

KUUSILAJIEN RISTEYTYVYYDESTÄ

LAURI MIKKOLA

SUMMARY:
ON THE CROSSABILITY OF PICEA SPECIES

Saapunut toimitukselle 15. 10. 1970

Kuusilajien välillä suoritettiin keinollisia pölytyksiä ja seurattiin mikroskooppisesti siemenaiheiden kehittymistä. Lajiristeytysaiheissa todettiin sekä siiteputken kasvun estymistä että alkioiden kuolemista. Muutamien risteytysten jälkeen kehittyi kuitenkin myös täysiä, itäviä hybridisiemeniä. Risteytyvyystietoja verrattiin lajien muoto-opillisiin eroihin sekä kuusisuvun taksonomiseen jaotteluun.

SISÄLLYSLUETTELO

1. Johdanto	291
2. Kuusen siemenaiheiden normaali kehitys pölytyksen jälkeen	292
3. Vieraan lajin siitepölyllä pölytettyjen siemenaiheiden kehitys	295
4. Yksilöiden merkitys risteytyvyyden kannalta	296
5. Lajien risteytyvyys verrattuna niiden morfologisiin eroihin ja taksonomiseen ryhmitelyyn	297
6. Kuusen hybriditutkimuksen jatkaminen	299
7. Kirjallisuus	299

1. JOHDANTO

Metsäpuiden jalostuksen eräs päätavoite on puiden kasvunopeuden perinnöllinen lisääminen. Tähän tavoitteeseen pyritään valinnan, risteytysten ja polyploidian avulla. Ensin mainittu on vanhin jalostustavoista. Sen tehoa kuitenkin vähentää metsäpuiden pitkä sukupolven väli. Ehkä jossakin tapauksessa yhtä sukupolvea koskeva valinta tuottaa jo kasvun lisäyksen (TIGERSTEDT ja MALMIVAARA 1970), mutta se jää vähäiseksi. Oikotien puun tuoton suurempaan parantamiseen saattavat tarjota nopeakasvuiset laji- tai roturisteyvät. Lajiristeymien hyväksikäyttöön tähtäävä tutkimustyö voidaan jakaa kolmeen vai-

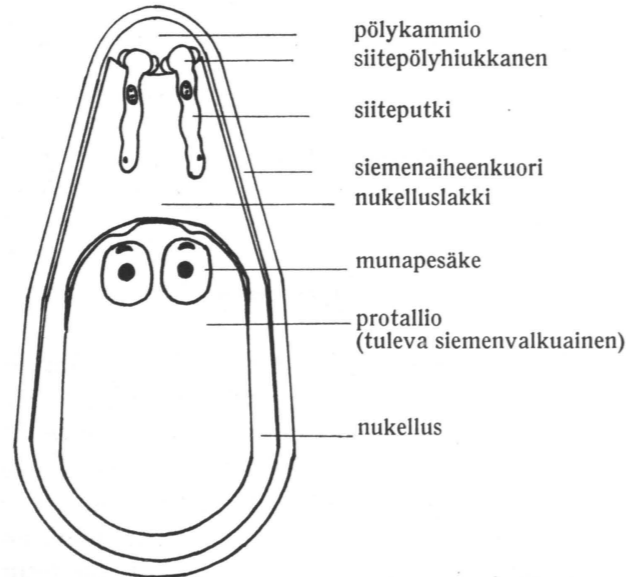
heeseen a) risteytyvyystutkimus, b) hybridien kasvun tutkiminen ja c) edullisten hybridien massatuotannon järjestäminen.

Kuusisuvussa on n. 40 lajia. Niiden välistä risteytyvyyttä on aikaisemmin tutkittu suorittamalla keinollisia pölytyksiä ja tarkastelemalla syntyneitä kypsiä siemeniä kellumiskokeella, idättämällä (Wright 1955) tai röntgenkuvaamalla (KLAHN & WHEELER 1961). Näissä tutkimuksissa on todettu, että lajiristeytyksen epäonnistuessa syntyy ns. tyhjiä siemeniä. Niissä on siemenkuori mutta ei alkioita ja siemenvalkuaisestakin vain surkastunut jäte. Syitä kuusen tyhjien lajiristeytyssementien muodostumiseen ei aikaisemmin ole tunnettu.

