

YMPÄRISTÖ- JA PERINTÖTEKIJÖIDEN VAIKUTUS MÄNNYN ILMIASUUN POHJOIS-KARJALAN PIIRIMETSÄ- LAUTAKUNNAN SIEMENVILJELYKSESSÄ TOHMAJÄRVELLÄ

PEKKA RAUTIAINEN

SUMMARY:

THE EFFECT OF ENVIRONMENTAL AND GENETICAL FACTORS ON THE
PHENOTYPE OF PINE IN A SEED ORCHARD IN NORTH KARELIA

Saapunut toimitukselle 15. 6. 1971

Tutkimuksessa pyrittiin selvittämään Pohjois-Karjalan piirimetsälautakunnan omistaman, Tohmajärvellä sijaitsevan männyn (*Pinus silvestris*) siemenviljelyksen geneettistä rakennetta. Tutkimusmenetelmä perustui eri kloonien pituuskasvun, oksien lukumäärän ja oksakulman sisäisen ja välisen vaihtelun mittaamiseen ja niiden perusteella laskettavien periytyvyysosamäärien eli »broad sense» heritabiliteettien määrittämiseen. Lisäksi tarkasteltiin kloonien käpytuottoa käpyjä tehneiden vartteiden suhteellisen osuuden ja vartetta kohti lasketun keskimääräisen käpymäärän avulla.

Pituuskasvulle saatu »broad sense» heritabiliteetti oli korkein lasketuista heritabiliteeteista. Sen arvoksi saatiin 0.92. Tämä luku ilmaisee, että 92 % männyn ulkoasusta oli perintötekijöiden aiheuttamaa Tohmajärven siemenviljelyksessä. Oksien lukumäärän heritabiliteetti oli 0.87 ja kolmen paksuimman oksan oksakulman 0.84. Tulokset saatiin vuosien 1967, 1968 ja 1969 keskiarvoina. Kaikkien edellä mainittujen kolmen ominaisuuden suhteen perintötekijät määräsivät männyn ilmiäsen Tohmajärven siemenviljelyksessä lähes 90 %:sti. Keski-suomalaisten kloonien vartteista teki käpyjä keskimäärin 26.3 % ja eteläsuomalaisten 11.2 %. Edelliset tekivät keskimäärin 7.9 käpyä ja jälkimmäiset 3.9 käpyä kerättyä vartetta kohti. Jalostuksen kannalta saadut periytyvyyttä koskevat tulokset olivat erittäin hyviä, sillä ne osoittivat tutkittujen ominaisuuksien periytyvyyden voimakkuutta. Risteytysjälkeläisten voidaan niin ollen odottaa muistuttavan erittäin paljon vanhempiaan pituuskasvun, oksaisuuden ja oksakulman suhteen.

Tarkkoja kasvun lisäyksiä ei voitu arvioida tehdyn tutkimuksen perusteella, koska tutkittuun perinnölliseen vaihteluun sisältyi sekä dominanssi että additiivinen vaihtelu. Tulokset viittasivatkin siihen, että dominanssilla olisi merkittävä osuus Tohmajärven siemenviljelyksen perinnöllisestä vaihtelusta. Kuitenkin korkean »broad sense» heritabiliteetin ansiosta voitiin olettaa, että myös »narrow sense» heritabiliteetti oli korkea ja siis siemenviljelyksen perustamisella ollaan päästy toivottuun tulokseen: eri ominaisuuksien mahdollisimman täydelliseen siirtymiseen jälkeläistöön. Pituuskasvu näytti olevan edullisempi jalostuksen kohde kuin laatu, mutta erot eivät olleet suuria.

1. JOHDANTO

Metsänjalostuksessa on vaikea määritellä molempien vanhempien genotyyppijä, sillä isäpuuta ei tunneta muuta kuin valvotuissa risteytyksissä. Tätä haittaa voidaan eliminoida perustamalla siemenviljelyksiä, joissa pyritään siihen,

että viljelmän oma, hyvälaatuisista puista peräisin oleva siitepöly pölyttäisi emikukat ja näin molempien vanhempien toivotut ominaisuudet tulisivat samaan yksilöön. Siemenviljelyksen kantapuiden fenotyyppiin perustuva valinta ei anna vielä varmuutta siitä, että myös jälkeläiset ovat hyvälaatuisia, vaikka tiedetäänkin, että jälkeläiset muistuttavat vanhempiaan. Ennen kaikkea jää tunteamattomaksi, paljonko vanhempien hyvistä ominaisuuksista periytyy jälkeläisiin ja paljonko kantapuiden ilmiästä on ylipäänsä perintötekijöiden aiheuttamaa.

Jalostustyön intensiivisyyden lisääntyessä joudutaan etsimään vastauksia edellä esitettyihin kysymyksiin. Niiden selvittämistä on pidettävä edistyvän ja taloudellisesti kannattavan jalostustyön pohjana. Ympäristö- ja perintötekijöiden vaikutukset erotetaan toisistaan sukulaisryhmien välisten ja sisäisten vaihteluiden avulla. Sukulaisryhmän muodostaa samasta yksilöstä kasvullisesti monistettu kloni, puoli- tai täysisisarusperhe. Sukulaisryhmien välistä ja sisäistä vaihtelua on usein kuvattu varianssien ja niistä laskettujen F-arvojen avulla. F-arvo ilmoittaa geneettisen ja ympäristövarienssin välisen eron merkitsevyyden. LUSH (1937) esitti kehittyneemmän menetelmän periytyvyyden määrittämiseksi. Hän ilmaisi sen periytyvyysosamäärä- eli heritabiliteettikäsitteen avulla. Heritabiliteetilla tarkoitetaan geneettisen vaihtelun osuutta kokonaisvaihtelusta. Geneettinen vaihtelu käsittää kolme osatekijää, additiivisen vaihtelun, dominanssin ja epistasian. Additiivisen vaihtelun aiheuttaa yksilöön kertyneiden samaan lokukseen kuuluvien geenien yhteisvaikutus (LUSH 1937). Additiivinen osa periytyy jälkeläistöön sellaisenaan. Dominanssin ja epistasian aiheuttamat vaikutukset eivät periydy suoraan, vaan ne muodostuvat yksilöllisesti risteytysjälkeläisissä. Nekin ovat kuitenkin geneettisesti määräytyviä ja aiheuttavat osan jälkeläisten geneettisestä kokonaisvaihtelusta (HJORTH 1963). Epistasia johtuu eri lokuksissa sijaitsevien geenien yhteisvaikutuksesta ja dominanssi vallitsevista geneeistä (NAMKOONG, SNYDER & STONECYPHER 1966). Additiivisen vaihtelun osuus kokonaisvaihtelusta ilmaistaan »narrow sense» heritabiliteetilla (h^2ns) ja koko geneettisen vaihtelun osuus taas »broad sense» heritabiliteetilla (h^2bs) (TIGERSTEDT 1969).

