

## METSÄPUIDEN POPULAATORAKENTEN TUTKIMUSMENETELMISTÄ

A. V. CHUDNYI

### SUMMARY:

#### INVESTIGATION METHODS IN FOREST TREE POPULATION STUDIES

Saapunut toimitukselle 1. 2. 1974

Neuvostoliitossa kuten monissa muissakin maissa puiden populaatiotutkimuksissa pyritään selvittämään joko morfologisten ja taloudellisesti tärkeiden ominaisuuksien välistä riippuvuutta taikka toisaalta taloudellisesti tärkeiden tunnusten geneettistä (additiivista) vaihtelua ja tähän jalostuksessa perustuvaa valintahyötyä. Tutkimuksia vaikeuttaa se, että nuoret puuyksilöt eivät anna luotettavaa kuvaa puun ominaisuuksista kypsällä iällä ja se, että nuoriin puihin ei vielä ole kohdistunut mm. resistenssin kannalta tärkeä luonnonvalinta täydessä voimakkuudessaan.

Erään käyttökelpoisen mahdollisuuden populaatiotutkimuksiin näyttävät tarjoavan puun kemialliset ainesosat. Eri syistä ovat nimenomaan terpeenit osoittautuneet käyttökelpoisiksi männyllä suoritetuissa tutkimuksissa. Männyn terpeenikoostumukseen ei vaikuta puun yksilönkehitys eikä fysiologinen tila. Koostumus on kuitenkin riippuvuussuhteessa männyn kasvutyyppiin: korkean  $\alpha$ -pineeni- ja alhaisen  $\Delta^3$ -kareenipitoisuuden luonnehtimat puut kasvavat nuorella iällä nopeasti, toisin kuin yksilöt, joissa ko. terpeenien suhde on päinvastainen. Kasvun kokonaismäärän ja terpeenikoostumuksen välillä ei sen sijaan ole riippuvuutta. Ensinmainitun tyyppiset männyt ovat myös alttiita maannousematuhoille.

Terpeenikoostumusta on tutkittu männyn koko Neuvostoliiton puoleisilla levinneisyysalueella. Yksityiskohtainen tutkimus on suoritettu 121 pisteessä. Tulosten perusteella levinneisyysalue on voitu jakaa selviin vyöhykkeisiin, joita kutakin luonnehtii tietty terpeenikoostumus. Jatkotutkimuksissa voidaan terpeenikoostumusta käyttää indikaattorina taloudellisesti tärkeiden ominaisuuksien valinnassa ja jalostuksessa.

## 1. JOHDANTO

Monilla maapallon alueilla perustetaan luontaisten metsien tilalle keinnollisesti uudistettuja metsiköitä, joita kasvatetaan metsänhoidollisin toimenpitein. Tärkeimpien metsäpuulajien luonnonpopulaatioiden perinnölliset ominaisuudet enempää kuin luonnonvalinnan suunta ja luonnekaan eivät ole vielä riittävästi tunnettuja. Tiedon puute lajien sisäisen vaihtelun luonteesta johtaa usein tilanteeseen, jossa tärkeät viljelymateriaalin geneettisiin ominaisuuksiin vaikuttavat toimenpiteet rakennetaan oleteuille johtopäätöksille eikä tarkoille arvioille. Tämä asiantila rajoittaa merkittävästi mahdollisuuksia lisätä metsien tuottavuutta ja mahdollisuuksia kohottaa niiden laatua.

Nykyään Neuvostoliitossa samoin kuin monissa muissa maissa populaatiorakennetutkimuksia tehdään noudattaen menetelmiä, jotka ovat enemmän tai vähemmän kahden periaatteen johdannaisia. Ensimmäinen periaate sisältää tietyn metsikön kaikkien puiden yksityiskohtaisen kuvauksen, jossa etsitään ulkonaisiin ominaisuuksiin liittyvien ja toisaalta biologisesti tärkeiden tai taloudellisesti arvokkaiden ominaisuuksien korrelaatioita. Toinen periaate sisältää genotyypin vaihtelun suuruuden arvioinnin sekä valintahyödyn määrittämisen puun tärkeimpien ominaisuuksien additiivisen vaihtelun avulla.