Tässä esitetyt havainnot kuusilajien risteytyvyydestä ovat pääasiassa peräisin tutkimuksesta, joka suoritettiin vuosina 1964–68 ja julkaistiin väitöskirjana (MIKKOLA 1969). Tutkimuksessa tehtiin keinollisia risteytyksiä ja seurattiin mikroskooppisesti siemenaiheiden kehittymistä. Tutkimustyö tehtiin suureksi osaksi Metsäntutkimuslaitoksen Ruotsinkylän jalostusasemalla, ja sen rahoittivat Suomen luonnonvarain tutkimussäätiö, Emil Aaltosen säätiö ja USA:n maataloushallitus.

2. KUUSEN SIEMENAIHEIDEN NORMAALI KEHITYS PÖLYTYKSEN JÄLKEEN

Jouduttuaan pölykammioon (kuva 1) siitepölyhiukkaset alkavat itää muutamien päivien kuluessa (kuva 2). Siiteputki raivaa tietään ilmeisesti entsyymaattisesti nukelluslakin läpi. 26–36 päivää pölytyksen jälkeen siiteputki vih-



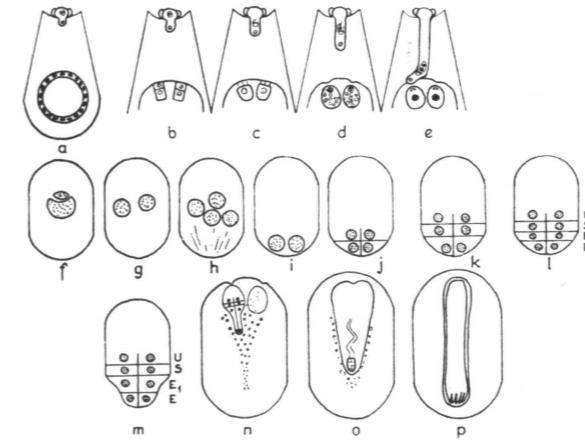
Kuva 1. Kaavakuva kuusen siemenaiheen rakenteesta.

doin tunkeutuu munapesäkkeeseen. Siittiötummat sekä muutakin siiteputken alimman osan sisältöä valuu munapesäkkeeseen.

Valvotuissa pölytyksissä osa siitepölyhiukkasista usein jää itämättä (kuva 3). Se johtuu hiukkasten vahingoittumisesta siitepölyä kerätettäessä tai säilytettäessä risteytyksiä varten. Vapaapölytyksen jälkeen ei itämättömiä hiukkasia runsain määrin esiinny.

Munapesäkkeeseen joutuneista siittiötumista suurempi liikkuu kohti munatunmaa. Se painautuu munatuman sisään, mutta tumakelmut jäävät erottamaan vielä tumien sisältöjä toisistaan. Tämä on syngami-vaihe. Sen jälkeen tapahtuu tumien täydellinen sulautuminen ja zygotin ensimmäinen jakaantuminen.

Siemenen kehitys voidaan jakaa hedelmöitystä edeltävään ja sen jälkeiseen jaksoon. DOYLEN (1957) ehdotuksen mukaan havupuun siemenen koko kehi-