Kloonikokeeseen sisältyvät kaikki perinnöllisen vaihtelun aiheuttajat: additiivinen vaihtelu, dominanssi ja epistasia, joten siihen perustuvassa tutkimuksessa pystytään estimoimaan vain »broad sense» heritabiliteetti. Jälkeläiskokeiden avulla voidaan estimoida myös »narrow sense» heritabiliteetti, koska jälkeläiset perivät vain geneettisen vaihtelun additiivisen osan dominanssin ja epistasian muodostuessa niissä yksilöllisesti uudelleen. »Broad sense» heritabiliteetin arvojen soveltaminen on rajoitettua, eikä niitä tulisi arvioida, jos »narrow sense» heritabiliteetin arvioiminen on mahdollista (ROBINSON 1961). »Narrow sense» heritabiliteetin arvot ovat yleensä noin kolmasosa »broad sense» heritabiliteetin arvoista (TODA 1963).

Heritabiliteettia on tutkittu hyvin paljon eri puulajeilla ja niiden eri ominaisuuksilla. Tulokset ovat yleensä kovin kirjavina. Tarkkaan tulokseen pyrittäessä

yleispätevien sääntöjen tekeminen jonkin ominaisuuden periytyvyydestä ei ole mielekäästä, vaan tarvittaessa jokainen populaatio on tutkittava erikseen.

Tässä työssä pyrittiin selvittämään Pohjois-Karjalan piirimetsälautakunnan Tohmajärvellä sijaitsevan siemenviljelyksen geneettistä rakennetta. Koska kysymyksessä oli kloonikoe, jouduttiin tyytymään »broad sense» heritabiliteetin määrittämiseen. Sen avulla tarkasteltiin pituuskasvun, oksakulman ja oksien lukumäärän periytymistä ja sen muuttumista iän mukana. »Broad sense» heritabiliteetti on riittävä haluttaessa tietää, paljonko männyn ulkoasusta johtuu perintö- ja paljonko ympäristötekijöistä tutkitussa siemenviljelyksessä, mutta se ei ilmoita, paljonko näistä ominaisuuksista siirtyy jälkeläisiin. Tämä työ on lyhennelmä metsänhoitotieteen laudaturtyöstä. Sen suunnitteluvaiheessa piirimetsänhoitaja EERO HYVÄRISELTÄ ja metsätalousneuvoja KEIJO KAREISELTA saadut siemenviljelystä koskevat tiedot ja käpytuottoa koskeva aineisto olivat ensiarvoisen tärkeitä. Tutkimusmenetelmän käytäntöön soveltamisessa sain arvokasta apua professori PETER TIGERSTEDTILTÄ. Aineiston automaattista tietojenkäsittelyä ohjasi lisensiaatti PERTTI HARI. Käsikirjoituksen lukivat professori PAAVO YLI-VAKKURI ja tohtori OLAVI LAIHO. Viimeksimainitut antoivat työn sisältöä ja ulkoasua koskevia, vartteenotettuja neuvoja. Kiitän kaikkia yllämainittuja henkilöitä saamastani avusta.

2. TUTKIMUSMENETELMÄT

21. AINEISTO JA SEN KERUU

Pohjois-Karjalan piirimetsälautakunnan Tohmajärvellä sijaitseva siemenviljely on perustettu vuosina 1963—1968. Tähän tutkimukseen otettiin mukaan vain vanhin, vuosina 1963—64 perustettu osa, jossa on yhteensä 1 840 vartetta ja 57 kloonina. Vain tällä alueella vartteet olivat niin kookkaita, että mittaukset voitiin suorittaa luotettavasti. Vartteet on sijoitettu kentälle arpomalla ne koko alueelle jakamatta sitä ensin lohkoihin. Siemenviljely on perustettu vanhalle, kohtalaisen viljavalle etelään viettävälle pellolle. Alueen korkeuserojen takia se ei liene viljavuudeltaan täysin homogeeninen. Tähän viittasi mm. se, että paikoitellen alueella kasvoi rehevää aluskasvullisuutta ja paikoitellen se taas puuttui. Toinen aineiston heterogeenisuutta lisäävä ja tulosten luotettavuutta vähentävä tekijä oli se, että vartteet on istutettu kahtena eri vuotena.

Vartteiden lukumäärä vaihteli klooneittain välillä 18—129. Riittävän toistomäärän aikaansaamiseksi tutkimukseen otettiin mukaan vain kloonit, joissa oli ainakin 30 vartetta. Viimeksi mainituista klooneista tutkimusaineistoon valittiin niin ikään 30 vartetta. Valinta tehtiin systemaattisella otannalla. Menetelmän voidaan katsoa vastaavan tilastollisia vaatimuksia, sillä vartteethan oli sijoitettu kentälle arpomalla (vrt. MATTILA 1969). Kenttätyövaiheessa ilmeni, että siemenviljelystä oli täydennetty joidenkin kloonien osalta runsaastikin.

Täydennysvartteita ei voitu ottaa tutkimukseen mukaan, vaan niiden poistamiseksi aineistoa jouduttiin supistamaan niin, että mainituista 30 vartteesta otettiin mukaan vain 25. Täydennysvartteiden lisäksi poistettavat vartteet määrättiin arvalla. Kloonien lukumääräksi muodostui tällöin 24. Tulokset perustuvat siis 24 klooniiin, joissa kussakin on 25 vartetta.

