

## HERITABILITEETIN ARVIOIMINEN ERÄÄSSÄ MÄNNYN (*Pinus silvestris* L.) JÄLKELÄISKOKEESSA

CHRISTEL PALMBERG

### SUMMARY:

THE ESTIMATION OF HERITABILITY IN OPEN-POLLINATED PLUS TREE  
PROGENIES OF PINUS SILVESTRIS L.

Saapunut toimitukselle 26. 5. 1970

Oheisen tutkimuksen tarkoituksena on arvioida männyn (*Pinus silvestris* L.) periytyvyys ja geneettinen muuntelu. Tutkimuksen kohteena ovat olleet eräät laadun ja tuoton suhteen tärkeät morfologiset ominaisuudet. Tutkimus on tehty Maatalous-metsätieteellisen tiedekunnan metsänhoitotieteen laitoksen pro gradu työnä. Mittaukset suoritettiin Metsäntutkimuslaitoksen Vilppulan kokeilualueella Kaltilanmaan valtionpuistossa sijaitsevassa maisteri Max Hagmanin perustamassa jälkeläiskokeessa. Mittaustyössä sain apua Metsäntutkimuslaitokselta. Metsänhoitaja Saarnio ja metsäteknikko Pajamäki ovat auttaneet minua mittaustöiden suunnittelussa. Tietokonekäsittelystä huolehti FK Rantanen. Kokeen tulkinnessa olen saanut arvokkaita neuvoja vt. prof. P. M. A. Tiggerstedtiltä.

### JOHDANTO

Eliökunnassa ilmenevä monimuotoisuus johtuu eri ryhmien, lajien, rotujen ja yksilöiden geenipoolissa ilmenevistä eroista. Variaatiota lisää ympäristön vaikutus, joka perintötekijöiden asettamien rajojen puitteissa modifioi ominaisuuksia. Tietty perimä ei siis ole absoluuttinen suure, vaan genotyypin todellisen arvon määräävät ne fenotyypit, jotka se eri ulkoisissa oloissa herättää. Samoin myös tietyn ympäristön arvo johtuu siitä genotyypistä, jonka funktiona sitä kulloinkin arvostellaan. Jalostustyön primaarisena tehtävänä on määrittää perinnöllisten ominaisuuksien ja ympäristön väliset suhteet. Menestyksellinen jalostustoiminta vaatii geneettisesti vaihtelevan populaation ja tehokkaan menetelmän parhaiden yksilöiden valitsemiseksi.

Heritabiliteetti eli periytyvyys on merkittävimpiä populaation sisäistä muuntelua kuvaavia tunnuksia, etenkin kvantitatiivisissa ominaisuuksissa. Heritabili-

teetti ilmaisee perinnöllisen varianssin suhteen kokonaisvaihteluun ja kuvaa näin ollen geneettisen variaation arvoa. Periytyvyysosamäärä antaa viitteitä tietyn ominaisuuden jalostamisen suhteellisesta vaikeusasteesta. Tunnus on ainoastaan muodollinen, eikä sille puhtaasti geneettisessä tutkimuksessa anneta mainittavaa arvoa.

### KOEMATERIAALI

Kokeen maastotyöt suoritettiin elo- ja syyskuussa 1968. Koe on perustettu 28. 5.—7. 6. 1960 välisenä aikana, käyttäen 2 + 2 vuotisia avojuurisia männyn taimia. Taimien istutusväli on kaksi metriä. Jälkeläiskoe muodostuu männyn vapaapölytystaimista, joiden emopuina on käytetty pluspuita eri puolilta maata. Vertauksena on kokeessa lisäksi käytetty Itä-Hämeen metsänhoitolautakunnasta peräisin olevaa Keskusmetsäseura Tapion pystykeräyssiementä (taulukko 1). Kokeessa on neljä toistoa eli blokkia, jokainen toisto on jaettu 36. koeruu- tuun, jossa jokaisessa koeruidussa on 25 samaan jälkeläistöön kuuluvaa tainta. Tuloksia laskettaessa jätettiin laskuteknillisistä syistä kokeesta pois työnume- rolla 04 (tunnus 52—023) ja 36 (tunnus 49—036) kulkevat taimet, koska kumpaa- kaan taimierää ei esiintynyt kaikissa toistoissa. Koejärjestelmä käy ilmi ku- vasta 1.

Koe on perustettu kulotetulle lähinnä puolukkatyyppiä vastaavalle kangas- maalle. Suurena haittana on sekä toistojen välinen että sisäinen suuri kasvu- alustan heterogeenisuus, joka selvimmin kuvastuu saman jälkeläistön taimien suurissa pituuseroissa ja kuolleisuusprosenttien vaihtelevuudessa blokista toi- seen. Hirvet olivat muutamia vuosia aikaisemmin aiheuttaneet koealueella suh- teellisen suurta tuhoa. Taimet olivat kuitenkin toipuneet hyvin, joskin rangan- vaihdoksia esiintyi yleisesti. Ranganvaihdoksien lukumäärää lisäsi kolmisen vuotta aikaisemmin verrattain runsaana esiintynyt männynversoruoste (*Me- lampsora pinitorqua* (Rostr.)).

### MAASTOSSA SUORITETUT MITTAUKSET

Jokaisesta koeruidusta mitattiin kaikki normaalisti kehittyneet taimet. Monilatvaiset, pensasmaiset tai muuten epänormaalisti kehittyneet taimet hy- lättiin. Epänormaali taimien mittaustulokset olisivat olleet harhaan johtavia, ja useimmiten tunnusten mittaaminen näistä taimista oli käytännössä mahdo- tonta. Mitattaviksi valittiin eräät puun laadun ja tuoton kannalta tärkeät omi- naisuudet, joissa aikaisemmissa tutkimuksissa on todettu geneettistä varianssia. Mitatut ominaisuudet olivat seuraavat (kuva 2):