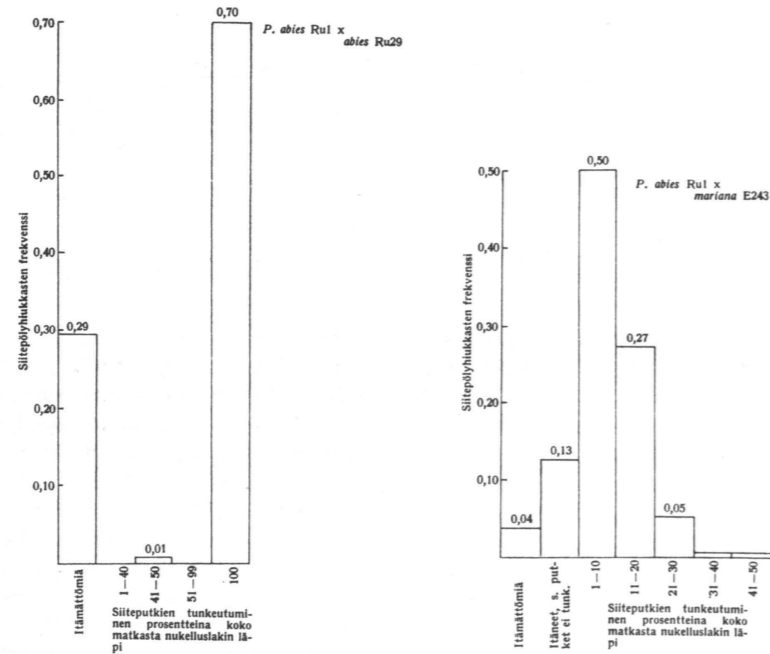


Kuva 2. Kuusen siemenaiheen kehitystapa kaavamaisesti esitettyinä. a. Naarasgametofyytti vapaatuma-asteella. Siiteputken tunkeutuminen alkanut. Putkituma siiteputkessa, generatiivinen ja varsisolu sp. hiukkasessa. b. Naarasgametofyytti muuttunut soluisiksi protallioiksi. Munapesäkkeiden alkusolut jakaantuneet muodostaen keskussolun sekä kaulasolujen emosolun. c. Keskussolut laajenneet. Kaulasolujen emosolut jakaantuneet. Generatiivinen ja varsisolu laskeutuneet siiteputkeen. d. Keskussolut rakkula-asteella. Generatiivinen solu kääntynyt varsisolun yläpuolelle ja jakaantunut muodostaen 2 siittiösolua. e. Keskussolu on jakaantunut muodostaen munasolun ja linssimäisen pohjakanavasolun. Munapesäke on nyt valmis hedelmöitystä varten. Siiteputki on kasvanut toisen munapesäkkeen kaulalle. Varsisolu ja siittiösolut ovat laskeutuneet siiteputken yläosasta. f. Hedelmöitynyt munapesäke, jossa siittiö- ja munatuma syngamissa. g. 2-tumainen alkio. h. 4-tumainen alkio. r. 4-tumaste munapesäkkeen pohjalla. j. 8-soluinen alkio l. primäärinen proembryo. k. Ensimmäinen sisäinen jakaantuminen tapahtunut. Alkio 12-soluinen. l. 16-soluinen sekundäärinen esialkio valmis neljine solukerrosineen. m. Esialkiovaihe päättynyt. Korvausripustajasolut (E1-solukerros) pitenemässä. n. Korvausripustajasolut työntäneet E-kerroksen ulos munapesäkkeestä. o. Alkio-ontelo muodostunut ja munapesäkkeet sulautuneet siihen. Alkio laajenevan ontelon kärjessä. p. Siemenvalkuainen ja sen alkio-ontelossa täysimuotoinen alkio. — MIKKOLA (1969).

tystä nimitetään embryologiaksi ja hedelmöityksen jälkeistä vaihetta embryogeeniseksi.

Munapesäkkeessä kehittyvää alkioita sanotaan esialkioksi. Esialkiovaihe alkaa hedelmöityksestä ja päättyy korvikeripustajasolujen (E_1 -solukerros kuvassa 2) pitenemiseen. Siitä lähtien puhutaan myöhemmästä embryogeenisestä.

Tavallisesti pölykammiassa on muutamia siitepölyhiukkasia, ja useammassa kuin yhdessä munapesäkkeessä tapahtuu myös hedelmöitys. Niinpä siemenvalkuaisen sisään syntyvässä alkio-ontelossa, johon munapesäkkeetkin sulautuvat, on tavallisesti kehittymässä yhtä aikaa enemmän kuin yksi alkio. Sirkka-lehtien aiheiden ilmestyessä suurimpaan ja useimmiten ontelon kärjessä olevaan alkioon, muut vähitellen degeneroivat, joten yleensä vain yksi alkio jää jäljelle. Tällöin siemenvalkuainen on jo kovasti kasvanut, ja nukellus on litistynyt ohueksi kerrokseksi sen ympärille. Kehitys jatkuu alkion kasvaessa ja erilaistuessa edelleen sekä vararavinnon kertyessä siemenvalkuaisen soluihin.



Kuva 3. *P. abies* Ru 29:n siitepölyhiukkasten (120 kpl.) itäminen *P. abies* Ru 1:n siemenaiheissa (MIKKOLA 1969).