Aineiston keruu suoritettiin kesällä 1970. Jokaisesta mukaan tulleesta vartteesta mitattiin vuosien 1967, 1968 ja 1969 yhteinen pituuskasvu ja erikseen samojen vuosien oksakiehkuroiden oksien lukumäärät ja kolmen paksuimman oksan oksakulmat. Pituuskasvu mitattiin senttimetrin tarkkuudella vuoden 1967 oksakiehkuran alareunasta vuoden 1970 oksakiehkuran alareunaan. Oksien lukumäärään sisältyivät kaikki elävät oksat ja rungossa kiinniolevat, selvästi havaittavat kuivat oksat. Oksakulma mitattiin ko. vuosikasvaimen ja oksan lähtösuunnan välisenä kulmana asteen tarkkuudella. Mittarina käytettiin viisarilla varustettua, suurikokoista ja läpinäkyvää muovista astelevyä. Tiedot vuoden 1969 käpysadosta saatiin piirimetsälautakunnalta.

22. AINEISTON KÄSITTELY

Aineistosta laskettiin Helsingin yliopiston laskentakeskuksen tietokoneella kolmen vuoden pituuskasvun, oksien lukumäärän ja oksakulman keskiarvot klooneittain. Oksien lukumäärän ja oksakulman keskiarvot laskettiin kullekin vuodelle erikseen. Keskiarvojen lisäksi edellä mainituille ominaisuuksille laskettiin myös variaatiokertoimet. Geneettisen rakenteen selvittämiseksi laskettiin kunkin ominaisuuden suhteen kloonien sisäinen ja välinen neliösomma, vapaiden arvojen luku, keskineliö ja F-arvo. F-arvon laskennassa jouduttiin käyttämään yksisuuntaista varianssianalyysiä kaksisuuntaisen sijasta, koska vartteita ei oltu sijoitettu kentälle lohkoittain. Yksisuuntaisella varianssianalyysillä voidaan verrata toisiinsa vain kloonien välistä ja sisäistä vaihtelua, mutta ei erikseen kloonin sisäistä ja välistä vaihtelua kokonaisvaihteluun (vrt. MÄKINEN 1968, MATTILA 1969). Tästä johtuen kasvupaikan heterogeenisuuden aiheuttaman vaihtelun eliminointi oli epätarkkaa. Se suoritettiin vähentämällä kloonien välisestä vaihtelusta kloonien sisäinen vaihtelu jaettuna toistojen lukumäärällä. Vertaamalla aineistosta laskettua F-arvoa F-jakautuman vertailuarvoon, saatiin tietää oliko väli- ja sisävaihtelun suhde merkitsevä halutulla riskitasolla. Keskineliöiden perusteella kullekin ominaisuudelle laskettiin geneettinen, ympäristö- ja kokonaisvariassi sekä niistä määräytyvä »broad sense» heritabiliteetti (h^2bs).

Piirimetsälautakunnalta saatujen käpytuottoa koskevien tietojen perusteella laskettiin klooneittain käpyjä tehneiden vartteiden suhteellinen osuus eli kävyllisyysprosentti, käpyjen lukumäärä ja paino vartetta kohti ja keskimääräinen kävyn paino klooneittain. Tulokset laskettiin erikseen keski- ja eteläsuomalaista alkuperää oleville vartteille.

3. TUTKIMUSTULOKSET

31. PITUUSKASVU

Pituuskasvun vaihtelu kloonien välillä näytti jo pelkän keskiarvojen tarkastelun perusteella merkitsevältä (taulukko 1). Vaihteluväli oli 85.3 cm:stä 145.4 cm:iin eli 60.1 cm. Koko siemenviljelmän pituuskasvun keskiarvo oli 111.0 cm. Ruotsalainen HAGNER (1970) toteaa juuri ilmestyneessä tutkimuksessaan, että puun sopeutuminen kasvupaikkaan vaikuttaa sen pituuskasvuun, joten pituuskasvun keskiarvojen perusteella tiedetään eri kloonien menestyminen tutkitussa siemenviljelyksessä. Eteläsuomalaisten alkuperien keskiarvo 118.9 cm, on keskisuomalaisten keskiarvoa 109.2 cm parempi. Samankaltaisia tuloksia ovat saaneet useat männyn ja kuusen alkuperien siirtomahdollisuuksia selvittelleet tutkijat (mm. HEIKINHEIMO 1949). Alkuperien väliset erot ilmentävät niiden geneettistä erilaisuutta. Variaatiokerroin kuvaa kloonin sisäistä vaihtelua ja sen suuruus ilmaisee ympäristön, topofyysi-ilmiön ja perusrunkojen aiheuttaman vaihtelun voimakkuutta. Se vaihteli välillä 9.8 ja 28.3. Variaatio-kerroimen ollessa pieni ei ympäristön vaihtelu ole aiheuttanut suuria erilaisuuksia fenotyyppiin, vaan se on voimakkaasti genotyypin määräämä. Kun se on suuri, kyseisen kloonin periytyvyys on pieni ja siitä jalostuksella saatava hyöty on vähäinen, ellei sisäinen vaihtelu aiheudu topofyysistä ja perusrungoista.

F-arvo ilmaisee geneettisen varianssin suhteen ympäristövariassiin. Pituuskasvun F-arvo oli Tohmajärven siemenviljelyksessä 10.9. Se oli suurempi kuin 0.1 prosentin vertailuarvo, joten geneettisen ja ympäristön aiheuttaman vaihtelun ero oli erittäin merkitsevä, toisin sanoen geneeilla, perintötekijöillä, oli erittäin suuri vaikutus pituuskasvuun Tohmajärven siemenviljelyksessä.

ARNBORG ja HADDERS (1957) tulivat lähes samaan tulokseen mäntyklooneja koskevassa tutkimuksessaan. He saivat kyseiseksi F-arvoksi 11.6. Pienemmästä vapausasteiden määrästä huolimatta tämä ero oli myös erittäin merkitsevä. ARNBORGIN ja HADDERSIN tutkimus perustui Keski-Ruotsista, Kratte Masugnista saatuun, miltei saman ikäiseen aineistoon, joten heidän saamansa F-arvo tukee hyvin nyt saatua tulosta.

»Broad sense» heritabiliteetti oli myös erittäin korkea. Sen arvoksi saatiin 0.92. Tähän sisältyy geneettisen vaihtelun additiivinen osa, dominanssi ja epistasia, joten se on aina suurempi kuin pelkän additiivisen osan sisältävä »narrow sense» heritabiliteetti. Saatu »broad sense» heritabiliteetti ilmaisee, että Tohmajärven siemenviljelyksen pituuskasvun vaihtelusta oli 92 prosenttia perintötekijöiden aiheuttamaa ja loput 8 prosenttia jäi ympäristön osuudeksi. Edellisestä voidaan TODAN (1958) mukaan arvioida olevan additiivista, jälkeläistöön siirtyvää vaikutusta noin kolmasosa eli 30 prosenttia.