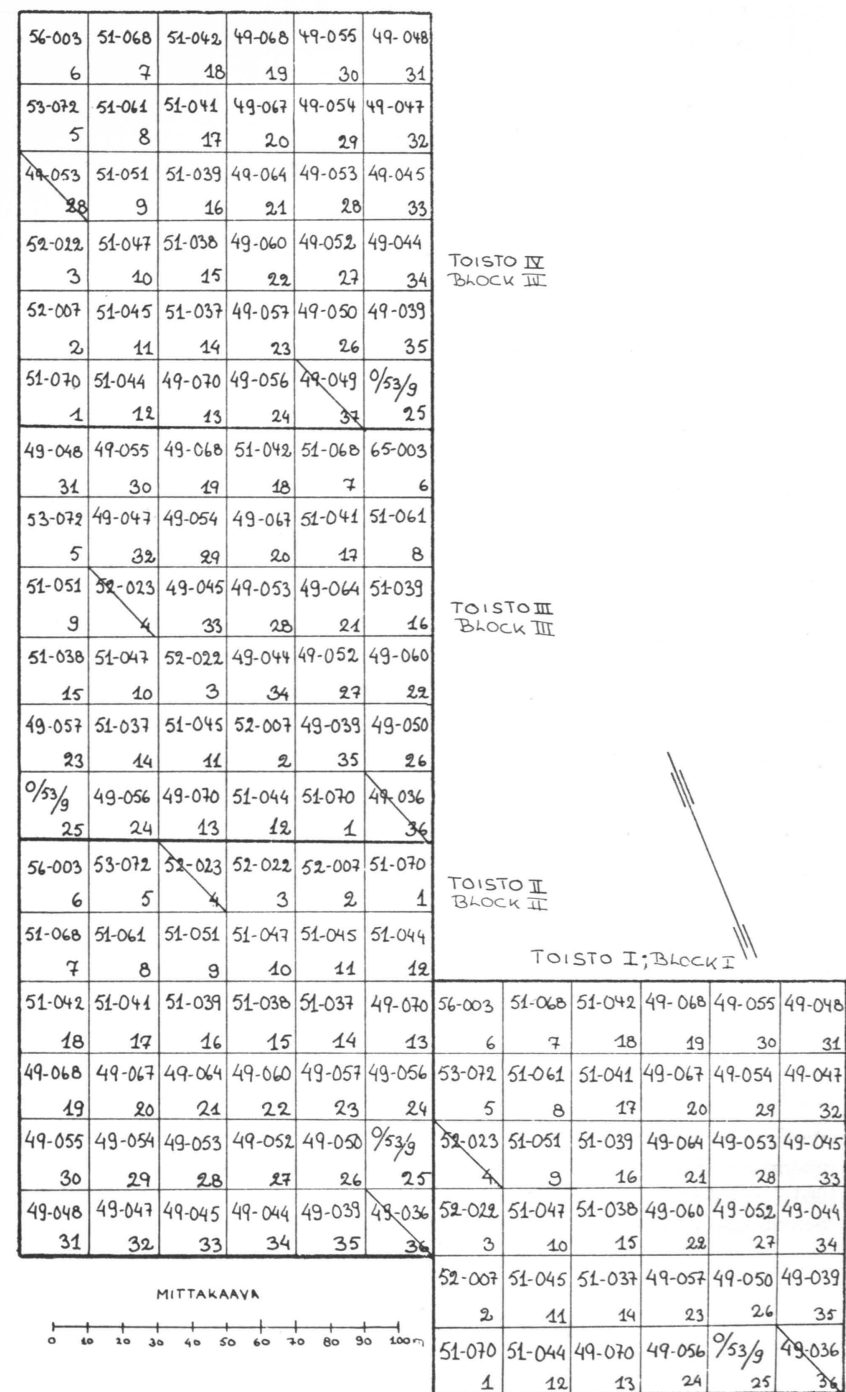
1. vuoden 1968 latvakasvain
2. taimen koko pituus
3. latvuksen pisimmän oksan projektio
4. oksien lukumäärä viimeisessä oksakiehkurassa

5. rungon läpimitta vuoden 1966 ja 1965 oksakiehkuroiden puolivälistä
6. rungon läpimitta vuoden 1965 ja 1964 oksakiehkuroiden puolivälistä
7. paksuin oksa vuoden 1965 oksakiehkurassa (ylhäältä lukien 4. oksakiehkurassa)
8. paksuin oksa vuoden 1964 oksakiehkurassa (ylhäältä lukien 5. oksakiehkurassa)
9. paksuimman oksan oksakulma vuoden 1968 oksakiehkurassa
10. paksuimman oksan oksakulma vuoden 1967 oksakiehkurassa.

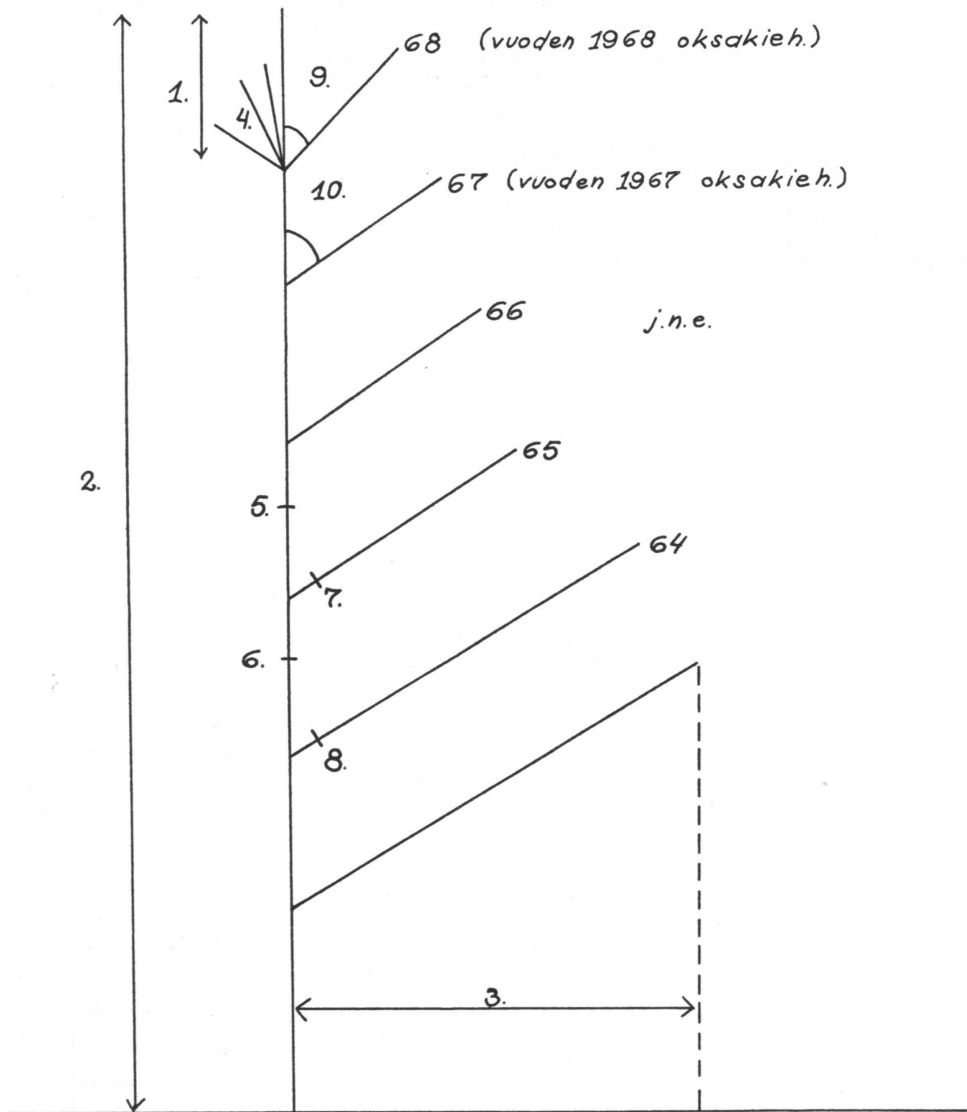
Taulukko 1.  
Table 1.