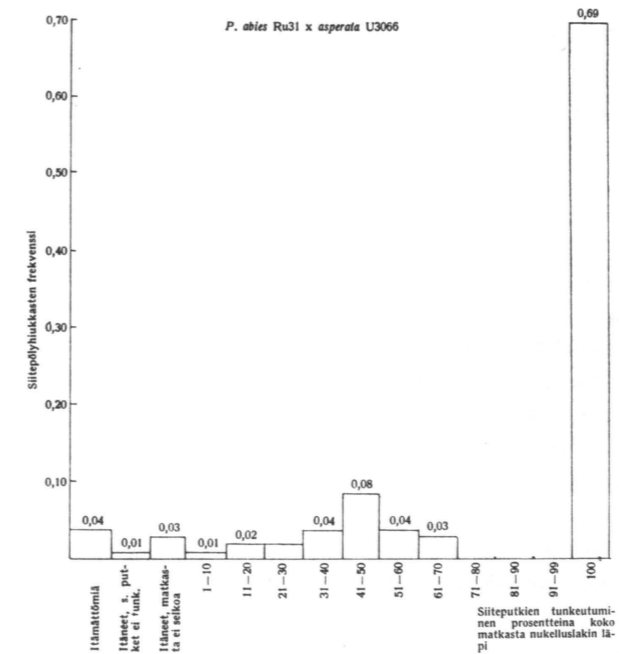
Kuva 4. *P. mariana* E2431:n siitepölyhiukkasten (229 kpl.) itäminen *P. abies* Ru1:n siemenaiheissa (MIKKOLA 1969).

3. VIERAAN LAJIN SIITEPÖLYLLÄ PÖLYTETTYJEN SIEMENAIHEIDEN KEHITYS

Kaikissa tutkituissa kuusilajien välisissä risteutyksissä esiintyi siiteputken kasvun estymistä eli inkompatibiliteettia. Yksikään siiteputki ei tunkeutunut nukelluslakin läpi munapesäkkeeseen seuraavissa risteutyksissä: *P. abies* × *mariana*, *P. abies* × *omorika* ja resiprookkinen risteytys, *P. abies* × *jezoensis* ja resiprookkinen risteytys, *P. mariana* × *glauca*, *P. mariana* × *asperata* ja *P. mariana* × *jezoensis*.

Inkompatibiliteetin ollessa täydellistä voitiin joissakin tapauksissa todeta, että siiteputkien kasvu oli jo alusta lähtien hidastunutta. Lopulta niiden eteneminen pysähtyi kokonaan kesken matkan (kuva 4). Syynä tähän näytti useissa tapauksissa olevan siiteputkien kykenemättömyys irroittaa nukellusoluja toisistaan ja raivata tietään nukelluslakin läpi. Sukujen välisessä risteutyksessä *Picea abies* × *Pinus silvestris* siitepölyhiukkaset itivät, mutta siiteputket eivät ollenkaan tunkeutuneet nukellukseen. Myös niissä kuusilajien välisissä risteutyksissä, joissa tapahtui hedelmöityksiä, osa siiteputkista pysähtyi kasvussaan kesken matkan (kuva 5).

Osa munasoluista hedelmöityi seuraavissa risteutyksissä: *Picea abies* × *glauca* ja resiprookkinen, *P. abies* × *asperata*, *P. abies* × *koyamai*, *P. abies* ×



Kuva 5. *P. asperata* U3066:n siitepölyhiukkasten (108 kpl.) itäminen *P. abies* Ru31:n siemenaiheissa. (MIKKOLA 1969).

obovata, *P. mariana* × *omorika* ja *P. jezoensis* × *omorika*. *P. abieksen* ja *glaucan* väliset risteytykset osoittautuivat steriileiksi kaikkien hybridialkioiden tuhoutuessa. Ilmeisesti myös *P. jezoensiksen* ja *P. omorikan* välillä vallitsee samanlainen steriilisyyys. Sensijaan muissa tapauksissa osa alkioista kehittyi täysikokoisiksi.

Hybridialkioiden kuolemista tapahtui kaikissa lajiristeytyksissä, joissa niitä syntyi. Ne tuhoutuivat yleensä esialkioasteella. Kehityksen pysähtymistä tapahtui kaikissa esialkiovaiheissa syngamiasteelta 16-soluvaiheeseen. Muutamissa tapauksissa korvikeripustajasolut olivat pidenneet ennen alkion kuolemista, joten tällöin tuhoutuminen oli tapahtunut myöhemmän embryogeneesin jo aiettua.

