris*. Edellinen on kuumuutta kestävä ja happamuutta sietävä laji. Se on antanut hyviä tuloksia vaikeasti metsitettävillä happamien hiilikaivosjätteiden muodostamilla alueilla, mutta jälkimmäisen vaikutus on jäänyt vähäiseksi (Marx ja Artman 1979).

Suomessa tehdyissä ympäyskokeissa taimikehitystä on voitu seurata vain kaksi kasvukautta. Viimeistään silloin ovat taimien alkuperäiset infektioterot hävinneet. Meillä ei ole laajoja metsättömiä aloja, vaan vuosittainen itiösade tavoittaa kaikki kasvupaikat ja koetaimet infektoituvat. Selvin kasvureaktio

on ollut pellolle ja MT-kuloalalle istutetulla ektendomännillä (Laiho 1967). Kyseisillä kasvupaikoilla alkuperäinen mykorritsarakenne myös säilyi hyvin. Kanerva- ja puolukkatyyppin hakkuuaukoissa se ei säilynyt eikä verson painokaan ollut mykorritsattomina istutettuja vertailutaimia suurempi. Myöskin Mikolan (1967) tutkimukset viittaavat siihen, että *Wilcoxina* on lähinnä viljavien kasvupaikkojen symbiontti. Pulkkosienellä tehdyt tutkimukset (Laiho 1970) puolestaan antavat aiheen pitää sitä kasvupaikkajakaumaltaan laaja-alaisena ja hyvydeltään keskinkertaisena symbionttina, joka uudistusaloilla on luonnostaankin yleinen ja siten elinkelpoinen istutustaimissa.

Tähänastisissa ympäyskokeissa on saatu toistuvasti esille mykorritsamuodostuksen positiivinen vaikutus taimien kehitykseen. Yksioikoinen kuva ei kuitenkaan ole. Sienilajien kesken on suuria eroja tehokkuudessa, samaten vaihtelu saman lajin eri kantojen välillä on huomattava. Lisäksi tulos riippuu käytetystä kasvualustasta. Symbiontien suuren lukumäärän huomioonottaen testaustyö on vasta aivan alussa.

3. Tunnistaminen ja luokittelu

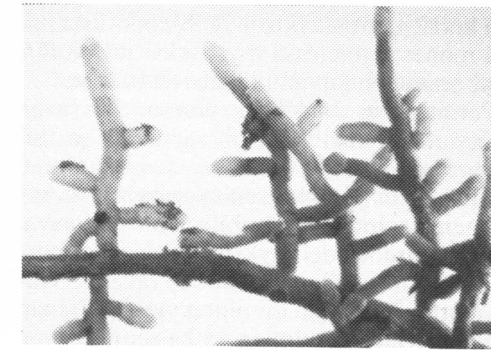
Lyhytjuurten luokittelun tarkoituksena on muodostaa fysiologisilta ominaisuuksiltaan yhtenäisiä luokkia, joita käyttäen eri kasvupaikkoja, käsittelyjä yms. voidaan verrata. Fysiologisten tunnusten vaikean määrittämisen vuoksi on lähdetty liikkeelle morfologiselta pohjalta. Melin (1927) jakoi varsinaiset mykorritsat neljään luokkaan. Paljon yksityiskohtaisempiakin luokituksia on kehitetty (Dominik 1959). Meillä on käytetty sekajärjestelmää, jossa lajilleen tunnistettavat mykorritsat on luokitettu sienilajin mukaan ja muut sen mukaisesti ovatko ne olleet hyvännäköisiä (vaaleita, sileitä, paksuvaippaisia, runsaasti haaroituneita; kuva 1) tai "huonoja" (ohuita, nuikkavaippaisia, rypistyneitä, tummia ja vanhahtavia; kuva 2).