Tarkoituksenamme ei ole arvostella näiden periaatteiden etuja ja haittapuolia. Tahtoisimme vain kiinnittää huomiota joihinkin niiden erikoispiirteisiin, jotka tunnetusti vaikeuttavat luonnonpopulaatioiden tutkimista. Ennen kaikkea ei näytä mahdolliselta verrata eri ikäisiä yksilöitä (esim. emopuita ja jälkeläistöä) — tämä koskee useimpia tutkittavista ominaisuuksista. Yksittäisen puun geneettinen arviointi on vaikeaa, kun se perustuu luonnon populaatioita tutkittaessa saatuun aineistoon; tätä tarkoitusta varten on perustettava erityisiä kokeita. Riittävä informaatio populaatiokenteesta saadaan vain puiden sijaitessa täysin umpimähkäisesti ja toisistaan riippumatta, mutta tämä ilmiö on sängen harvinainen luonnossa. Ei näytä mahdolliselta arvioida puuyksilöitä niiden ominaisuuksien mukaan, jotka tulevat esiin ainoastaan tietyissä olosuhteissa. Tällainen ominaisuus on esimerkiksi puiden vastustuskyky hyönteisiä ja muita tuhonaiheuttajia vastaan, joka tulee esiin ainoastaan hyönteisen tai tautia aiheuttavan patogeenin vaikutuksesta.

Useimmat näistä vaikeuksista voidaan mielestämme välttää populaatiokenteen tutkimuksessa käyttämällä luonnossa esiintyvien kemiallisten yhdisteiden testausmenetelmää, jonka olemusta voidaan kaavamaisesti hahmotella seuraavasti: Jokaisesta yksilöstä määritetään testiyhdisteiden, so. yksilöstä toiseen vaihtelevien yhdisteiden, koostumus. Modernin tutkimusvälineistön käyttäminen tekee mahdolliseksi luokitella kaikki puuyksilöt

muutamien luontaisten yhdisteiden laadun perusteella minkä tahansa ikäisenä, mukaanlukien ensimmäiset kasvuvuodet. Kun riippuvuus on löydetty yhdistekoostumuksen ja tiettyjen taloudellisesti arvokkaiden ominaisuuksien kehittymisen välillä, näiden ominaisuuksien periytymistä voidaan arvioida jo paljon ennen kuin ne täysin tulevat esiin. Täten voidaan kohtuullisessa ajassa selvittää usean (2—3) metsäpuusukupolven genotyyppi ja arvioida siten periytyvien ja periytymättömien tekijöiden osuus metsäpuuyhteisön muodostumisessa.

Tämän hypoteesin testaaminen ja edelleen kehittäminen käsittivät useita kokeellisen työn vaiheita. Kaikki kokeet tehtiin tavallisella männällä (*Pinus silvestris* L.).

Käännöksen venäjältä suomeksi on tarkastanut O. LUUKKANEN.

## 2. TESTIAINEEN VALINTA

Ensimmäisen vaiheen muodosti puuyksilöä luonnehtivan ainesosan valinta ja tämän yhdisteen käyttökelpoisuuden tutkiminen. Lähtien kemotaksonomian saavutuksista voidaan sanoa, että sopivimpia käytettäviksi testiaineena, siis aineina jotka ilmaisevat jotakin puun fysiologiasta, ovat orgaanisen synteessin sivutuotteet ja ennenkaikkea terpeenihilivedyt. Näille yhdisteille on luonteenomaista heikko metabolinen aktiviteetti ja verraten pieni adaptiivinen merkitys synteessin primäärituotteisiin verrattuna. Siksi terpeenien geneettisen additiivisen varianssin täytyy olla korkea, mikä puolestaan johtaa huomattavaan genotyypin monimuotoisuuteen. Tämä ilmenee siinä, että terpeenien koostumus todella heijastaa kasviyksilöiden maantieteellistä ja lajeittaista vaihtelua.

Tässä vaiheessa suuri osa työstä keskitettiin orgaanisen kemian analyysimenetelmien kokeilemiseen ja niiden soveltamiseen geneettisen tutkimuksen ja jalostuksen erityisvaatimuksiin. Oli erittäin tärkeätä tutkia kasviyksilön sisäistä terpeenikoostumusta, koostumuksen ontogeneettistä vaihtelua, kasvin fysiologisen kunnan aiheuttamaa vaihtelua jne. On äärimmäisen vaikeaa saada suoraa vastausta kysymykseen, esiintyykö terpeenikoostumuksessa ontogeneettisiä muutoksia. Siksi sovelsimme epäsuoria menetelmiä, jotka ovat osoittaneet, että terpeenien koostumuksessa ei tapahdu mitään havaittavaa muodonmuutosta puun eliaikana. Sen seikan selvittämiseksi, liittyykö terpeenikoostumus puun fysiologiseen kuntoon, toimeenpantiin koe, jossa geneettisesti samanlaiset kasvit kokivat kahden vuoden aikana keinotekoisien kunnan heikentämisen, joka jäljitteli monia luonnossa esiintyviä kuntoa heikentäviä tekijöitä.