Työnumero Working number	Siemenen tunnus Code of the seed	Siemenen alkuperä Origin of the seed
01	R1-S1-070	K 627, Sulkava
02	R1-52-007	E 225, Orivesi
03	R1-52-022	E 59, Lammi
(04	R1-52-023	E 60, Lammi)
05	R1-53-072	K 59, Pielisjärvi
06	R1-56-003	E 1101, Punkaharju
07	R1-51-068	E 625, Sulkava
08	R1-51-061	E 620D, Suomenniemi
09	R1-51-051	E 638, Sulkava
10	R1-51-047	E 636C, Sulkava
11	R1-51-045	E 635C, Sulkava
12	R1-51-044	E 635, Sulkava
13	R1-49-070	K 8, Eno
14	R1-51-037	E 629, Sulkava
15	R1-51-038	E 630, Sulkava
16	R1-51-039	E 631, Sulkava
17	R1-51-041	E 632, Sulkava
18	R1-51-042	E 633, Sulkava
19	R1-49-068	K 5, Eno
20	R1-49-067	K 14, Eno
21	R1-49-064	E 16, Miehikkälä
22	R1-49-060	E 15, Miehikkälä
23	R1-49-057	E 103, Tammela
24	R1-49-056	E 102, Tammela
25	R1-0/53/9	Yleiskeräyssiemien, Itä-Hämeen MHL
26	R1-49-050	E 104, Tammela
27	R1-49-052	E 202, Kisko
28	R1-49-053	E 138, Loppi
29	R1-49-054	E 67, Hyvinkää
30	R1-49-055	E 43, Loppi
31	R1-49-048	E 40, Loppi
32	R1-49-047	E 41, Loppi
33	R1-49-045	E 69, Hyvinkää
34	R1-49-044	E 28, Miehikkälä
35	R1-49-039	K 15, Eno
(36	R1-49-036	E 42, Loppi)

Kuva 1. Kartta koealueesta.  
Figure 1. Design of the field experiment.



Kuva 2. Kaavio mittauskohteista.  
Figure 2. Characters analyzed.



1 = latvakasvain 1968 2 = pituus 1968 3 = latvuksen pisimmän oksan projektiio 4 = oksien lukumäärä kiehkurassa 1968 5 = läpimitta välissä 1966–1965 6 = läpimitta välissä 1965–1964 7 = paksuin oksa kiehkurassa 1965 8 = paksuin oksa kiehkurassa 1964 9 = oksakulma kiehkurassa 1968 10 = oksakulma kiehkurassa 1967.

Latvakasvain mitattiin ylimmästä oksakiehkurasta kasvaimen huippuun (silmuun), pituus taimen juurelta latvakasvaimen huippuun. Paksuimman oksan läpimittaa valittiin kuvaamaan 4. ja 5. oksakiehkuroiden paksuimmat oksat, koska kehitys mainittujen oksakiehkuroiden tunnuksissa on ehtinyt vakiintua, ja ominaisuudet ovat vähemmän ympäristön vaikutuksen alaisia kuin nuorempien oksakiehkuroiden tunnuksia (EKLUNDH EHRENBORG 1963). Mittaus suoritettiin oksan paksuuden verran rungosta. Oksakulmat mitattiin paksuimman oksan ja rungon välisenä ylempänä kulmana.

Mitatuista tunnuksista puun tuottoa kuvaavat pituus, pituuskasvu ja latvuksen leveys, oksien lukumäärän, oksien paksuuden, oksakulman, puun kapenemisen sekä puun piteuden ja latvuksen leveyden välisen suhteen antaessa viitteitä laatuominaisuuksista.

Kenttäkokeissa koeruutujen sisäinen yksilömäärä tavallisesti vaihtelee taimikuolleisuudesta johtuen. Tällöin aineistoa ei voida käsitellä ortogonaalisella analyysillä ilman suuria vaikeuksia. Yksilömäärän vaihdellessa saadaan luotettavimmat tulokset suorittamalla kaksi toisistaan riippumatonta varianssianalyysia: geneettistä muuntelua mittaava analyysi koeruutujen keskiarvoilla, jossa ei huomioida eroja keskiarvojen luotettavuusrajoissa, sekä ruutujen sisäisen ja välisen analyysi, joka mittaa yksilövaihtelun (KEMPTHORNE 1957, BECKER 1967). Kallilanmaan mäntykokeen mittaustuloksilla suoritettiin tietokoneessa edellä mainittu kahden jakson varianssianalyysi, olettaen että ruudun sisäiset vapaapölytyäjälkeläiset sekä saman emopuun jälkeläiset eri toistoissa ovat puolisisaruksia. Lisäksi aineisto testattiin F-testillä ja mitatuille ominaisuuksille arvioitiin »narrow sense» heritabiliteettiä. Ohjelmoinnissa käytetyt kaavat olivat seuraavat:

#### 1. Ruutukeskiarvoilla suoritettu analyysi

Varianssin lähde	V.a.	Neliösumma	Keskineliö
Toistot	$r - 1$	$\sum_k \frac{Z^2_{.k}}{g} - \frac{Z^2_{..}}{rg}$	R
Jälkeläistöt	$g - 1$	$\sum_i \frac{Z^2_{i.}}{r} - \frac{Z^2_{..}}{rg}$	S
Virhe	$(r - 1)(g - 1)$	Erotus toistot — jälkeläistöt	I
Kokonaisvarianssi	$rg - 1$	$\sum_{ik} Z^2_{ik} - \frac{Z^2_{..}}{rg}$	

## 2. Ruutujen välinen- ja sisäinen analyysi

Varianssin lähde	V.a.	Neliösumma	Keskineliö
Ruutujen väl. var.	$gr - 1$	$\sum_{ik} \frac{Y_{ik}^2}{n_{ik}} - \frac{Y^2 \dots}{N \dots}$	F
Ruutujen sis. var.	$N \dots - gr$	Erotuksena	E
Kokonaisvarianssi	$N \dots - 1$	$\sum_{ikl} y_{ikl}^2 - \frac{Y^2 \dots}{N \dots}$	