Saatu »broad sense» heritabiliteetin arvo on merkityksellinen sikäli, että se on korkein mitä männylle (*Pinus silvestris*) on saatu pituuskasvussa tai muissa ominaisuuksissa. WRIGHT sai männyn kaksivuotiaiden jälkeläiskokeiden perus-

Taulukko 1. Vartteiden pituuskasvu (cm) Tohmajärven siemenviljelyksessä vuosina 1967–1969. \bar{X} = keskiarvo, V = variaatiokerroin (%), E = eteläsuomalainen kloni ja K = keskisuomalainen kloni.

Table 1. Height growth (cm) of grafts in the Tohmajärvi seed orchard during the years 1967–69. \bar{X} = mean, V = coefficient of variation (%), E = clone from southern Finland and K = clone from central Finland.

Kloni Clone	\bar{X}	V	Kloni Clone	\bar{X}	V
E 144	109.8	18.9	K 31	105.0	24.1
E 610	120.8	19.4	K 42	103.1	21.4
E 615	109.0	20.0	K 46	107.1	16.2
E 617	112.8	25.6	K 78	115.1	28.3
E 709	145.4	13.4	K 255	115.8	20.3
E 722	103.6	22.4	K 452	119.4	19.6
E 726	92.7	25.8	K 453	102.2	21.6
E 729	122.2	21.8	K 455	111.1	17.2
			K 456	123.3	23.5
			K 459	142.4	9.8
			K 460	102.4	21.1
			K 652	92.6	19.8
			K 657	130.0	20.3
			K 769	104.6	17.5
			K 780	88.1	19.5
			K 783	85.3	24.3
Keskimäärin — Mean	118.9			109.2	

teella »broad sense» heritabiliteetiksi 0.82 ja 0.80 (HATTEMER 1963). EKLUND-EHRENBERG (1963) sai männylle korkeita »narrow sense» heritabiliteetteja, 0.65 ja 0.41. Edellisten lisäksi ARNEORGIN ja HADDERSIN (1957) tulos tukee päätelmää, että pituuskasvun vaihtelu johtuu suurimmaksi osaksi geneettisistä tekijöistä. Saksalainen STERN sai TODAN mukaan (1958) männyn 16-vuotiaiden tainten »narrow sense» heritabiliteetiksi 0.24.

Alan kotimaiset tutkimukset perustuvat jälkeläiskokeisiin ja niissä on laskettu vain »narrow sense» heritabiliteetteja. Sekä TIGERSTEDTIN (1969) kolmen menetelmän keskiarvona saama 0.18, että PALMBERGIN (1970) vapaapölytys-jälkeläistölle laskema pituuskasvun »narrow sense» heritabiliteetti 0.21 olisivat nähtävästi nyt saatua arvoa pienempiä (jos ne olisivat muutettavissa vertailukelpoisiksi).

Tuloksista voidaan päätellä, että Tohmajärven siemenviljelyksessä pituuskasvu oli voimakkaan geneettisen kontrollin alainen ja että suurin osa kotimaisten mäntypopulaatioittemme geneettisestä vaihtelusta johtuu yleensä dominanssista ja epistasiasta.

32. OKSIEN LUKUMÄÄRÄ

Oksien lukumäärä on puutavaran laadun määrittämisessä erittäin tärkeä tekijä. Hyvänä pidetään mahdollisimman vähäoksaista puuta. Tohmajärven siemenviljelyksessä vartteiden oksien lukumäärä kiehkuraa kohti vaihteli (taulukko 2). Oksien lukumäärän ääriarvot olivat vuonna 1967 3.1 ja 5.9, vuonna 1968 3.3 ja 6.8 ja vuonna 1969 4.1 ja 6.2. Vastaavien vuosien keskiarvot koko siemenviljelyksessä olivat 4.1, 4.9 ja 5.4 oksaa. Vartteen vanhentuuessa havaittiin selvää oksien lukumäärän lisääntymistä. Tämä ei johdu yksinomaan luonnollisesta oksien karsiutumisesta, vaan on todennäköistä, että nuorella iällä vartteen oksien lukumäärä kasvaa puun vanhetessa. Etelä- ja keskisuomalaista alkuperää olevien vartteiden väliset erot olivat vähäisiä ja jopa vastakkaiset eri vuosina. Tämän aineiston perusteella ei siis voida tehdä luotettavia johtopäätöksiä alkuperän siirron vaikutuksesta oksien määrällä mitattavaan puun laatuun.

Taulukko 2. Oksien lukumäärä (kpl) vuosien 1967—1969 oksakiehkuroissa Tohmajärven siemenviljelyksessä.

Table 2. Number of branches in the whorls for the years 1967—69 in the Tohmajärvi seed orchard.

Klooni Clone	1967		1968		1969	
	\bar{x}	v	\bar{x}	v	\bar{x}	v
E 144	4.3	27.9	4.6	23.9	6.1	21.3
E 610	4.2	23.8	6.8	30.9	6.0	23.3
E 615	3.4	26.5	3.8	28.9	4.8	14.6
E 617	4.2	28.6	5.8	27.6	5.3	22.6
E 709	3.9	25.6	4.8	14.6	5.9	20.3
E 722	3.6	25.0	4.0	22.5	5.2	19.2
E 726	3.1	32.3	4.2	42.9	4.8	25.0
E 729	3.3	18.2	4.3	41.9	4.9	22.4
Keskimäärin — Mean	3.9		4.8		5.6	
K 31	4.4	31.8	5.2	25.0	5.6	23.2
K 42	3.4	23.5	4.6	30.4	5.2	30.8
K 46	4.0	25.0	4.6	26.1	6.2	19.4
K 78	3.4	35.3	5.2	42.3	5.6	23.2
K 255	3.8	31.6	5.2	38.5	5.6	16.1
K 452	4.5	31.1	4.7	27.7	6.0	15.0
K 453	3.5	22.9	3.7	27.0	4.9	22.4
K 455	4.6	39.1	5.3	26.4	5.9	18.6
K 456	4.8	31.3	5.7	31.6	6.0	26.7
K 459	5.3	30.2	6.0	31.7	6.0	23.3
K 460	5.9	27.1	6.2	27.4	5.2	23.1
K 652	4.2	38.1	5.4	46.3	5.2	23.1
K 657	4.6	21.7	5.0	24.0	5.8	20.7
K 769	4.3	18.6	4.7	19.1	5.0	24.0
K 780	3.1	22.6	3.3	30.3	4.1	19.5
K 783	3.7	35.1	4.6	21.7	5.0	14.0
Keskimäärin — Mean	4.1		5.0		5.4	

töksiä alkuperän siirron vaikutuksesta oksien määrällä mitattavaan puun laatuun.