Puutteistaan huolimatta mainituilla luokituksilla on oma käyttöarvonsa, mutta tavoitteena on jo pitkään ollut, että mykorritsat tu-

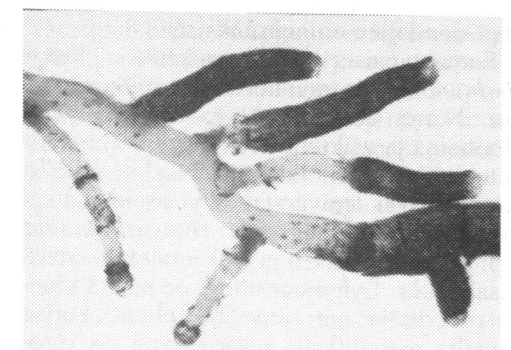
lee luokitella sienilajin mukaan (Trappe 1967, Zak 1973). Vain sienilajit ja niiden fysiologia tuntemalla voidaan mykorritsailmiön tarjoamat suuret mahdollisuudet metsänkasvatuksessa täysimääräisesti hyödyntää

Lajilleen tunnistamisessa ei olla edetty pitkälle. Juuriaineistoa mikroskopoidessa löytää keskenään samanlaisia mykorritsoja runsaastikin, mutta sienilaji jää useimmiten avoimeksi. Jos se ei muodosta itiömiä, mahdollisuudet nimeämiseen ovat olemattomat ja vaikka muodostaisikin, mykorritsaa ei silti voida varmuudella jäljittää tiettyyn itiömään. Liikkeelle pitää lähteä eristämällä puhtasviljelmiksi lajilleen tunnettuja sienilajeja ja syntetoimalla mykorritsoja.

Sienilajilleen kuvattuja mykorritsoja onkin jo satoja. Aseptiset mykorritsat eivät kuitenkaan aina ole luonnossa esiintyvien näköisiä ja vain osa kuvatuista mykorritsoista on niin



Kuva 1. Kuusen nuoria hyviä mykorritsoja. Samanlainen sileä vaippa peittää kaikkialla sekä lyhyt- että pitkäjuuria. Sienilaji tuntematon. Suur. x 10.
Fig. 1. Young good mycorrhizae of spruce. Similar smooth mantle covers all over both short and long roots. Fungal symbiont unknown. Magnific. x 10.



Kuva 2. Tummavaippaisia männyn *Hydnum*-mykorritsoja ja pseudomykorritsoja, jotka osittain vailla juuren kuorikerrosta ja korkkia. Suur. x 20.
Fig. 2. Dark *Hydnum mycorrhizae* and pseudomycorrhizae of pine, partially decorticated and without cork layer. Magnific. x 20.

luonteenomaisia, että ne voidaan kenttätyössä tunnistaa. Näin tunnistamismahdollisuus rajoittuu parhaimmillaankin muutama kymmeniin lajeihin. Meillä on lajilleen tunnistettu lähinnä pallomainen C-mykorritsa (tattilajit), hiilenmusta *Cenococcum*-mykorritsa, kirkkaankeltainen *Piloderma*-mykorritsa, ruskea *Paxillus*-mykorritsa ynnä *Hydnum*- ja *Wilcoxina*-mykorritsat. Hyvät mahdollisuudet on tunnistaa myöskin monia seitikkimycorritsoja (Hintikka 1974), *Thelephora*, *Laccaria* jne.

Luokittelun täydentäminen mikroskooppileikkein osoittaa, että meillä metsässä miltei kaikissa lyhytjuurissa on mykorritsarakenne (Mikola ja Laiho 1962), mutta vaihtelu on suurta. Toisissa on paksu yhtenäinen vaippa, toisissa vaippaa vain paikoittain, kaikissa ei ollenkaan. Toisinaan kärkiosassa on vaippa, keskellä vain Hartigin verkkoa ja tyvellä juuren kuoren tilalla korkkikerros. Monesti kärkiosassa on eri sienilaji kuin tyvellä, voipa sienilajeja olla useampiakin samassa mykorritsassa. Stressitilanteissa, esim. kuivuuskautena, lyhytjuuria kuolee joukoittain ja monista jää eloon vain keskuslieriö ynnä kasvupisteen lähiympäristö.

Eritynen ongelma on pseudomykorritsojen tunnistaminen. Jos niissä ei saa olla edes vanhaa mykorritsarakenneä, määrä jää yleensä muutama prosenttiin. Jos taas katsotaan vaipattomat ja huonokuntoiset lyhytjuuret pseudomykorritsoiksi, silloin niiden määrä monesti ylittää 50 %. Näkemyserojen

vuoksi eri tutkimusaineistojen mykorritsaisuuserot eivät aina ole todellisia.