Havaittiin, että vesitalouden häiriöt, yhteytysdepressio, synteesiprosessien hidastuminen ja muut mäntyjen elinvoimaa olennaisesti heikentävät aineenvaihdunnan häiriöt eivät kuvastu terpeenikoostumuksessa, eivät sen laadussa eivätkä sen määrässä. Siksi saatoimme tehdä sen johtopäätöksen, että terpeenikoostumus on riittävän luotettava tunnus jalostukseen ja geneetiikkaan liittyvissä kokeissa. Kun tätä tunnusta käytetään, puuyksilön fysiologista tilaa tai ikää ei ole tarpeen arvioida.

### 3. TESTIAINEEN JA MUIDEN TUNNUSTEN VÄLINEN RIIPPUVUUS

Toisen vaiheen muodosti terpeenikoostumuksen ja tärkeimpien puun ominaisuuksien välisen riippuvuuden sekä terpeenien periytymisen tutkiminen. Kokeellisesti määritimme, onko olemassa yhtäpitävyyttä terpeenikoostumuksen ja puun tärkeimpien ominaisuuksien, kuten kasvun, hyönteisiä ja sairauksia vastaan kehittyneen vastustuskyvyn, pihkantuotoksen jne. välillä. Käsittelemme kokeen tuloksia seuraavassa lyhyesti.

Tutkittaessa puupopulaatioita eri maantieteellisiltä vyöhykkeiltä huomattiin, että terpeenikoostumus liittyy kasvutyyppeihin. Puut, jotka tuottavat terpeeniöljyä, jossa  $\alpha$ -pineenipitoisuus on korkea, ovat »varhaiskypsiä», so. ne kasvavat nopeasti ensimmäisinä elinvuosinaan. Toisaalta puilla, joiden  $\alpha$ -pineenipitoisuus on alhainen ja  $\Delta^3$ -kareenipitoisuus korkea, on ominaista nopeampi kasvu elinajan jälkipuoliskolla. Molempiin ryhmiin kuuluvat puut ovat myöhemmällä iällä likipitään samankokoisia.

Niinikään tutkittiin terpeenikoostumuksen ja puiden maannousemankestävyvyyden suhdetta. Tässä monivuotisessa ja monipuolisessa kokeessa kiinnitettiin erityistä huomiota niiden puiden keinotekoiseen infektoimiseen *Fomitopsis annosa*-puhdasviljelmällä, jotka selvästi erosivat toisistaan terpeenikoostumukseltaan. Sitäpaitsi sienien puhdasviljelmää kasvatettiin alustalla, johon oli lisätty terpeeniöljyä ja niiden ainesosia, ja sienien kasvua tarkkailtiin myös sienien puhdasviljelmiin sijoitetuissa oksanäytteissä.

Havaittiin, että puut joiden  $\Delta^3$ -kareenipitoisuus oli korkea ja  $\alpha$ -pineenipitoisuus alhainen, eivät olleet infektoitavissa maannousemalla. Puut, joissa havaittiin ainoastaan rippeitä  $\Delta^3$ -kareenista ja joiden  $\alpha$ -pineenipitoisuus oli korkea, infektoituivat voimakkaasti.

Kokeen aineisto tekee mahdolliseksi sen johtopäätöksen, että terpeenikoostumusta voidaan käyttää niiden ominaisuuksien tunnistamiseen, jotka muuttuvat yhdessä terpeenikoostumuksen muutosten kanssa ja jotka korreloivat näihin geneettisesti. Korrelaatio on ilmeisesti johdettavissa geenien pleiotrooppisesta toiminnasta, ja siksi korrelaatiotason muutoksia voidaan odottaa havaittavan sukupolvesta toiseen. Tämän menetelmän arvo on ilmeinen. Monet tutkijat ovat todenneet, että terpeenihiilivetyjen syn-

teesi on voimakkaan geneettisen kontrollin alainen. Meidän kyseistä periytymistä koskevat kokeemme loivat edellytykset myös yleisemmälle sovellutukselle ja vaihtoehtoisten ominaisuuksien tutkimiselle.

### 4. POPULAATIOIDEN RAKENNE

Kolmannen eli viimeisen vaiheen muodostivat populaation rakenteen analyysi ja luonnonvalinnan suunnan tutkiminen. Päätehtävät tässä vaiheessa olivat perusaineiston genotyypin vaihtelun ja ympäristötekijöiden vaikutuksen määrittely sekä geenimaantieteelliset tutkimukset, so. alleelien suhteellisen frekvenssin tutkiminen eri maantieteellisellä alueella.