Oksien lukumäärän suuri vaihtelu ilmentää eri kloonien välisiä geneettisiä eroja tämän tunnuksen suhteen. Sellaisten vartteiden, joiden oksien lukumäärä ja variaatiokerroin ovat pienet, jälkeläisistä on odotettavissa vähäoksaista puuta, mikäli hedelmöittävä siitepöly ei muuta perimää epäedullisemmaksi.

Oksien lukumäärän F-arvo pienenee puun vanhetessa (taulukko 5). Vuonna 1967 se oli 8.4, 1968 7.3 ja 1969 5.2. Se oli siis pienin viimeisessä oksakiehkuroissa. Kaikki arvot olivat kuitenkin merkitseviä 0.1 prosentin riskitasolla eli geenistön aiheuttama vaihtelu erosi erittäin merkitsevästi ympäristön aiheuttamasta vaihtelusta. Oksien lukumäärä oli voimakkaasti perintötekijöiden kontrolloima.

Varianssien perusteella lasketut »broad sense» heritabiliteetti-arvot pienenevät myös vartteen vanhetessa. Niiden arvoiksi saatiin 0.89, 0.88, ja 0.84 ja niiden keskiarvo oli 0.87. Vain 13 prosenttia oksien lukumäärän vaihtelusta johtui ympäristön vaikutuksesta ja loput oli geenistön aiheuttamaa. Oksien lukumäärälle ei ole aikaisemmin estimoitu »broad sense» heritabiliteettia, joten vertailu oli suoritettava vain »narrow sense» arvoihin. EKLUND-EHRENBERG (1963) sai oksien lukumäärän »narrow sense» heritabiliteetin raja-arvoiksi kahdessa eri kokeessa 0.09—0.43 ja 0.14—0.41. Tutkimus oli tehty männyn vapaapölytysjälkeläisillä. Samankaltaisesta kokeesta PALMBERG (1970) sai oksien lukumäärälle »narrow sense» heritabiliteetin 0.25. NILSSON (1968) toteaa, että ympäristöllä on suuri vaikutus oksien lukumäärään.

Tässä tutkimuksessa saatu oksien lukumäärän »broad sense» heritabiliteetti-arvo on aikaisempia suurempi, joten dominanssi ja epistasia vaikuttavat myös hyvin paljon oksien lukumäärään. »Broad sense» heritabiliteetti-arvojen suuret erot aikaisempiin tutkimuksiin verrattuina johtuvat osaltaan myös erilaisista koejärjestelyistä.

33. OKSAKULMA

Oksakulmaa pidetään yleisesti puun laatuun voimakkaasti vaikuttavana ominaisuutena. Mitä suurempi se on, sitä parempi on puun laatu. Oksakulma vaihtelee puun iän mukana merkittävästi. Tohmajärven siemenviljelyksen oksakulman keskiarvo oli vuonna 1967 73.2°, 1968 62.8° ja 1969 53.1°. Nuorien oksakiehkuroiden kulma oli pienempi kuin vanhojen. Nuorissa oksakiehkuroissa eteläsuomalaisten alkuperien oksakulma oli pienempi kuin keskisuomalaisten, mutta ero näytti tasoittuvan iän mukana. Tämän tutkimuksen perusteella ei voida sanoa, johtuiko eri alkuperäalueiden välinen ero kantapuiden välisistä eroista vai kasvupaikan siirrosta. On kuitenkin todennäköistä, että ero oli kantapuista johtuvaa, perinnöllistä.

Keskiarvot ja variaatiokerroimet (taulukko 3) osoittivat, että oksakulmassakin on huomattavaa vaihtelua kloonien välillä ja sisällä. Edullisia siemenkeruukohteita ovat vartteet, joilla on suuri oksakulma ja pieni variaatiokerroin.

Taulukko 3. Vartteiden oksakulma (°) vuosien 1967—1969 oksakiehkuroissa Tohmajärven siemenviljelyksessä.

Table 3. Angle (°) of branching in the whorls for the years 1967—69 in the Tohmajärvi seed orchard.

Klooni Clone	1967		1968		1969	
	\bar{x}	v	\bar{x}	v	\bar{x}	v
E 144	69.1	15.2	63.0	15.9	51.1	20.2
E 610	72.6	13.5	60.2	17.8	46.0	22.4
E 615	70.5	17.0	56.6	23.1	48.9	21.3
E 617	68.5	17.5	56.7	21.2	50.6	20.9
E 709	81.1	12.5	61.7	15.7	47.7	25.2
E 722	72.8	17.0	61.3	17.6	52.6	21.9
E 726	78.0	18.3	65.6	20.3	62.7	18.0
E 729	77.5	15.4	68.3	18.4	57.4	16.2
Keskimäärin — Mean	74.2		61.9		51.2	
K 31	77.1	16.3	69.1	15.6	60.3	13.1
K 42	76.9	15.7	62.3	27.3	47.8	25.5
K 46	62.4	18.6	54.4	14.5	48.8	13.9
K 78	73.3	16.0	66.0	15.5	59.2	20.1
K 255	71.2	19.2	57.5	20.0	49.2	18.1
K 452	68.7	20.1	65.7	18.0	54.6	21.8
K 453	72.8	15.2	60.1	20.8	49.8	16.5
K 455	74.5	19.5	66.2	18.1	55.6	20.5
K 456	67.7	23.5	53.7	28.1	44.9	29.6
K 459	71.4	18.1	59.0	15.6	51.1	24.9
K 460	72.1	13.0	63.7	18.7	53.2	29.3
K 652	84.5	15.3	74.2	17.5	64.6	17.3
K 657	72.1	10.0	67.2	11.8	57.7	17.9
K 769	69.7	17.1	60.8	19.4	49.6	23.0
K 780	77.1	19.3	68.9	16.3	63.5	12.4
K 783	76.3	12.6	66.5	17.3	56.1	11.8
Keskimäärin — Mean	73.3		63.6		54.5	