Osa kuolleista alkioista oli rakenteensa puolesta täysin normaaleja. Myös epänormaalia kehitystä esiintyi hybridialkioissa. Se johtui useimmiten siitä, että alkion eri tumien tai solujen kehitys pysähtyi eri aikaan. Näin muodostui alkio, jossa oli epänormaali lukumäärä tumia tai erikokoisia ja -muotoisia soluja.

Neljässä risteytyksessä, *P. abies* × *asperata*, *P. abies* × *koyamai*, *P. abies* × *obovata* ja *P. mariana* × *omorika* osa alkioista kehittyi täysimuotoisiksi ja syntyi normaalinnäköistä täyttä siementä. Kolmesta ensinmainitusta risteytyksestä saatiin riittävästi siementä idättämistä varten, ja voitiin todeta näiden hybridisiementen olevan itämiskykyisiä.

4. YKSILÖIDEN MERKITYS RISTEYTYVYYDEN KANNALTA

P. abieksen ja *P. glaucan* välisessä risteytyksessä tutkittiin siiteputkien tunkeutumista nukelluslakin läpi 5 erilaisessa yksilökombinaatiossa. Samaan proveniensiin kuuluvien yksilöiden välillä ei siiteputkien tunkeutumisessa nukelluslakin läpi esiintynyt merkitseviä eroja. Eri proveniensiin kuuluvien yksilöiden välillä sensijaan todettiin tilastollisesti merkitsevä ero. Tämä inkombiliteetissa esiintyvä ero ei kuitenkaan vaikuttanut lopulliseen risteytyvyyteen, sillä kaikissa kombinaatioissa hybridialkiot kuolivat 100 %:sesti.

P. abies-yksilöiden siiteputket tunkeutuivat huomattavasti paremmin *P. glaucan*, *marianan* ja *omorikan* nukelluksiin kuin näiden lajien yksilöiden siiteputket *P. abieksen* nukelluksiin (taulukko 1). (Resiprookkisia risteytyksiä ei tosin suoritettu samojen yksilöiden välillä). Tälläkään ilmiöllä ei ollut lopullisen risteytyvyyden kannalta merkitystä, vaan kaikissa tapauksissa nämä lajiristeytykset jäivät steriileiksi.

Niissä lajiristeytyksissä, joissa ei esiintynyt täydellistä steriilisyyttä, saatiin normaaleja täysiä siemeniä kaikista eri yksilöiden välisistä risteytyksistä (9 erilaista yksilökombinaatiota yhteensä näissä 4 risteytyksessä). Lopullisessa lajien välisessä steriilisyydessä ei siis esiintynyt yksilöiden välisiä eroja. Saattaa kuitenkin olla, että käytettäessä risteytyksiin suurempia määriä eri proveniensiä edustavia yksilöitä tällaisia eroja pystytään osoittamaan.

♀	MORINDA						CASICTA	OMORIKA	PINUS SILVESTRIS
	ABIES	GLAUCA	ASPERATA	KOYAMAI	OBOVATA	MARIANA	JEZOENSIS	OMORIKA	PINUS SILVESTRIS
MORINDA	ABIES	41.3 0.34 17	82.3 0.72 15	93.5 0.83 14	93.8 0.84 18	9.0 0.00 22	VERY SMALL 0.00 26	3.3 0.00 25	0.00 0.00
GLAUCA	0.97 17								
MARIANA	26.6 0.03 22	28.0 0.00 19	14.4 0.00 19				20.8 0.00 28	0.92 17	
CASICTA	SITCHENSIS	* 0.34 24	T 22				* 78.4 0.39 14		
JEZOENSIS	0.00 26							0.13 20	
OMORIKA	OMORIKA	24.3 0.00 25						L 24	

a T ; b T ; c T ; d * ; h 28.0
e T ; f W ; g L i 0.00 j 19

Taulukko 1. Kuusilajien risteytyvyys verrattuna morfologiaan ja taksonomiseen ryhmittelyyn. a. Osa alkioista kehittyi täysimuotoisiksi. b. Kaikki alkioit tuhoutuvat varhaisella asteella. c. Alkioita ei muodostu. d. Tuloksia ei voida verrata muihin risteytyksiin, koska olosuhteet olivat erilaiset. e. THAARUP 1945, WRIGHT 1955. f. WRIGHT 1962. g. LANGNER 1959. h. Siiteputkien keskimääräinen tunkeutuminen prosenteissa koko matkasta nukelluksen lävitse. i. Nukelluksen läpi kasvaneiden siiteputkien frekvenssi. j. Lajien välisten morfologisten erojen indeksi (WRIGHT 1955). — MIKKOLA (1969).