## 3. Interpretaatio (johtopäätökset)

Parametri	Estimaatti	Geneettinen parametri
$Kov_{PS}$	$1/r (S - 1)$	$1/4 V_A$
$\delta_f^2 + \delta_g^2$	$E + Kov_{PS}$	$V_G$
$\delta_e^2$	$I - n_h E$	$V_E$

Toistot r kpl k  
 Jälkeläistöt g kpl i  
 $y_{ikl}$  l'n taimen pituus jälkeläistössä i, toistossa k  
 $z_{ik}$  ruudun keskiarvo  
 $n_{ik}$  ruudun taimimäärä  
 . summaus yli toistojen  
 . . . summaus yli emopuiden  
 . . . koko summaus  
 $n_h$  ruudussa esiintyvien yksilöiden harmonisen keskiarvon resiprookkinen luku:

$$n_h = 1/rg \left( \sum_{ik} 1/n_{ik} \right)$$

$n_h$ -termi laskettiin kyseisessä kokeessa summana, koska ruutujen yksilömäärä vaihtelee.

Heritabiliteetin määrittämisessä käytettiin kaavaa

$$h^2 = \frac{\delta_a^2}{\delta_f^2 + \delta_e^2 + \delta_g^2} \quad \left( h^2 = \frac{V_A}{V_G + V_E} \right)$$

Ympäristön vaihtelu johtuu kahdesta tekijästä:

1. yksilöllisestä tekijästä, f, joka on riippumaton muista yksilöistä. Tekijän varianssi =  $\delta_f^2$
2. yleisestä tekijästä, e, joka on yhteinen saman ruudun yksilöille mutta riippumaton toisista ruuduista. Tekijän varianssi =  $\delta_e^2$ .

Perityvyyttä arvioitaessa voidaan huomioida molemmat virhevariانسsit, tai ainoastaan toinen niistä (KEMPTHORNE 1957, TIGERSTEDT 1969). Jos ruudun sisäinen vaihtelu on suuri, on kuitenkin suositeltavaa käyttää molempia virhevariانسseja, kuten kyseisessä kokeessa on tehty.

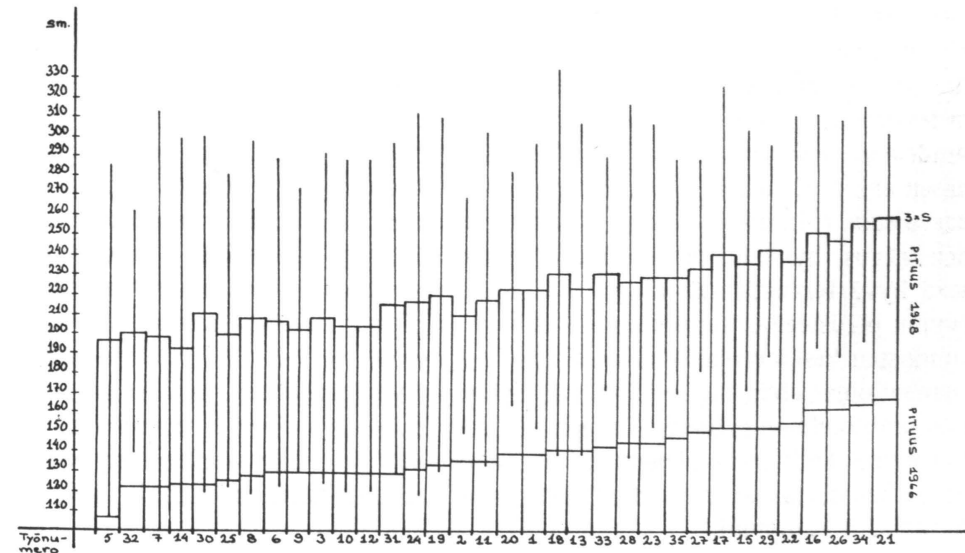
## TUTKIMUSTULOKSET

Taimien keskimääräinen kuolleisuusprosentti on 10.4 Epänormaaleja, mitaamatta jätettyjä taimia oli yhteensä 46, joten lopullisiin testeihin sisältyvät 2999. puun arvot.

Taimien pituudet on mitattu myös vuonna 1966. Eri alkuperien paremmuus-

Kuva 3. Keskipituudet alkuperittäin vuosina 1966 ja 1968 sekä keskipituuden 1968 standardipoikkeamat (3 standardipoikkeama).

Figure 3. Mean height of the progenies in 1966 and 1968 and the standard deviation of the mean height in 1968 (3 x standard deviation).





järjestys pituuden suhteen on säilynyt jokseenkin muuttumattomana (kuva 3). Vuoden 1968 pituuksissa ei esiinny jälkeläistöjen välisiä merkitseviä eroja, sitä vastoin toistojen väliset erot ovat merkitseviä sekä taimien koko pituudessa että latvakasvaimen pituudessa (taulukko 2). Maaston heterogeenisuus on nähtävästi vaikuttanut ennen kaikkea taimien alkukehitykseen, sillä latvakasvaimen pituudessa esiintyy myös jälkeläistöjen välisiä merkitseviä eroja. Tämä viittaa siihen, että ympäristön vaikutuksella ainakin mittauksista edeltävänä kasvukautena on ollut taimien pituuskasvuun suhteellisesti pienempi vaikutus kuin taimien koko elinikänä. Merkitseviä alkuperien välisiä eroja ei esiinny latvuksen leveydessä, oksakulmassa 1968 ja 1967, kapenemisessa (erotuksessa läpimitan 1964 ja 1965 välillä) ja paksuimman oksan läpimitassa vuonna 1965. Sitä vastoin vuoden 1964 oksakiehkuran paksuimman oksan läpimitassa esiintyy jälkeläistöjen välisiä merkitseviä eroja. Tämä saanee ainakin osittain selityksensä aikaisemmin mainituista lukuisista ranganvaihdoksista, jotka vuonna 1965 ovat olleet runsaimmillaan. Oksien välisestä kilpailusta johtuen oksakiehkuraan on muodostunut useampia voimakkaista oksia, joista yksi myöhemmin on kehittynyt päärangaksi. Koska mittaukset tehtiin ainoastaan kiehkuran paksuimmasta oksasta, kuvastuvat kilpailun vaikutukset mittauksissa. Näin ollen vuoden 1964 arvot vastannevat normaalioloja ja voitaneen sanoa, että oksan paksuudessa esiintyy jälkeläistöjen välisiä merkitseviä eroja. Erittäin merkitseviä jälkeläistöjen välisiä eroja esiintyy oksien lukumäärässä vuoden 1968 oksakiehkurassa sekä taimen pituuden suhteessa latvuksen leveyteen.