Oksakulman F-arvot laskettiin kullekin oksakiehkuralle kolmen paksuimman oksan keskiarvona (taulukko 5). Ne vaihtelivat 3.6:sta 8.1:een. Kaikki arvot olivat 0.1 prosentin riskitasolla merkitseviä. Myös oksakulma oli voimakkaasti geenistön säätelemä. ARNBORG ja HADDES (1957) saivat oksakulman F-arvoksi 23.8 (va. 9...103), mikä on myös erittäin merkitsevä. JOHNSON (1964) toteaa, että ympäristö ei vaikuta männyn oksakulmaan. Kaikki tulokset tukevat voimakkaasti toisiaan.

Oksakulman »broad sense» heritabiliteettiä saatiin vuonna 1967 0.81, v. 1968 0.83 ja v. 1969 0.87, jotka myös kuvaavat perintötekijöiden suurta vaikutusta. Vastoin monia aikaisempia tutkimuksia (mm. JOHNSON 1964) oksakulma oli nyt tutkituista ominaisuuksista heikomman geneettisen kontrollin alainen, vaikka sitä pidetään yleensä eniten perintötekijöistä riippuvana. Ek-

LUND-EHRENBERG (1963) on saanut erittäin korkeita männyn oksakulman »narrow sense» heritabiliteettiä, joista suurin oli 0.91 ja piennin 0.14. PALMBERGIN (1970) saamat vastaavat arvot 0.08 ja 0.07 poikkeavat huomattavasti edellisistä. Niiden mukaan oksakulma on miltei kokonaan ympäristön määräämä. NILSSONIN (1968) tulos sattuu kaikkien edellisten keskivälille. Hän toteaa, etteivät oksakulman komponentit eroa merkittävästi toisistaan, toisin sanoen ympäristö ja perimä eivät ole yksin määrääviä, vaan oksakulma muodostuu molempien yhtäsuuren vaikutuksen tuloksena.

Vertaamalla näitä kaikkia tuloksia on erittäin vaikea tehdä johtopäätöksiä. Näyttää siltä, että oksakulman vaihtelussa on enemmän additiivista vaikutusta kuin pituuskasvun ja oksien lukumäärän vaihtelussa. Toisaalta olisi myös puolustettavissa päätelmä, että oksakulman vaihtelu johtuu lähes kokonaan dominanssista ja epistasiasta. Oksakulma on nähtävästi ominainen kullekin populaatiolle. Tohmajärven siemenviljelyksessä sen heritabiliteetti oli riittävän suuri laadun jalostukselle.

34. KÄPYTUOTTO

Käpytuottoa koskevat tiedot saatiin piirimetsälautakunnalta. Niistä laskettiin vain periytyvyyden määrittämisessä mukana olleille klooneille käpyjä tehneiden vartteiden suhteelliset osuudet eli kävyllisyysprosentit, vartteesta saadut käpymäärät eli käpysadot ja kävyn keskimääräiset painot. Tulokset laskettiin erikseen eteläistä ja keskisuomalaista alkuperää oleville klooneille (taulukko 4).

Keskisuomalaisten klooniin kävyllisyysprosentin keskiarvo oli 26.3 ja eteläsuomalaisten 11.2. Edellisistä on kerätty käpyjä joka neljännessä vartteesta ja jälkimmäisistä joka kymmenennestä. Keskisuomalaisten klooniin käpytuotto oli puolta runsaampaa kuin eteläisten. SARVAS (1962) on todennut, että valtapituutensa puolesta samanlaisten metsiköiden välillä ei ole siemensadossa maantieteellisiä eroja, joten Tohmajärven siemenviljelmän klooniin käpysadot olisivat nähtävästi olleet yhtäsuuria niiden luonnollisilla kasvupaikoilla. Monet tutkimukset osoittavatkin, että alkuperän siirto etelästä pohjoiseen vähentää kukkimista (mm. SARVAS 1967). Eri ilmastovyöhykkeiltä peräisin olevien klooniin välinen ero kukkimisessa ja käpytuotossa johtuu SARVAKSEN (1967) mukaan perintötekijöistä. Yhdestä vartteesta saadut käpymäärän klooniin keskiarvot johtavat samoihin edellä esitettyihin päätelmiin. Keskisuomalaiset vartteet tuottivat keskimäärin 7.9 käpyä ja eteläsuomalaiset vain 3.9 käpyä kerättyä vartetta kohti. Eteläsuomalaisten vartteiden kävyt olivat hieman keskisuomalaisten käpyjä suurempia.

Käpytuoton aineistosta ei voitu laskea F-arvoja eikä heritabiliteettiä. Klooniin keskiarvojen vertailu osoitti kuitenkin, että niiden välillä oli suuria eroja käpytuotossa, siis perintötekijät vaikuttivat ratkaisevasti kukkimiseen ja siten

Taulukko 4. Vartteiden käpytuotto vuonna 1969 Tohmajärven siemenviljelyksessä.

Table 4. Cone production of the grafts in 1969 in the Tohmajärvi seed orchard.