Esimerkkinä vaikeuksista päätellä rakenteen perusteella fysiologista toimintaa on ektendomykorritsa. Björkman (1942) tapasi sitä harvinaisena karujen mäntykankaiden kitutaimissa ja päätteli taimien kunnan johtuvan symbioottisen tasapainon horjumisesta sienien hyväksi. Sittenkin samanlaisesta ektendomykorritsan todettiin vallitsevan Suomen taimitarhojen mäntytaimissa. Näistä ektendomykorritsoista voitiin eristää yksi ja sama sienilaji (Mikola 1965). Sama sienilaji oli eristettävissä myös ulkomaisilta taimitarhoilta (Laiho 1965). Tasapainon järkkymisteorian kannalta tilanne taimitarhoilla ei näin ollen ollut valoisa. Toisaalta ei ollut näkyvissä merkkejä taimien kitumisesta. Eräissä taimikasvatuskokeissa (Laiho 1965) em. mykorritsoista eristetyt E-kannat keskimäärin kaksinkertaistivat verson painon ympäysajan ollessa kaksi kuukautta.

Nämä E-kannat, jotka nyt on määritetty kotelosieneksi *Wilcoxina micolae* (Mikola 1988), muodostavat mykorritsoja myös mm. lehtikuusen, kuusen, jalokuusen, hemlokin ja koivun kanssa. Männällä ja lehtikuusella mykorritsat ovat ektendorakenteisia, muilla mainituilla puolajeilla ektomykorritsoja. *Wilcoxina*-mykorritsan vaikutus taimien kasvuun ei ole riippunut mykorritsa-infektion luonteesta. Sienellä tehtyjen puhtasviljelmäkokeiden tulokset eivät myöskään ole poikenneet pelkkää ektomykorritsaa muodosta-

vien sienilajien ominaisuuksista.

Samantapaisia tulkintavaikeuksia liittyy *Hydnum* -lajien muodostamiin mykorritsoihin. Nämä sienilajit kasvavat voimakkaana klooneina ja vaikuttavat suuresti moniin kasvutekijöihin (Hintikka ja Näykki 1967). Klooneit ovat teräväräjäisiä ja usein muuttaman neliömetrin suuruisia. Huovasto kasvaa läpi humuskerroksen ja tunkeutuu kivennäismaahankin. Lyhytjuuritiheys on näissä klooneissa erittäin suuri, jopa 500 kpl/cm³, kun se samalla metodikalla määritettynä on kloonein ulkopuolella vain suuruusluokkaa 50 kpl/cm³.

Hydnumin infektoimat lyhytjuuret ovat rakenteeltaan poikkeuksellisia: usein pitkähköjä, kärkiosastaan mustan vaipan peittämiä ja tyviosastaan vailla sekä juuren kuorikerrosta

4. Mykorritsat eri kasvupaikoilla

Mykorritsojen muodostumisedellytyksenä on liukoisten sokeryhdisteiden kertyminen juuriin (Richards 1987). Metsämaassa tämä ehto toteutuu meillä aina, sillä mykorritsoja on kaikilla kasvupaikoilla. Erojakin silti on. Karukkokankailla männyn mykorritsat ovat mitausten mukaan ohutvaippaisempia ja heikommin kehittyneitä kuin keskihyvillä mailla (Laiho ym. 1987). Puiden heikohkon elinvoiman lisäksi syynä saattaa olla juurten ajoittainen kuivuminen ohuessa humuskerroksessa.

Lehdoissa ja parhailla lehtomaisilla mailla humuskerros on multamainen, ja siinä on runsas maaeläimistö. Värikirjavia paksuvaippaisia mykorritsoja ei ole, vain ohuehkoja, niukkavaippaisia ja sileitä.

Mykorritsojen optimikehitys kulminoituu keskihyvillä mailla. Mykorritsasienien huovastoja on niiden kangashumuksessa silminnähten runsaasti. Samalla mykorritsat ovat monivärisiä, paksuvaippaisia ja ritsomorfillisia.

Enin osa lyhytjuurista on humuskerroksessa ja parissa sentissä pintakivennäismaata (Mikola ja Laiho 1962). Edellytykset mykorritsanmuodostukselle ovat parhaat humuskerroksen pinnalla, jossa mykorritsat ovat myös nuorimpia. Vuosien myötä pintajuuret hautautuvat humukseen ja pääosa lyhytjuurista

että korkkikerrosta (kuva 2). Mahdollista on, että monessa mielessä mystiseksi jäänyt DA-mykorritsa on kuvattu tällaisista juurista.