Mitattujen ominaisuuksien periytyvyys käy ilmi taulukosta 3. Suurimmat heritabiliteetti-arvot on pituuden suhteella latvuksen leveyteen ja oksien lukumäärällä. Mainitut ominaisuudet osoittavat F-testissä erittäin merkitseviä jälkeläistöjen välisiä eroja. Alhaisin heritabiliteetti on kapenemisella, jolla on alhaisin arvo myös F-testissä. Sitä vastoin vuosikasvaimen pituuden ja oksakiehkuran 1964 paksuimman oksan läpimitan erot eri jälkeläistöissä ovat merkitseviä, heritabiliteetti-arvojen ollessa suhteellisen alhaisia. Vuosikasvaimen pituus ja taimen kokonaispituus, latvuksen leveys, oksien lukumäärä ja pituuden ja leveyden välinen suhde osoittavat kohtalaista heritabiliteettia. Oksan paksuuden periytyvyysarvot ovat suhteellisen alhaisia, oksakulmien sekä kapenemisen arvot erittäin alhaisia. Pluspuujälkeläisten emopuita luonnehtivat nopeakasvuisuus (pituus- ja paksuuskasvun funktiona), sopusuhtainen, hieno-oksainen latvus, hyvä karsiutumiskyky, symmetrinen ja heikosti kapeneva runko sekä hyvä terveydentila (SARVAS 1952). Pluspuut on valittu ainoastaan fenotyypin perusteella. Verrattaessa Tapion vakiosiemennestä kasvatettujen taimien tunnusten keskiarvoja koko aineiston keskiarvoon voidaan todeta, että vakiosiemennetaimet eivät ole keskimäärää huonompia kapenemisen, latvuksen leveyden ja osakulman suhteen. Taimen pituuden suhde latvuksen leveyteen on jonkin verran keskiarvoa pienempi, sekä taimen että latvakasvaimen pituus keskiarvoa huomattavasti pienempiä. Oksat ovat keskimääräistä paksumpia ja oksien lukumäärä suurempi.

Taulukko 2. Alkuperien ja toistojen välisten erojen merkitsevyys (Arvot laskettu ruutukeskiarvojen perusteella)  
Table 2. Significance of differences between progenies and blocks (Based on plot means)

Vaihtelun lähte	V.a. d.f.	Pituus 1968 Tree height	Latvuksen Leveys Longest branch	Oksien lukum. Nbr. of branches	Oksan läpim. —65 Branch diam.	Oksan läpim. —64 Branch diam.	Oksakulma —68 Branch angle—68	Oksakulma —67 Branch angle—67	Latva- kasvain Terminal shoot	Kapene- minen Stem taper	Pituus/ leveys Height/ longest b.
Toistot — Blocks...	3	9404.63	936.513	0.4925	11.3415	23.3484	8.9647	62.6223	256.6172	2.4924	0.0668
Alkuperät — Progenies .....	33	1505.20	213.571	1.0762	4.7362	7.4105	20.2290	22.6022	51.6621	1.4467	0.1431
Virhe — Error ...	99	1066.53	152.418	0.3211	3.4201	4.6351	13.3275	15.3911	27.8398	1.1930	0.0523
Kokonaisvaiht. Total var .....	135	1359.05	184.791	0.5095	3.9178	5.7294	14.9176	19.1960	39.7470	1.2839	0.0748
E-Arvo (toistot) — E-Value (blocks) .....		8.8179**	6.1444	1.5534	3.3161	5.0373	6.7265	4.0714	9.2176**	2.0892	1.8772
E-Arvo (Alkup.) — E-Value (Progenies) ..		1.44113	1.4012	3.3514***	1.3848	1.5987**	1.5178	1.4694	1.8556**	1.2127	2.7345***

Toistot — Blocks		Alkuperät — Progenies	
** F	8.53	** F	1.57
	0.05		0.05
*** F	26.10	*** F	1.89
	0.01		0.01

ALKUPERIEN VAIHTELU — VARIABILITY OF PROGENIES

VAPAASTEET — DEGR. OF FREED. Ruutujen väl. — Betw. plots Ruutujen sis. — Within plots	Pituus —68 Tree height	Latvuksen lev. Longest branch	Oksien lukum. Nbr. of branches	Oksan läpim. —65 Branch diam.	Oksan läpim. —64 Branch diam.	Oksa- kulma —68 Branch angle—68	Oksa- kulma —67 Branch angle—67	Latva- kasvain Terminal shoot	Kapene- minen Stem taper	Pituus/ leveys Height/ longest b.
VAR. ESTIMAAT. — EST. OF VAR. Ruutujen sis. — Within plots	2001.08	250.711	2.8385	10.6025	14.0454	89.5416	100.1866	108.8735	4.7806	0.2832
n <sub>h</sub> -kerroin .....	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05
		135	135	135	135	135	135	135	135	135
		2863	2863	2830	2860	2860	2860	2861	2812	2863

Taulukko 3. Ominaisuuksien periytyvyys laskettuna yksittäisten taimien perusteella.  
Table 3. Narrow sense heritability on individual plant basis.

Ominaisuus Character	Periytyvyys Heritability	Standardi virhe Standard error
Pituus/Leveys — Tree height/longest branch . . . .	0.297	0.013
Oksien lukumäärä — Nbr. of branches . . . . .	0.249	0.0017
Latvuksen leveys — Longest branch . . . . .	0.230	0.0084
Taimen pituus — Tree height . . . . .	0.208	0.0078
Vuosikasvain — Terminal shoot . . . . .	0.207	0.0027
Paksuin oksa —64 — Branch diameter —64 . . . .	0.188	0.0063
Paksuin oksa —65 — Branch diameter —65 . . . .	0.120	0.0059
Oksakulma —68 — Branch angle —68 . . . . .	0.076	0.0039
Oksakulma —67 — Branch angle —67 . . . . .	0.070	0.0039
Kapeneminen — Stem taper . . . . .	0.052	0.0080