5. LAJIEN RISTEYTYVYYS VERRATTUNA NIIDEN MORFOLOGISIIN EROIHIN JA TAKSONOMISEEN RYHMITTELYYN

Kuusisuku on hyvin yhtenäinen lajien muistuttaessa morfologisesti suuressa määrin toisiaan. MAYR (1890) jakoi suvun kolmeen sektioon: *Morinda* Mayr, *Casicta* Mayr ja *Omorika* Willk. Samaa ryhmittelyä on senjälkeen käytetty joissakin käsikirjoissa (esim. DALLIMORE et al. 1966). Tämä jako kolmeen sektioon on otettu myös taulukkoon 1. Kuitenkin eräissä käsikirjoissa kuusen lajit on ryhmitetty kahteen sektioon (esim. MELCHIOR & WEDERMANN 1954): *Eupicea* Willk. ja *Omorika* Willk..

WRIGHT (1955) ei hyväksy kuusisuvun jakamista sektioihin. Hän on tehnyt yhteenvedon 31 kuusilajin morfologiasta aikaisempien samoin kuin omien tutkimustensa perusteella. Laatimansa yhteenvedon mukaan hän on esittänyt taulukon, jossa lajien väliset morfologiset erot on ilmaistu numeerisesti eräänlaisina indekseinä. Indeksi on saatu antamalla eri muoto-opillisille piirteille eri »painoisia» arvoja 1, 2 tai 3 ja laskemalla yhteen niiden piirteiden arvot, joiden

suhteen verrattavat lajit toisistaan eroavat. Kaikkiaan 32 piirrettä käsiteltiin ja suurin kahden lajin välisiä eroja kuvaava indeksi Wrightin taulukossa on 31.

Taulukkoon 1 on koottu tietoja kuusilajien välisestä risteytyvyydestä. Omia tuloksia on täydennetty kolmessa tapauksessa muiden luotettavista tutkimuksista, joissa saaduissa hybrideissä on osoitettu risteytyksessä hedepuuna olleen lajin piirteitä. Mukaan ei ole otettu risteytyvyydestä tietoja, jotka on saatu pölyttämällä vaillinaisesti tai ei ollenkaan eristettyjä kukintoja ja jättämällä »oletetut hybridit» tutkimatta (esim. WRIGHT 1955).

Tarkastelemalla taulukkoa 1 voidaan todeta, että lajien risteytyvyys noudattaa huonosti Wrightin morfologisista eroista laatimia indeksejä. Risteytyvyys ei puolla myöskään suvun jakamista esitettyihin kolmeen sektioon. Lajien luokittelu kahteen sektioon sopii hieman paremmin yhteen lajien välisestä steriilisuudesta saatujen tietojen kanssa. Tässä ryhmittelyssä on luettu *P. omorika*, *sitchensis* ja *jezoensis* samaan sektioon. Kuitenkin siinäkin *P. mariana* on erotettu *P. omorikasta* sekä *P. galuca* *P. sitchensiksestä* ja *P. jezoensiksestä*.

Saattaa olla, että yhtenäisen kuusisuvun jakaminen sektioihin on keino- tekoista. Lisäksi voidaan ajatella, että WRIGHT (1955) ei ole onnistunut lajien välisiä eroja kuvaavien indeksien laatimisessa. Tuntuuhan esim. *P. abieksen* ja *P. obovatan* välinen melko korkea indeksi hieman oudolta. Verrattaessa lajien morfologista erilaisuutta subjektiivisemmin, ilman indeksejä, risteytyvyyteen, näyttää kuitenkin myös siltä, että tässä suvussa ei kaikissa tapauksissa voida tehdä johtopäätöksiä risteytyvyydestä morfologian perusteella. Esim. kovin erinäköiset *P. omorika* ja *P. mariana* risteytyvät, kun sensijaan melkoisesti toi-

siaan muistuttavien *P. abieksen* ja *P. glaucan* välillä vallitsee steriilisyys. — Risteytyvyyden perusteella voidaan tutkitut kuusilajit jakaa kahteen ryhmään kuvan 6 osoittamalla tavalla.