Perinteisesti tiedetään juurten kasvavan sinne, missä ravinteita on saatavilla ja toimintaedellytykset olemassa. Juurenkärkien runsaus *Hydnum* -klooneissa samoin kuin aktiivinen ravinteiden mobilisaatio viittaavat hyviin toimintaedellytyksiin. Toisaalta juurten inhimillisesti katsoen huono rakenne viittaa juurten heikkoon toimintakykyyn. Tämän ja vastaavien ongelmien ratkaisemiseen on vain yksi keino. Sienet on eristettävä puhdasviljelmiksi ja tutkittava niiden muodostamia mykorritsoja. Lisäksi tulisi löytää menetelmiä mykorritsojen toimintakyvyn mittaamiseksi suoraan luonnossa.

kuolee. Jotkut kuitenkin jatkavat kasvua, haarautuvat ja niiden kärkiin muodostuu uutta mykorritsarakennetta. Syvemmillä maassa mykorritsat ovat tummia, parkkiaineiden kyllästämiä ja rakenteeltaan huonoja tai pseudomykorritsoja.

Metsikön varttuessa mykorritsalajisto monipuolistuu. Hakkuuaukeilla vallitsee muutama mykorritsasieni. Samoin on laita metsityvillä turvesuon pohjilla. Näitä pioneirilajeja ovat mm. pulkkosieni, karvasilokka ja lohisieni. Metsikön varttuessa ne korvautuvat metsän monilukuisilla aidoilla symbionteilla.

Samantapainen kehitys on nähtävissä taimitarhataimilla. Mykorritsarakenne on taimitarhoilla yksinkertainen. Varhemmin ektendomykorritsaa oli keskimäärin puolet kokonaisuudesta (Mikola 1965) ja vieläkin kolmannes (Lehto 1989). Muutkin mykorritsat ovat keskenään varsin samanlaisia; ohutvaippaisia, sileitä, lievästi parkkiaineiden rusketamia. Lisäksi tapaa olla vähän *Cenococcum*- ja C -mykorritsoja.

Metsään istutettuna taimiin tulee uusia symbiontteja mykorritsojen jatkaessa kasvuaan ja kärkien infektoituessa paikallisilla lajeilla (Mikola 1965). Vaihtuminen tapahtuu 1–2 vuoden kuluessa istutuksesta ja näin taimilla on varsin nopeasti monikirjava mykor-

ritsajuuristo, joka vuosien myötä yhäkin monilajistuu.

Vaihtoehdon, että taimitarhalajisto metsässä ensi vuosina vaihtuu, ei tarvitse olla huono (Mikola 1988), mutta luultavimmin se ei ole paraskaan. Paras saattaa olla useiden hyväksi symbionteiksi testattujen, enimmillään

5. Lannoitus ja mykorritsat

Mykorritsanmuodostuksen edellytys, liukoisia sokereita juurissa, ei toteudu, jos maassa on runsaasti ravinteita, erityisesti typpeä ja fosforia (Marx ym. 1977). Runsastyyppisessä kasvualustassa jatkavat valmiit mykorritsatkin kasvuaan ilman infektiota (Slankis 1967). Imarin taimitarhalla tehdyissä kokeissa (Anttila ja Lähde 1977) ei paperikennomännysssä vielä toisen kasvukauden alkupuolella ollut mykorritsoja typpilannoituksen ollessa 900 kg/ha. Kolmannesta pienempi annostus mahdollisti vain ektendorakenteisen *Wilcoxina* -mykorritsan muodostumisen ja vasta alin kolmannes normaalin ektomykorritsan.

Taimitarhojemme nykyinen lannoitustaso on niin korkea, että se rajoittaa infektiota. Lisähaittana on muovihuoneissa käytettävä steriili kasvuturve, korkea suhteellinen kosteus ja ajoittainen kuumuus. Näiden seurauksena infektiot viivästyvät.