### TULOSTEN TARKASTELUA

Kaltilanmaan mäntykokeesta saadut tulokset vastaavat osittain kirjallisuudesta löydettäviä tuloksia, osittain niiden poikkeavuus on huomattava. Useimmat tähän mennessä tehdyt heritabiliteetti tutkimukset ovat luonteeltaan provenienssikokeita, joissa periytyvyyden määrittäminen on ainoastaan osatutkimus, tai varhaistestejä, joissa mitatut ominaisuudet suurella todennäköisyydellä tulevat muuttumaan puun iän kasvaessa (STONECYPHER 1966). Ominaisuuksien tuleva kehitys on useimmiten mahdoton ennustaa, koska eri ominaisuudet seuraavat eri trendejä. Geenien suhteellinen merkitys eri ajan-kohtina vaihtelee, ja niiden dominanssisuhteet saattavat muuttua (LARSSON 1964, NICHOLLS 1967). Puun pituuskasvu vaihtelee yleisesti sekä jälkeläistön eri yksilöiden välillä että puun eri ikävaiheissa, ja on nähtävästi ympäristön voimakkaan vaikutuksen alaisena (JOHNSON 1964, STONECYPHER 1966). Kirjallisuudessa esiintyy myös tästä poikkeavia mielipiteitä, joiden mukaan pituuskasvu on pääasiassa geneettisen vaikutuksen alainen ja varhaistestillä saadut tulokset suhteellisesta pituudesta pätevät puun koko eliniän (ARNBORG & HADDERS 1957, WRIGHT 1963). Kaltilanmaan mäntykokeessa saatu puun pituuden periytyvyys ( $h^2 = 0.21$ ) vastaa verraten hyvin aikaisempia tutkimustuloksia (taulukko 4). Puun runkomuotoon vaikuttavat kaikki latvuksen muut tunnusmerkit. Tämä on luultavasti syy siihen, että perinnöllisten- ja ympäristötekijöiden suhteellisesta vaikutuksesta tähän ominaisuuteen on hyvin eriäviä mielipiteitä (LINDQVIST 1937). Rungon kapeneminen on vähemmän riippuvainen ympäristöoloista kuin puun pituus (JOHNSON 1960). Kapenemisen periytyvyyttä ei tietyvästi ole aikaisemmin arvioitu männylle. Sitä vastoin ominaisuudelle on saatu suhteellisen korkea heritabiliteetti (»broad sense») *Cryptomeria japonicalla* (TODA 1963). Mainitulla puulajilla tehdyt kokeet ovat kuitenkin antaneet muissa

Taulukko 4. Männyn (*Pinus silvestris* L.) vapaapölytysjälkeläistöille laskettuja periytyvyysarvoja.

Table 4. Narrow sense heritabilities estimated for open-pollinated *Pinus silvestris* L. progenies.

Ominaisuus Character	Vilppula	Aikaisemmat tutkimukset Earlier investigations
Taimen pituus/Latvuksen leveys — Tree height/longest branch . . . . .	0.30	»Merkitsevät jälkeläistöjen väliset erot <sup>1)</sup>
Oksien lukumäärä kiekkurassa — Number of branches . . . . .	0.25	0.09—0.43; 0.14—0.41 <sup>1)</sup>
Latvuksen leveys — Longest branch . . . . .	0.23	0.14—0.83; 0.30—0.89 <sup>1)</sup>
Taimen pituus — Tree height . . . . .	0.21	0.16—0.65 <sup>1)</sup>
Latvakasvaimen pituus — Terminal shoot . . . . .	0.21	—
Paksuimman oksan läpimitta — Diameter of longest branch . . . . .	0.19 (—64)	—
	0.12 (—65)	0.18 <sup>2)</sup>
Oksakulman suuruus — Branch angle . . . . .	0.08 (—68)	0.14—0.39; 0.36—0.96 <sup>1)</sup>
	0.07 (—67)	—
Kapeneminen — Stem taper . . . . .	0.05 (—65/—64)	—

<sup>1)</sup> Eklundh Ehrenberg 1963.

<sup>2)</sup> Strickland & Goddard 1965.

kvantitatiivisissa ominaisuuksissa männyn vastaavia arvoja huomattavasti korkeampia heritabiliteetti arvoja, joten tulokset eivät liene vertauskelpoisia. Männyn kapenemiselle saatu periytyvyys ( $h^2 = 0.05$ ) on kuitenkin odotettua alhaisempi.

Jos oksan läpimittaa aikaisemmin mainituista syistä tarkastellaan ainoastaan vuoden 1964 oksakiekkurassa todetaan, että saatu arvo tunnuksen periytyvyydelle ( $h^2 = 0.19$ ) on täysin verrattavissa aikaisempiin tutkimustuloksiin. Ympäristön vaikutus oksatunnuksiin on yleensä pienempi kuin runkotunnuksiin, mutta kuitenkin huomattava. (EKLUNDH EHRENBORG 1963, JOHNSON 1964). Erittäin suuri vaikutus mm. oksien läpimittaan ja latvuksen leveyteen on puiden välisellä kilpailulla (HOLMGREN 1939, STERN 1960). Ennen metsikön sulkeutumista puuyksilöillä ei ole sanottavaa vaikutusta toisiinsa. Vasta sulkeutuneessa metsikössä on puiden välinen kilpailu varteen otettava tekijä. Kaltilanmaan mäntykokeessa esiintyi toisissa ruuduissa selvää puiden välistä kilpailua, kun taas toisissa kilpailutekijää ei todennäköisesti ollut taimien kehittymättömyyden vuoksi. Tällä seikalla saattaa olla virhelähteenä vähintään yhtä suuri merkitys kuin maaperällisellä heterogeenisuudella.

Oksien lukumäärää on pidetty erittäin voimakkaan geneettisen kontrollin alaisena ominaisuutena (VIDAKOVIC 1967). Kaltilanmaan mäntykokeessa on tällä ominaisuudella mitatuista tunnuksista toiseksi suurin heritabiliteetti

( $h^2 = 0.25$ ). On todettu, että jälkeläistöjen välillä esiintyy merkitseviä eroja vastaavissa oksakiehkuroissa, mutta että oksien lukumäärä jossain määrin vaihtelee samassa yksilössä vuodesta toiseen. Sekä oksakiehkuran kehittymistä edeltävän vuoden että kehittymisvuoden ilmastollisilla olosuhteilla on vaikutusta kunakin vuonna kehittyvien oksien lukumäärään.

Oksakulman suuruuden on aikaisemmin katsottu olevan voimakkaan geneettisen kontrollin alainen, jopa ulkoisista oloista jokseenkin riippumaton (ARN-BORG & HADDERS 1957, EKLUNDH EHRENBERG 1963, JOHNSSON 1964). Eri jälkeläistöjen välillä on todettu merkitseviä eroja saman vuoden oksakiehkuran oksakulmissa. Jälkeläistölle tunnusomainen kulma laajenee sekä terävä- että suorakulmaisissa puissa ensimmäisestä neljanteen oksakiehkuraan (EKLUNDH EHRENBERG 1963). Kaltilanmaan mäntykokeessa todettu perityvyys on sekä vuoden 1968 että vuoden 1967 oksakiehkuran paksuimman oksan oksakulmassa erittäin alhainen ( $h^2 = 0.08$  ja  $0.07$ ). Eräs selitys tälle saattaa olla, että taimista mitattiin ainoastaan kunkin puun oksakiehkuran paksuimman oksan kulma. Männyn oksakiehkurassa on normaalioloissa kolme toisia oksia selvästi paksumpaa oksaa, jotka sijaitsevat hiukan niitä korkeammalla. (EKLUNDH EHRENBERG & GUSTAFSSON 1957). Aikaisemmissa tutkimuksissa on oksakulman kuvaajana käytetty kolmen paksuimman oksan kulman keskiarvoa. Myös kasvualustan heterogeenisuus on voinut välillisesti vaikuttaa tuloksiin. Oksatunnukset ovat puun taimiasteella vaihtelevia ja epästabiileja. Oksakulman suuruudesta ei voitane tehdä johtopäätöksiä ennenkuin taimet ovat 10–12 vuoden ikäisiä (EKLUNDH EHRENBERG & GUSTAFSSON 1957). Siitä huolimatta, että männyn mittaushetkellä olivat 12 vuoden ikäisiä on mahdollista, ettei kyseessä oleva ominaisuus vielä ollut ehtinyt vakiintua. Tämä on todennäköistä etenkin epäsuotuisissa ympäristöoloissa kasvaneiden ja kehityksessään jälkeensä jääneiden taimien suhteen.