Kloonin Clone	Vartteita, kpl Number of grafts	Kävylliset vartteet — Cone bearing grafts					
		Kpl Number	%	Käpyjä — Cones			Käpy keskim. Average weight g
				Kpl Total number	Kpl vartetta kohti Number per graft	Yhteensä Total weight g	
K 31	63	3	4.8	8	2.7	45	5.6
K 42	64	28	43.7	137	4.9	1 080	7.9
K 46	42	26	62.0	224	8.6	1 230	5.5
K 255	33	13	39.4	68	5.2	420	6.2
K 452	32	5	15.6	88	17.6	550	6.3
K 453	37	6	16.6	17	2.8	100	5.9
K 455	46	28	60.9	527	18.8	3 730	7.1
K 456	60	18	30.0	141	7.8	860	6.1
K 459	40	21	52.6	99	4.7	610	6.2
K 460	48	6	12.5	43	7.2	240	5.6
K 617	56	1	1.8	2	2.0	15	7.5
K 652	32	1	31.1	4	4.0	30	7.5
K 657	46	24	52.1	484	20.1	2 360	4.9
K 702	59	1	1.7	1	1.0	6	6.0
K 769	39	4	10.2	7	1.7	50	7.2
K 780	44	20	45.4	204	10.2	1 020	7.9
K 783	47	2	42.5	7	3.5	40	5.7
Yht./keskim. Total/Mean	788	207	26.3	2 061	7.9	12 986	6.3
E 144	73	1	1.4	2	2.0	15	7.5
E 610	68	6	8.8	21	3.5	140	6.7
E 615	43	7	1.6	22	3.1	110	5.0
E 640	62	1	1.6	12	12.0	80	6.7
E 709	58	20	34.5	72	3.6	580	8.1
E 722	73	7	9.6	34	4.9	240	7.1
E 726	51	11	21.6	44	4.0	240	5.5
E 729	56	1	1.8	3	3.0	25	8.4
Yht./keskim. Total/Mean	484	54	11.2	210	3.9	1 430	6.8

myös käpytuottoon. Tehtyyn johtopäätökseen on kuitenkin suhtauduttava varauksella, sillä se perustui yhden vuoden tietoihin. Luotettavien tulosten saamiseksi tarvitaan usean vuoden tiedot, koska männyllä siemenvuodet kertautuvat 3—4 vuoden väliajoin. Siemenviljelyksessä kierto voi tosin olla nopeampaa, koska maaperä on normaalia mäntymaata viljavampaa ja vartteilla on runsaasti kasvutilaa. Puutteellisuudestaan huolimatta aineisto johti samaan tulokseen, johon mm. ARNBORG ja HADDERS (1957) päätyivät.

4. TULOSTEN TARKASTELUA

Tämän tutkimuksen tulokset antoivat viitteitä siitä, mitkä kloonit ovat kvantitatiivisesti ja mitkä taas kvalitatiivisesti edullisia. Keskiarvon luotettavuustunnukset, F-arvo ja heritabiliteetti, ilmensivät tutkittujen ominaisuuksien periytyvyyden voimakkuutta, viljelmän geneettistä rakennetta.

Tohmajärven siemenviljelyksestä saadut periytyvyysosamäärän, »broad sense» heritabiliteetin, arvot olivat korkeita ja antoivat hyviä toiveita jälkeläisten lisääntyvistä kasvusta ja parantuvasta laadusta. Monet tutkijat ovat aikaisemmin todenneet, että oksakulma on voimakkaimmin geenistön säätelämä (esim. FIELDING 1953, EKLUND-EHRENBERG 1963 ja JOHNSON 1964), kun taas ympäristöllä on katsottu olevan suurin vaikutus pituuskasvuun (JOHNSON 1964). Tohmajärvellä saadut tulokset olivat viimemainitun suhteessa päinvastaiset. Pituuskasvun fenotyyppistä oli geenien aiheuttamaa 92 prosenttia ja oksakulman 81—87 prosenttia. Oksien lukumäärän heritabiliteetti oli suurempi kuin oksakulman. Jalostuksen kannalta kaikkien kolmen tutkitun ominaisuuden: pituuskasvun, oksien lukumäärän ja oksakulman heritabiliteetit olivat korkeita.

Koejärjestelyt eivät olleet aivan moitteettomat, joten niistä voi johtua jonkin verran virhettä tuloksiin. Siemenviljelys on perustettu alunperin vain sie-

Taulukko 5. Vartemittausten testaustuloksia Tohmajärven siemenviljelyksestä. F = F-arvo, Va = vapausasteiden lukumäärä, Vg = geneettinen vaihtelu, Ve = ympäristövaihtelu, Vp = kokonaisvaihtelu ja h²bs = »broad sense» heritabiliteetti.

Table 5. Statistical check of the data from the Tohmajärvi seed orchard. F = F-value, Va = degrees of freedom, Vg = genetical variation, Ve = environmental variation, Vp = total variation and h²bs = broad sense heritability.

Vuosi Year	F	Va	Vg	Ve	Vp	h ² bs
Pituuskasvu — Height growth						
1967—69	10.9***	23/576	5676.9	522.4	6199.3	0.92
Oksien lukumäärä — Number of branches						
1967	8.4***	23/574	11.8	1.4	13.2	0.89
1968	7.3***	23/574	17.0	2.3	19.3	0.88
1969	5.2***	23/575	7.2	1.4	8.6	0.84
Oksakulma — Angle of branching						
1967	3.6***	23/771	560.5	159.1	719.6	0.78
»	3.9***	23/564	598.3	155.5	753.7	0.79
»	5.5***	23/525	716.6	131.7	848.3	0.85
1968	6.0***	23/572	778.6	131.6	910.1	0.86
»	5.2***	23/567	679.3	132.0	811.3	0.84
»	4.1***	23/554	598.8	146.2	744.9	0.80
1969	8.1***	23/575	798.9	98.5	897.5	0.84
»	7.6***	23/575	875.8	116.1	991.9	0.88
»	4.8***	23/571	622.7	131.3	754.1	0.89

menen tuottoa varten arpomalla vartteet koko alueelle tasaisesti jakamatta niitä lohkojen kesken, joten kasvupaikan vaihtelusta johtuvaa virhettä ei ole pystytty eliminoimaan tarkasti. Tämä ei kuitenkaan selitä saatuja korkeita tuloksia, sillä kasvupaikkaerothan vaikuttavat ympäristön aiheuttamaa vaihtelua suurentavasti.

Toinen virhemahdollisuus kätkeytyy siihen, että siemenviljely on perustettu kahtena eri vuotena. Jos jälkimmäisenä vuotena istutettujen vartteiden määrä on joka kloonissa lähes yhtä suuri, heritabiliteetti on liian pieni. Jos jossakin kloonissa on nuorempia vartteita runsaammin kuin muissa, heritabiliteetti tulee liian suureksi. Vaikutus on sama, jos joitakin hyvin menestyneitä täydennysvartteita, joita ei ole pystytty erottamaan alkuperäisistä vartteista, on tullut tutkimukseen mukaan. Myös varttamisen onnistuminen ja muut perustamisvaiheen erilaisuudet voivat vielä heijastua kloonien erilaisuutena. Ensimmäinen ja kolme viimeistä virhelähdettä tasoittavat osittain toisiaan ja niitä pyrittiin myös kenttätyövaiheessa ja aineiston käsittelyssä minimoimaan, joten tuloksia voidaan pitää jokseenkin luotettavina.