SCHANTZ & JUVONEN (1966) ovat tutkineet 13 kuusilajin neulasten eteerisiä öljyjä. He pitivät borneoli- ja bornylasetaattipitoisuuksia sopivina verrattaessa lajeja toisiinsa. Neulasöljyjen borneoli- ja bornylasetaattipitoisuus ei nyt puheena olevassa näytä sopivan yhteen kuusilajien risteytyvyyden kanssa. Se ei myös noudata lajien ryhmittelyä 2 tai 3 sektioon.

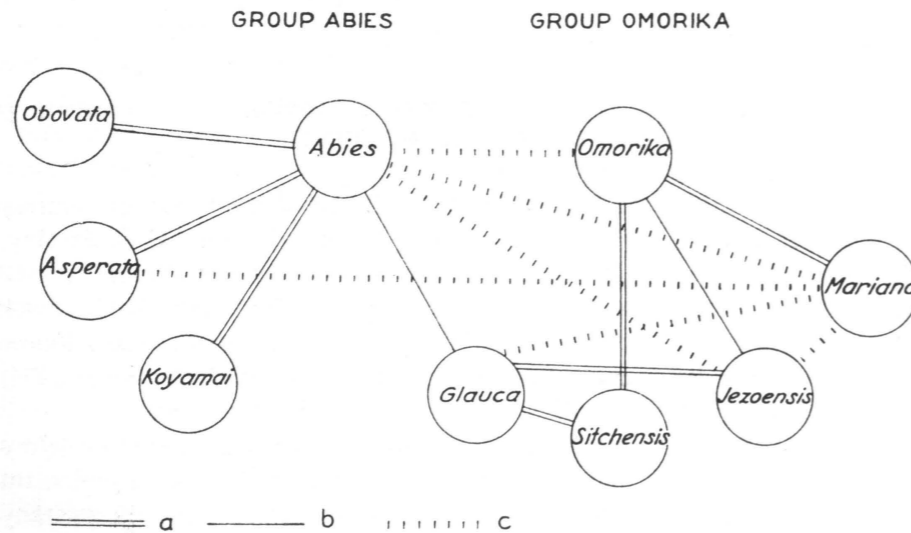
6. KUUSEN HYBRIDITUTKIMUKSEN JATKAMINEN

Kuusisuvussa on vielä runsaasti taloudellisesti ja taksonomisesti mielenkiintoisia lajipareja, joiden risteytyvyyttä ei ole testattu. On kuitenkin myös tärkeitä nopeasti siirtyä aikaa vieviin kasvatutkimuksiin. Ensimmäiset maassamme valvotuin pölytyksin aikaansaadut kuusihybridit ovat vasta yhden kasvukauden ikäisiä. Paitsi hybridejä, joiden toisena vanhempana on kotoinen *P. abieksemme* kokeilemisen arvoinen on esim. risteymä *P. mariana* × *omorika*.

Nopeakasvuisellakaan hybridillä ei ole käytännössä merkitystä, ellei sen massatuotantoa pystytä järjestämään. Valvotuin pölytyksin ei ainakaan nykyisellä tekniikalla saada aikaan kuusen hybridisientä riittävässä määrin käytännön viljelyä varten. Tarvitaan varmastikin melkoisesti tutkimustyötä, jotta tehokkaasti hybridejä tuottava siemenviljelmä osattaisiin suunnitella.