Latvuksen maksimileveyden perityvyys vaihtelee suuresti eri kokeissa. Yleensä yksilöillä, joiden alempia oksakiehkuroita luonnehtivat pitkät oksat, on suhteellisen lyhyet oksat ylimmässä oksakiehkurassa. Oksien pituus antaa täten puulle luonteenomaisen yleishabituksen. Ominaisuus vakiintuu jo varhaisessa taimivaiheessa (REHFELDT & LESTER 1969). Kaltilanmaan mäntykokeessa ominaisuudelle saatu suhteellisen korkea perityvyys ( $h^2 = 0.23$ ) ei ole muista tutkimuksista poikkeava.

Kun latvuksen leveyden perityvyys vaihtelee kokeesta riippuen, on sitä vastoin taimen pituuden ja latvuksen leveyden välisen suhteen todettu pysyvän samassa jälkeläistössä jokseenkin vakiona. Tunnuksen perityvyys on todettu suhteellisen korkeaksi (EKLUNDH EHRENBERG & GUSTAFSSON 1957, NILSSON 1968). Kaltilanmaan mäntykokeessa on tunnuksen heritabiliteetti määritetyistä heritabiliteettiarvoista korkein ( $h^2 = 0.30$ ). Ympäristön heterogeenisuuden vaikutus ei ilmene yhtä voimakkaasti kun ominaisuutta kuvaa suhdeluku. Tämän vuoksi mainitun suhdeluvun perityvyys lienee saaduista tuloksista vertailukelpoisin.

Tuloksia tarkasteltaessa havaitaan, että ympäristön vaikutus on merkitsevä ja genotyypin vaikutusta suurempi kaikissa mitatuissa ominaisuuksissa. Mutta on myös ilmeistä, että genotyypillä on tietty vaikutus kaikkiin ominaisuuksiin, vaikkakin geenien ilmenemisaste eli ekspressiviteetti vaihtelee.

#### YHTEENVETO

Tutkittujen ominaisuuksien perityvyydestä voidaan todeta seuraavaa:

— kasvunopeutta kuvaavien pituus- ja paksuuskasvun perityvyyden katsotaan yleensä olevan jalostukselle riittävän suuri, joskin muilla metsänhoidollisilla toimenpiteillä aikaansaattava ympäristötekijöiden optimointi on erittäin merkityksellinen kasvunopeutta säädettyä.

— runkomuotoa kuvaavien tunnusten perityvyysarvot ovat tavallisesti korkeampia kuin kasvunopeuden arvot. Esimerkiksi istutusvälillä ja valaistus-suhteilla on kuitenkin merkittävä vaikutus runkomuodon kehitykseen.

— oksatunnusten perityvyysarvot ovat suhteellisen korkeat ja jalostuksella näyttää olevan hyvät mahdollisuudet parantaa niihin liittyviä laatuominaisuuksia.

Yleensä on todettavissa, että puuyksilön fitness-arvoa (sopeutuneisuutta) lisäävillä ominaisuuksilla on alhainen heritabiliteetti. Tämä johtuneen ennen kaikkea siitä, että luonnon valinta on käyttänyt hyväkseen näiden ominaisuuksien additiivisen vaihtelun. Geenien koadaptaatiolla on erityisen suuri merkitys, ja ominaisuuksissa havaittava muuntelu johtuu suurimmaksi osaksi dominanssista ja epistasiasta. Fitness-ominaisuudet ovat sitäpaitsi normalisoivan selektion alaisia, ja populaatiolla on niiden suhteen heterotsygoottinen optimi (FALCONER 1964). Rikkomalla geneettinen rakenne, esimerkiksi hybridisoinnilla, saadaan populaatioon lisää additiviteettiä. Metsänjalostuksella pyritään mahdollisen suureen taloudelliseen tuottoon, ja taloudelliset tekijät ratkaisevat viime sijassa kullakin alueella käytettävät metsänhoidolliset menettelytavat. Itse metsänviljelyn ja -kasvatuksen kustannukset ovat yhtä suuret siitä huolimatta, käytetäänkö perimältään huonoa tai hyvää viljelymateriaalia. Tehokkaalla jalostuksella voidaan taloudellisen tuoton määrä moninkertaistaa. Koe-toiminnan ja tulosten käsittelyn yhä kehittyessä tulisi kokeiden tuloksia tarkastella kokonaisuutena, yhdistäen eri kokeiden perusteella tehdyt geneettiset otaksumat ja niistä vedetyt johtopäätökset. Kvantitatiivisten ominaisuuksien ymmärtämiseksi on jalostustyöhön sovellettava tilastotieteen lisäksi myös sytologisen ja biokemiallisen tutkimuksen tuloksia. Metsänhoidossa on geneettisen, ekologisen ja fysiologisen tutkimuksen edettävä rinnan. Tutkimustyöstä saatujen tulosten tulisi johtaa sekä geneettisesti parempaan viljelymateriaaliin että voimaperäiseen ja tehokkaaseen metsänhoitoon, joka täysin pystyy käyttämään hyväkseen geneettisesti parannetun populaation tarjoamat mahdollisuudet.