Metsässä jo taimien pääjuuren ensimmäisistä haaroista useimmat infektoituvat. Varhemmiten (Laiho ja Mikola 1964) toisen asteen juurihaarat infektoituvat taimitarhoilla täysikokoisiksi mykorritsoiksi ensimmäisen kasvukauden jälkipuoliskolla. Nyt infektiota tapahtuu pääosin toisena kasvukautena ja lähinnä kolmannen asteen haaroihin. Lyhytjuuria luokitusyksikkönä käyttäen infektioprosentti saattaa olla korkeakin (Lehto 1989), mutta määrältään infektiot ovat vähäisiä, sillä se rajoittuu pitkiksi kasvaneiden juurihaaro-

istutuspaikoilla elinkelpoisten lajien sekopulaatio. Tällaisten kehittäminen onkin eri puolilla meneillään. Valitettavasti kehittäminen on pääosin salaista, koska hyvän ympäristömaterialin testaamiseen ja teolliseen tuottamiseen liittyy taloudellisia intressejä.

jen kärkiin. Infektiosta antaisikin lukumäärää paremman kuvan esim. kitiinin määrittäminen.

Metsänlannoituksessa käytettävät typpimäärät (150–200 kg/ha) ovat murto-osa taimitarhoilla käytetyistä. Kerta-annos lisää runkopuun kasvua 10–15 m³/ha. Mykorritsatasolla lannoitusvaikutus näkyy vaipan ohemisenä ja Hartigin verkon mataloitumisena (Laiho ym. 1987), siis infektiot heikkenemisenä. Vastaavanlaisia tuloksia on saatu lukuisissa muissa kokeissa (Meyer 1984, Richards 1987). Se että on kysymys liiasta tyyppistä, on demonstroitu mm. sekoittamalla runsastyyppiseen kasvualustaan sahanpurua. Tällöin juuriston haaroittuminen lisääntyy ja mykorritsojen määrä kasvaa (Meyer 1985).

Mykorritsatilanteesta kertoo myös mykorritsasienien itiöemäntuotanto, sillä itiöemien ja vastaavien mykorritsojen lukumäärät ovat positiivisessa riippuvuussuhteessa (Laiho 1970, Jansen 1988). Mykorritsasienien sato on typpilannoituksen seurauksena pudonnut usein puoleen (Ritter ja Tölle 1978), karuilla mailla jopa kuudenteen osaan (Menge ja Grant 1978). Samantapaisia tuloksia on saatu myös Suomessa (Ohenoja 1978), tällöin kuitenkin niin, että eräät lajit kuten pulkkosieni ja kangasrousku ovat hyötäneet lannoituksesta. Eräissä muissakin lannoitusaineistoissa pulkkosieni on ollut yleinen (Laiho 1970) ja samaten se on yleinen käytännön lannoitusaloilla.

6. Ilmansaasteet ja mykorrhitsat

Oikeaoppisesta hoidosta huolimatta metsiemme kunto on viime vuosina heikentynyt. Keski-Euroopan metsien kunto on ollut huono jo pitkään ja Itä-Euroopassa on laajoja metsäalueita tuhoutunut kokonaan. Syykin on siellä selvä, ilmansaasteet. Epätietoisuutta on vain yksityiskohdista ja vastaavasti puhutaan hapansade-, otsoni-, ammonium- ja monistressihypoteeseista.

Saasteiden vaivaamien metsien juuristokuva on yhtenäinen: kituvilla puilla on huono juuristo. Mykorrhitsat ovat ohutvaippaisia tai vaipattomia, niissä on runsaasti tanniinia ja solunsisäistä infektiota, usein ektendorakene. Niiden lukumäärä on myös suhteellisen vähäinen ja juuriston haaroittuminen niukkaa. Kuolleita juuria esiintyy runsaasti ja haurassa pitkäjuurissa on lyhytjuurten ohella johtosolukossa onteloita ym. deformaatioita (Meyer 1984, 1988).

Sadeveden happamuus happamoittaa aikaa myöten myös maata. Se ei kuitenkaan estä mykorrhitsanmuodostusta, monet mykorrhitsasienet sietävät hyvinkin hapanta kasvualustaa. Ongelmaksi muodostuu pH:n aletessa liukoiseksi muuttuva alumiini ja rauta. Saasteiden mukana tulee muitakin raskasmetalleja. Ne ovat juuristomyrkyjä ja vahingoittavat ravinnonottojuuristoa monin tavoin. Sen seurauksena ilmenee puutetta ravinteista, etenkin magnesiumista, joka muutenkin happamuuden vaikutuksesta liukenee juurten ulottuvilta (Persson 1988).

pH:n laskua voidaan torjua kalkituksella. Toistaiseksi ei ole tietoa, tervehdyttääkö se happamoituneen maan. Sen sijaan tiedetään, että happamoitumattoman suomalaisen metsämaan kalkitseminen johtaa 3–10 %:n kasvunalenemaan männillä ja kuusella (Derome ym. 1986). Yhden pH-yksikön nousu ei Lehdon (1984) tutkimissa kalkituissa männiköissä muuttanut mykorrhitsojen määrää. Sen sijaan *Cenococcum* -mykorrhitsa lisääntyi ja samaten lisääntyivät muutkin ulkoista rihmas-toa muodostavat mykorrhitsat. Tutkimuksessa ei voitu selvittää, oliko kalkittujen koalojen

kasvun vähennyksen taustalla muutos mykorrhitsakoostumuksessa vai jokin muu syy.