KIRJALLISUUS

- DALLIMORE, W., JACKSON, B.A. & S.G. HARRISON 1966. A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae. —729 pp. London.
- DOYLE, J. —1957. Aspects and problems of conifer embryology. *Advan. Sci.* 14 (54); 120—130.
- KLAHEHN, F. U. & W. P. WHEELER 1961. X-ray study of artificial crosses in *Picea abies* (L.) Karst. and *Picea glauca* (Moench) Voss. *Silv. Genet.* 10, 71—77.
- LANGNER, W. Ergebnisse einiger Hybridisierungsversuche zwischen *Picea sitchensis* (Bong.) und *Picea omorika* (Pancic) Purkyne. *Silv. Genet.* 8, 138—143.
- MAYR, H. 1890. Monographie der Abietineen des Japanischen Reiches (Tannen, Fichten, Tsugen, Lärchen und Kiefern) in systematischer, geographischer und Forstlicher Beziehung. 104 pp. Tokio.
- MELCHIOR, H. & E. WEDERMAN 1954. A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien I. 367 pp. Berlin.
- MIKKOLA, L. 1969. Observations on interspecific sterility in *Picea*. *Ann. Bot. Fennici* 6, 285—339.
- VON SCHANTZ, M. & S. JUVONEN 1966. Chemotaxonomische Untersuchungen in der Gattung *Picea*. *Acta Bot. Fennica* 73, 1—51.
- THAARUP, P. 1945. Bastarden Sitkagran Hvidgran. *Dansk Skovforen. Tidsskrift.* 30, 381—384.



Kuva 6. Tutkittujen lajien ryhmittely sisäisten risteytymisesteiden mukaan. a. Täysimuo- toisia alkiota kehittyä. b. Osa siiteputkista kasvaa nukelluksen läpi, mutta alkiot kuolevat. c. Täydellinen inkompatibiliteetti. — MIKKOLA (1969).

- TIGERSTEDT, P. M. A. ja E. MALMIVAARA 1970. Metsänjalostuksen mahdollisuudet. I. Pluspuiden valintaero ja siemenviljelysten valintatyö. *Silva Fennica* 4, 2: 101–118.
- WRIGHT, J. W. 1955. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. *Forest Sci.* 1, 319–349.
- »— 1962. Genetics of forest tree improvement. *FAO Forest and Forest Prod. Stud.* 16, 1–399 (Rome).

SUMMARY:
ON THE CROSSABILITY OF PICEA SPECIES

Seed development was microscopically studied after controlled pollinations. In all the interspecific crosses incompatibility occurred. In the following crosses the growth of all the pollen tubes stopped before they had penetrated through the nucellar cap: abies × mariana, abies × jezoensis (and the reciprocal), abies × omorika (and the reciprocal), mariana × glauca, mariana × asperata, mariana × jezoensis and Picea abies × Pinus silvestris.

Some of the eggs were fertilized in the crosses Picea abies × glauca (and the reciprocal), abies × asperata, abies × koyamai, abies × obovata, mariana × omorika and jezoensis × omorika. Embryo degeneration was observed in all these crosses. All the embryos died in the crosses abies × glauca (and the reciprocal) as well as jezoensis × omorika. Adequate amounts of full seed for germination test was obtained from the crosses abies × asperata, abies × koyamai and abies × obovata. In all these crosses there were seeds which were able to germinate and the hybrids are now one growth season old.

KANNATTAJAJÄSENET — UNDERSTÖDANDE MEDLEMMAR

CENTRALSKOGSNÄMNDEN SKOGSKULTUR
SUOMEN PUUNJALOSTUSTEOLLISUUDEN KESKUSLIITTO
OSUUSKUNTA METSÄLIITTO
KESKUSOSUUSLIIKE HANKKIJA
SUNILA OSAKEYHTIÖ
OY WILH. SCHAUMAN AB
OY KAUKAS AB
RIKKIHAPPO OY
G.A. SERLACHIUS OY
TYPPI OY
KYMIN OSAKEYHTIÖ
SUOMALAISEN KIRJALLISUUDEN KIRJAPAINO
UUDENMAAN KIRJAPAINO OSAKEYHTIÖ
KESKUSMETSÄLAUTAKUNTA TAPIO
KOIVUKESKUS
A. AHLSTRÖM OSAKEYHTIÖ
TEOLLISUUDEN PAPERIPUUYHDISTYS RY
OY TAMPELLA AB
JOUTSENO-PULP OSAKEYHTIÖ
TUKKIKESKUS
KEMI OY
MAATALOUSTUOTTAJAIN KESKUSLIITTO
VAKUUTUSOSAKEYHTIÖ POHJOLA
VEITSILUOTO OSAKEYHTIÖ
OSUUSPANKKIJEN KESKUSPANKKI OY
SUOMEN SAHANOMISTAJAYHDISTYS
OY HACKMAN AB
YHTYNEET PAPERITEHTAAT OSAKEYHTIÖ