## KIRJALLISUUSLUETTELO

- ARNBORG, T. & HADDERS, G. 1957. Studies of Some Forestry Qualities in Clones of *Pinus silvestris* L. Acta Horti Gotoburgensis XXI: 125–158.
- BECKER, W. A. 1967. Manual of Procedure in Quantitative Genetics, 2nd Ed. Washington.
- EKLUNDH EHRENBORG, C. 1963. Genetic Variation in Progeny Tests of Scots Pine. Studia Forestalia Suecica 10. Skogshögskolan, Stockholm.
- EKLUNDH EHRENBORG, C. & GUSTAFSSON, Å. 1957. Plus- och minusträd. Urval och avkommeprövning. Skogen 44: 722–728.
- FALCONER, D. S. 1964. Introduction to Quantitative Genetics. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- HOLMGREN, A. 1939. Ett ärfthighetsförsök med tall. I. Norrlands Skogsvårdsförbunds Tidsskrift, pp. 95–101.
- JOHNSON, H. 1960. Declination of improvement objectives and their possible attainment. Fifth World Forestry Congress Proc. Seattle, 2: 216–721. Washington.
- JOHNSON, H. 1964. Miljöns och Genotypens inflytande på tallens växtform i experimentell belysning. Föreningen Skogsträdsförädling, årsbok. pp. 115–125. Uppsala.
- KEMPTHORNE, O. 1957. An Introduction to Genetic Statistics. Wiley & Sons, New York.
- LARSSON, P. R. 1964. Some indirect effects of environment on wood formation. Formation of Wood in Forest Trees. Academic Press, New York.
- LINDQVIST, B. 1937. Den Svenska Tallen. En rasstudie i bild. Sv. Skogsvårdsf. Förlag. Stockholm.
- NICHOLLS, F. W. 1967. Preliminary observations on the change with age of the heritability of certain wood characters in *Pinus radiata* clones. Silvae Genetica 16: 18–20.
- NILSSON, B. 1968. Studier av några kvalitetsegenskapers genetiska variation hos tall (*Pinus silvestris* L.). Institutionen för Skogsgenetik. Skogshögskolan. Nr. 3. Stockholm.
- REHFELDT, C. E. & LESTER, D. T. 1969. Specialization and Heritability in Genetic Systems of Forest Trees. Silvae Genetica: 4: 118–123.
- SARVAS, R. 1952. Ohjeita pluspuiden valitsemista ja ilmoittamista varten. Silva Fennica 80: 93–100.
- STERN, K. 1960. Plusbäume und Samenplantagen. Grundzüge der Planung einer Ausleszüchtung bei der Hauptholzarten. Frankfurt am Main.
- STONECYPHER, R. W. 1966. Estimates of genetic and environmental variances and covariances in a natural population of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). Ph. D. thesis of North Carolina State Univ.
- STRICKLAND, R. K. & GODDARD, R. E. 1965. Inheritance of branching and crown Characteristics in Slash Pine. Proc. of the Eighth Southern Conf. on For. Tree Improvement. Savannah. p. 57–63.
- TIGERSTEDT, P. M. A. 1969. Progeny Tests in a *Pinus silvestris* L. Seed Orchard in Finland. AFF 99.
- TODA, R. 1963. Mass selection and Heritability Studies in Forest Tree Breeding. FAO/FORGEN, 2a/2. Stockholm.
- VIDACOVIC, M. 1967. Genetics in Silviculture. The Pakistan Journal of Forestry. Vol. XVII, No. 3.
- WRIGHT, J. W. 1963. Genetic Variation among 140 Half-Sib Scotch Pine Families derived from 9 Stands. Silvae Genetica 12: 83–89.

### SUMMARY:

#### THE ESTIMATION OF HERITABILITY IN OPEN-POLLINATED PLUS TREE PROGENIES OF *PINUS SILVESTRIS* L.

This investigation was carried out in Vilppula in 1968 and evaluates a field experiment of *Pinus silvestris* L. belonging to the Forest Research In-

stitute in Finland. The material consists of seed from open-pollinated plus trees throughout the country (table 1). The 36 progenies represented were planted in 4 blocks as 2 + 2 year-old plants in the spring of 1960. Each plot contains 25 trees. The spacing between the plants is 2 × 2 meters (figure 1). Unfortunately the site of the experiment is edaphically very heterogenous. In addition moose have caused considerable damage some years ago. The plants have, however, recovered well, although there are numerous changes of main stem, to which also the occurrence of *Melampsora pinitorqua* Rostr. has contributed.

All normally developed plants were measured. Abnormal plants were left unmeasured, as the results obtained from them would probably have been misleading. Thus 2999 trees were measured (figure 2):

1. length of terminal shoot
2. tree height 1968
3. length of the longest branch of the crown
4. number of branches in the whorl of 1968
5. stem diameter between the whorls of 1966 and 1965
6. stem diameter between the whorls of 1965 and 1964
7. diameter of the thickest branch in the whorl of 1965
8. diameter of the thickest branch in the whorl of 1964
9. angle of the thickest branch in the whorl of 1968
10. angle of the thickest branch in the whorl of 1967.

Two different analyses of variance were used, a genetic analysis based on plot means and an analysis within plots and between plots. The error of environmental variance was thought to consist of an individual factor, independent of other individuals ( $\delta_i^2$ ), and a factor common to all individuals of the same plot ( $\delta_g^2$ ).

## RESULTS

Tree height has been measured twice, in 1966 and 1968. There were no considerable changes in the rank of the progenies in 1966 and 1968 (figure 3). In 1968 the differences in height between progenies were not significant, but there were significant differences between blocks both in tree height and length of terminal shoot (table 2). Obviously the edaphic heterogeneity has influenced mainly the juvenile growth of the plants, because in the length of the terminal shoot there were also significant differences between the progenies. There were no significant differences between the progenies in the length of the longest branch, in the angles of the thickest branches in 1968 and 1967, in stem taper (the difference in the stem diameters measured) and in the diameter of the thickest branch in 1965. Significant differences were, however, found in the diameter of the thickest branch in 1964. This contradiction can probably be explained by the damage caused by moose and rust, leading to the death of the main stem and to competition between lateral branches. The damage was most disastrous in 1965. As only one branch in each whorl was measured, the competition which has led to the formation of several stout branches can be noticed in the results. Consequently, only the diameter of the thickest branch in 1964 was

considered to correspond to normal conditions. Highly significant differences between progenies were found in the number of branches in 1968 and in the ratio of height of tree to the length of the longest branch. The narrow sense heritabilities of the characters are listed in table 3. In table 4 the values are compared with earlier results. Most striking are the extremely low values obtained for the branch angles. In earlier investigations this trait has been considered to be under rigid genetic control (ARNBORG & HADDERS 1957, EKLUNDH EHRENBORG 1963, JOHNSON 1964). An explanation can be found in the fact that only the angle of the thickest branch was considered, instead of those of the three thickest branches usually measured. The epaphic heterogeneity might also have contributed to the results, as the trees on the poorest sites, although 12 years old, could not be considered to have passed the juvenile stage during which the branch characters are usually thought to be unstable (EKLUNDH EHRENBORG & GUSTAFSSON 1957). Also the fact that in some plots there was apparently no competition between the trees owing to their slow development has probably affected the branch characters.