Oulun keskustassa metsämaassa on rikkiä huomattavasti enemmän kuin ympäristössä (Markkola ja Ohtonen 1988). pH-arvossa se ei kuitenkaan näy. Sen sijaan terveitä mykorrhitsoja ympäristön metsissä oli selvästi keskustaa enemmän. Viimemainitussa puolestaan oli runsaasti *Cenococcum* -mykorrhitsaa. Aitoa kangashumuksen mykorrhitsasientä keltaista *Pilodermaa* oli keskustan metsissä selvästi vähemmän kuin ympäristössä, samaten tattien ja seitikkien itiöemiä. Tulokset viittaavat siihen, että muutosten aiheuttajana on tyyppi, jota keskustan metsämaassa onkin paljon ympäristöä enemmän.

Myös Keski-Euroopan sairaisissa metsissä kasvaa niukasti mykorrhitsasieniä ja niiden määrä on vuosi vuodelta vähentynyt (Winterhof ja Grieglsteiner 1984). Erot sairaiden ja terveiden metsiköiden välillä (Schlechte 1984) ovat tässä suhteessa samanlaiset kuin tyyppilannoitettujen ruutujen ja kontrolliruutujen kesken.

Saasteista kärsiessään puut menettävät neulasia. Se pienentää yhteytystä ja energiavirta juuriin vähenee. Vanhoja juuria kuolee, uusia muodostuu niukasti ja ne ovat runsastyyppisessä maassa lähinnä infektoitumattomia pitkäjuuria, jotka etenkin tiiviissä maassa kärsivät hapen puutteesta ja vaurioituvat. Mykorrhitsasuojan heikkeneminen ja eri tavoin vaurioitunut juuristo helpottavat patogeenien iskeytymistä. Saasteiden heikentämissä metsissä on yleistynyt mm. mesisieni (Meyer 1988).

Pinnallinen heikentynyt lyhytjuuristo tekee metsikön normaalia aremmaksi kuivumiselle. Edelleen mykorrhitsarakenteen heikkeneminen heikentää juuriston otetta maasta. Tätä vaikutusta vahvistaa versojuurisuhteen suureneminen. Yhdessä juuriston laoisuuden kanssa ne tekevät puut aroiksi myrskylle. Juurten heikentynyt toiminta merkitsee häiriöitä myös hormonituotannossa ja sen myötä monissa tärkeissä elintoiminnoissa.

7. Tutkimusta tehostettava

Mykorrhitsatutkimusta on tehty jo yli sata vuotta. Tänä aikana on saatu paljon tuloksia mm. mykorrhitsojen rakenteesta, muodostumisesta ja elintoiminnoista. Käytäntöön soveltamiskelpoisia tuloksia ei silti ole vielä kukaan paljon. Keskeisenä syynä niiden puuttamiseen on ollut mm. puhdasviljelmien vaikea eristäminen, sienilajien heikko tunnistettavuus ja taimiymppäyksen ongelmat. Testisienillä infektoituneita taimia ei ole ollut riittävässä määrin käytettävissä ja niin tiedot eri symbionttien hyvydestä ja soveltuvuudesta eri kasvupaikoille puuttavat.

Samat ongelmat ovat edelleen olemassa. Yhtäältä kyllä eristys-, kasvatus- ja ympäysmenetelmät ovat kehittyneet, mutta toisaalta kaupallisesti arvokkaita tuloksia ei julkaisteta. Eteenpäin tällä alalla ilmiselvästi kuitenkin mennään.

Ilmansaasteet muodostavat metsille erittäin vakavan ja mykorrhitsatutkimukselle aivan uuden haasteen. Taistelussa saasteita vastaan on kaikki keinot saatava käyttöön.