Poikkeuksellisen korkeat »broad sense» heritabiliteetti-arvot ovat mahdollisia, sillä siemenviljelyn perustamisessa on käytetty kahdelta ilmastollisesti erilaiselta alueelta peräisin olevia alkuperiä ja tällöin fenotyypiset erot johtuvat SARVAKSEN (1967) mukaan juuri genotyypistä. Sekä etelä- että keskisuomalaisille alkuperille laskettiin yhteiset heritabiliteetit, koska ne yhdessä muodostavat siemenviljelykokonaisuuden. Niiden välisten risteytysten estäminen ei ole käytännössä mahdollista, ellei niiden oma kukkimismekanismi tee sitä. Tästä syystä ei ole mielekasta määrittää eri alkuperäalueille omia heritabiliteetteja.

Vertaamalla saatuja tuloksia aikaisemmin tarkasteltuihin heritabiliteetteihin, tuntuu todennäköiseltä, että Tohmajärven siemenviljelyn geneettisestä vaihtelusta suurin osa johtui dominanssista ja epistasiasta. Korkeista »broad sense» heritabiliteeteista johtuen myös »narrow sense» heritabiliteetit lienevät korkeita. Siementuottoa kuvaavat tulokset ovat vain »väliaikatietoja», sillä tutkimusajankohta oli liian aikainen luotettavien kävyllisyysprosenttien ja käpysatojen laskemiseksi.

LÄHTEET

- ARNBORG, T. & HADDERS, G. 1957. Studies of some forestry qualities in clones of *Pinus silvestris* L. Acta Horti Gotoburgensis XXI: 125—158.
- CALLAHAM, R. Z. & HASEL, A. A. 1961. *Pinus ponderosa*. Height growth of wind pollinated progenies. Silvae Genetica 10:33—42.
- EKLUND-EHRENBERG, C. 1963. Genetic variation in progeny tests of Scots pine. Studia Forestalia Suecica 10.
- FIELDING, J. M. 1953. Variations in Monterey pine. Forest and Timber Byreau, Australia. Bull. 31.
- HAGNER, M. 1970. The intra-provenance correlation between annual rhythm and growth of single trees of *Pinus silvestris* L. Studia Forestalia Suecica 82.
- HATTEMER, H. H. 1963. Estimates of heritability published in forest tree breeding research,

proceedings of the world consultation of forest genetics and tree improvement. Vol. I. Sect 2a, FAO Stockholm.

- HEIKINHEIMO, O. 1949. Tuloksia kuusen ja männyn maantieteellisillä roduilla suoritetuista kokeista. Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja 37.
- HJORTH, G. E. 1963. Quantitative Genetik. Berlin.
- JOHNSON, H. 1964. Miljöns och genotypens inflytande på tallens växtform i experimentell belysning. Föreningen Skogsträdsförädling. Årsbok p. 115—125. Uppsala 1965.
- LUSH, J. L. 1937. Animal breeding plans. Iowa State College Press, Ames.
- MATTILA, S. 1969. Tilastotiede. Kauppakorkeakoulu. Helsinki.
- MÄKINEN, Y. 1968. Tilastotiedettä biologeille. Kurssimoniste. Turun Yliopiston kasvitieteen laitos. Turku.
- NAMKOONG, G., SNYDER, E. B. & STONE CYPHER, R. W. 1966. Heritability and gain concepts for evaluating breeding systems such as seedling orchards. Silvae Genetica 15:76—84.
- NILSSON, B. 1968. Studier av några kvalitetsegenskapers genetiska variation hos tall (*Pinus silvestris* L.) Institutionen för Skogsgenetik. Skogshögskolan. Nr. 3. Stockholm.
- PALMBERG, Chr. 1970. Heritabiliteetin määrittäminen eräässä männyn (*Pinus silvestris* L.) jälkeläiskokeessa. Metsänhoitotieteen pro-gradutyö. Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitos.
- ROBINSON, P. 1961. Heritability a second look. Statistical genetics and plant breeding. Toim. Hanson, W. W. & Robinson, A. F. Nat. Acad. Sci. Publ. 982:609—614. Washington 1963.
- SARVAS, R. 1962. Investigation on the flowering and seed. crop. of *Pinus silvestris*. Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja 53.
- 1967. Viljelymetsä. Metsätaloudellinen aikakauslehti s. 290.
- STERN, K. 1962. Über die relative Bedeutung von Erbgut und Umwelt für die Variation einiger Merkmale innerhalb von Waldbaumpopulationen. Forstliche Mitteilungen 15:131—134.
- TIGERSTEDT, P. M. A. 1969. Progeny tests in a *Pinus silvestris* L. seed orchard in Finland. Acta For. Fenn. 99.
- TODA, R. 1958. Variation and heritability of some quantitative characters in *Cryptomeria*. Silvae Genetica 7:87—93.
- 1963. Mass selection and heritability studies in forest tree breeding. FAO/Forgen, 2a/2. Stockholm.
- WRIGHT, J. W. 1963. Genetic variation among 140 half-sib Scotch pine families derived from 9 stands. Silvae Genetica 12:83—89.

SUMMARY:

THE EFFECT OF ENVIRONMENTAL AND GENETICAL FACTORS ON THE PHENOTYPE OF PINE IN A SEED ORCHARD IN NORTH KARELIA

This study was made in order to obtain information about the genetical structure of a seed orchard of pine (*Pinus silvestris*) in North Karelia. 25 grafts for each of 24 different clones were chosen for this purpose. Their height growth as well as angle of branching were measured and the number of branches was counted. The broad sense heritability was calculated from these data. For the height growth it was 0.92, for the number of branches 0.87 and for the angle of branching 0.84. These values are the means for the years 1967—69. Grafts from central Finland had cones more often than the southern ones, the frequencies being 26.3 % and 11.2 %. The respective cone numbers were 7.9 and 3.9 per cone bearing graft. Further, it seems that dominance plays a significant role in the genetical variation of this seed orchard and that height growth is probably a more rewarding breeding characteristic than quality, the difference being small, however.