Kirjallisuus

- Anttila, T. & Lähde, E. 1977. Lannoituksen vaikutus paperikenoissa kasvatettujen männyn taimien kehitykseen taimitarhassa. Summary: Effect of fertilization on the development of containerized pine seedlings in a nursery. *Folia Forestalia* 314. 19 s.
- Björkman, E. 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. *Symb. Bot. Upsal.* 6(2).
- Derome, J., Kukkola, M. & Mälkönen, E. 1986. Forest liming on mineral soils. Results of Finnish experiments. National Swedish environmental protection board, report 3084. 107 s.
- Dominik, T. 1959. Synopsis of a new classification of the ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. *Mycopathologia et Mycologia Applicata* 11(4).
- Hintikka, V. 1974. Some types of mycorrhizae in the humus layer of conifer forest in Finland. *Karstenia* 14:9–11.
- & Näykki, O. 1967. Notes on the effect of the fungus *Hydnellum ferrugineum* (Fr.) Karst. on forest soil and vegetation. *Seloste: Tutkimuksia ruosteorakkaan, Hydnellum ferrugineum, vaikutuksesta metsämaaperään ja -kasvillisuuteen.* Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 62(2). 22 s.
- Jansen, A. E. 1988. Relation between mycorrhizas and fruitbodies and the influence of tree vitality in Douglas fir plantations in The Netherlands. Teoksessa: Jansen, A. E., Dighton, J. & Bresser, A. H. M. (toim.). *Ectomycorrhiza and Acid Rain. Proceedings of the Workshop on Ectomycorrhiza/Expert Meeting.* December 10–11, 1987. Berg en Dal, The Netherlands. s. 68–76.
- , Dighton, J. & Bresser, A. H. M. (toim.). 1988. *Ectomycorrhiza and acid rain. Proceedings of the Workshop on Ectomycorrhiza/Expert Meeting.* December 10–11, 1987, Berg en Dal, The Netherlands. Commission of the European Communities. *Air Pollution Research Report* 12. 196 s.
- Laiho, O. 1965. Further studies on the ectendotrophic mycorrhiza. *Acta Forestalia Fennica* 79(3). 35 s.
- 1967. Field experiments with ectendotrophic Scotch pine seedlings. *Pap., IUFRO, 14th Congress, Munich, Vol. 5.* s. 149–157.
- 1970. *Paxillus involutus* as a mycorrhizal symbiont of forest trees. *Acta Forestalia Fennica* 106. 73 s.
- & Mikola, P. 1964. Studies on the effect of some

- eradicants on mycorrhizal development in forest nurseries. *Seloste: Kasvinsuojeluaineiden vaikutus mykoritsain kehitykseen taimitarhassa. Acta Forestalia Fennica* 77(2). 33 s.
- , Sarjala, T., Hyvärinen, R. & Rautiainen, L. 1987. Lannoituksen vaikutus männikön mykoritsoihin. Summary: Effect of fertilization on mycorrhizae in pine stands. *Folia Forestalia* 699. 22 s.
- Lehto, T. 1984. Kalkituksen vaikutus männyn mykoritsoihin. Summary: The effect of liming on the mycorrhizae of Scots pine. *Folia Forestalia* 609. 20 s.
- 1989. Männyntaimien mykoritsat keskustaimitarhoilla. Summary: Mycorrhizal status of Scots pine nursery stock in Finland. *Folia Forestalia* 726. 15 s.
- Markkola, A. M. & Ohtonen, R. 1988. The effect of acid deposition on fungi in forest humus. Teoksessa: Jansen, A. E., Dighton, J. & Bresser, A. H. M. (toim.). *Ectomycorrhiza and Acid Rain. Proceedings of the Workshop on Ectomycorrhiza/Expert Meeting. December 10–11, 1987. Berg en Dal, The Netherlands.* s. 122–126.
- Marks, G. C. & Kozlowski, T. T. (toim.) 1973. *Ectomycorrhizae – their ecology and physiology.* Academic Press, New York-London.
- Marx, D. H., Hatch, A. B. & Mendicino, J. F. 1977. High soil fertility decreases sucrose content and susceptibility of loblolly pine roots to ectomycorrhizal infection by *Pisolithus tinctorius*. *Canadian Journal of Botany* 55:1569–1574.
- & Artman, J. D. 1979. *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae improve survival and growth of pine seedlings on acid coal spoils in Kentucky and Virginia. *Reclamation Review* 2:23–31.
- Melin, E. 1917. Studier över de norrländska myrmarker-nas vegetation med särskild hänsyn till deras skogsvegetation efter torrläggning. *Norrlands Handbibliotek VII.* Uppsala. 426 s.
- 1927. Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus. II. Mykorrhizans utbildning hos tallplantan i olika råhumusformer. *Medd. Stat. Skogsförsöksanst.* 23:433–494.
- & Nilsson, H. 1950. Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. *Physiologia Plantarum* 3:88–92.
- Menge, J. A. & Grand, L. F. 1978. Effect of fertilization on production of epigeous basidiocarps by mycorrhizal fungi in loblolly pine plantations. *Canadian Journal of Botany* 56:2357–2362.
- Meyer, F. H. 1984. Mykologische Beobachtungen zum Baumsterben. *Allgemeine Forstzeitung* 39:212–228.
- 1985. Einfluss des Stickstoff-Faktors auf den Mykorrhizabesatz von Fichtensämlingen im Humus einer Waldschadensfläche. *Allg. Forstzeitschr.* 40:208–219.
- 1988. Ectomycorrhiza and decline of trees. Teoksessa: Jansen, A. E., Dighton, J. & Bresser, A. H. M. (toim.). *Ectomycorrhiza and Acid Rain. Proceedings of the Workshop on Ectomycorrhiza/Expert Meeting. December 10–11, 1987. Berg en Dal, The Netherlands.* s. 9–31.
- Mikola, P. 1965. Studies on the ectotrophic mycorrhiza of pine. *Acta Forestalia Fennica* 79(2). 56 s.
- 1967. The effect of mycorrhizal inoculation on the growth and root respiration of Scotch pine seedlings. Pap., IUFRO, 14th Congress, Munich, Vol. 5. s. 100–111.
- 1988. Ectomycorrhiza of conifers. *Seloste: Havupuiden ekstendomykoritsa. Silva Fennica* 22(1):19–27.
- & Laiho, O. 1962. Mycorrhizal relations in the raw humus layer of northern spruce forests. *Communications Institutii Forestalis Fenniae* 55(18). 13 s.
- Ohenoja, E. 1978. Mushrooms and mushroom yields in fertilized forests. *Ann. Bot. Fennici* 15:38–46.
- Persson, H. 1988. Root growth and root damages in Swedish coniferous stands. Teoksessa: Jansen, A. E., Dighton, J. & Bresser, A. H. M. (toim.). *Ectomycorrhiza and Acid Rain. Proceedings of the Workshop on Ectomycorrhiza/Expert Meeting. December 10–11, 1987. Berg en Dal, The Netherlands.* s. 53–59.
- Richards, B. N. 1987. *The microbiology of terrestrial ecosystems.* Longman Scientific & Technical; John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Ritter, G. & Tölle, H. 1978. Stickstoffdüngung in Kiefernbeständen und ihre Wirkung auf Mykorrhizabildung und Fruktifikation der Symbiosepilze. *Beiträge für die Forstwirtschaft* 12(4): 162–166.
- Schlechte, G. 1984. Struktur und Biomassedynamik der Basidiomyceten–Flora in geschädigten Waldökosystemen am Beispiel eines Fichtenforstes im Hils. *Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme* 3:131–134.
- Slankis, V. 1967. Renewed growth of ectotrophic mycorrhizae as an indication of an unstable symbiotic relationship. Pap., IUFRO, 14th Congress, Munich, Vol. 5. s. 84–99.
- Trappe, J. M. 1967. Principles of classifying ectotrophic mycorrhizae for identification of fungal symbionts. Pap., IUFRO, 14th Congress, Munich, Vol. 5. s. 46–59.
- Väre, H. 1988. The mycorrhizal condition of weakened Scots pine saplings grown on ploughed sites in northern Finland. *Canadian Journal of Forest Research* 19:341–346.
- Winterhof, W. & Krieglsteiner, G. J. 1984. Gefährdete Pilze in Baden-Württemberg. *Beih. Veröff. Naturschutz Landespflege Bad.-Württ.* 40:1–120.
- Zak, B. 1973. Classification of ectomycorrhizae. Teoksessa: Marks, G. C. & Kozlowski, T. T. (toim.). *Ectomycorrhizae – their ecology and physiology.* Academic Press, New York – London. s. 43–78.

Total of 41 references