Ensimmäinen käsitys luonnonpopulaation perusjoukon genotyypisistä monimuotoisuuksista voidaan saada tutkimalla periytymislakeja. Pääosa genotyypin vaihtelun ja luonnonvalinnan koeaineistosta saadaan kuitenkin tutkimalla kullakin maantieteellisellä alueella kahta populaatiota, vanhempia ja jälkeläistöä. Tiedot jälkeläistön terpeenikoostumuksesta osoittavat genotyypistä alleelien jakautumista tietyllä maantieteellisellä alueella tilanteessa, jossa valintatekijöiden vaikutus ei vielä ole kehittynyt täyteen mittaansa. Tällöin populaatio on lähinnä alkuperäisistä muodoista syntyvää vaihtelua. Luonnonvalinnan suunnan määrittämiseksi meidän pitäisi verrata vanhemmaispopulaatioiden ja jälkeläistöjen suhteellisia geenifrekvenssejä keskenään. Jos alleelifrekvenssi lisääntyy iän mukana, voidaan päätellä valinnan olleen tätä alleelia suosiva ja yksilöiden, joissa se on, olevan sopeutuneempia. On ilmeistä, että jonkin genotyypin sopeutumista parantavan alleelin frekvenssin lisääntyminen jatkuu niin kauan kuin valinta suosii tätä alleelia.

Niin monimutkaisen lajin kuin männyn geenimaantieteellisellä tutkimuksella on suuri teoreettinen ja käytännöllinen merkitys. Tällainen tutkimus on terpeenihiilivetyjen synteesiä kontrolloivien perintötekijöiden eri alleelien suhteiden maantieteellisen vaihtelun selvityksen kannalta välttämätön. Kun oli otettava huomioon männyn esiintymisalueen laajuus, rajoitimme tämän työn niille alueille, joilla tälle puulajille oli ominaista tietynlainen terpeeniöljykoostumus. Tarkempia luonnonpopulaatioiden tutkimuksia vaativien alueiden rajaamiseksi terpeeniäytteiden keskimääräistä koostumusta tutkittiin aluksi paikoista, jotka sijoittuivat tasaisesti yli männyn neuvostoliittolaisen levinneisyysalueen.

Terpeeniöljyt uutettiin 10–20-vuotiaiden puiden nelivuotisista kasvaimista. Keskimääräinen otos koostui viidestäkymmenestä puusta otetuista samanpainoisista näytteistä. Terpeeniöljyt kuvattiin 121 maantieteellisestä paikasta; näytteistä 99 oli luonnonpopulaatioita, 17 paikallisia viljelypopulaatioita ja 5 sekä luonnon- että viljelypopulaatioita.

Terpeeniöljyjen — ennen muuta  $\alpha$ -pineenin,  $\beta$ -pineenin ja  $\Delta^3$ -kareenin koostumuksen — selvän maantieteellisen erilaisuuden voidaan katsoa tekevän mahdolliseksi Neuvostoliiton alueen jakamisen tietyn terpeenikoostumuksen luonnehtimiin vyöhykkeisiin. Populaatioiden yksityiskohtainen tutkiminen jokaisella näistä vyöhykkeistä on välttämätöntä männyn monimuotoisuuden lopullista selvitystä varten. Siirtyminen terpeenien geenimaantieteestä taloudellisesti arvokkaiden ominaisuuksien geenimaantieteseen toteutetaan pitäen pohjana jo tutkittujen merkkiominaisuuksien osoittamaa riippuvuussuhdetta.

Kokemus osoittaa, että yllämainittu terpeenien ja eräiden muiden ominaisuuksien välinen suhde on useissa tapauksissa tehnyt mahdolliseksi populaation rakenteen ennustamisen. Keskimääräisen näytteen koostumuksesta on pystytty esimerkiksi päättelemään, että Kaukasian ja Burjatian männyn eivät ole sienisairauksia kestäviä. Tutkimus onkin vahvistanut, että lahovikaisten puiden prosenttiosuus on sangen korkea näillä alueilla.

Yllä kuvatussa populaatiotutkimuksessa saatu kokeellinen aineisto on hyvin merkittävä erällä muilla biologian aloilla, kuten kemotaksonomiassa, selvitettäessä terpeeniraaka-aineen alueellista jakautumista ja suunniteltaessa arvokkaiden puumuotojen valintaa.

#### KIRJALLISUUS

CHUNDNYI, A. V. 1973. O nekotorykh printsipakh izucheniya struktury populyatsii drevesnykh porod — On some principles of tree species population structure. VNIILM, Pushkino. 13 p.

#### SUMMARY:

##### INVESTIGATION METHODS IN FOREST TREE POPULATION STUDIES

*In the Soviet Union, as in many other countries, two lines of investigation methods can be detected in forest tree population research. On the one hand, the possible relationships between morphological and economically important tree characteristics are studied, and, on the other hand, the genetic (additive) variance of valuable traits which largely determines the expectable genetic gain is investigated. However, it has been found that young trees often do not reliably reflect the situation in a mature tree population, since, for instance, the selection pressure has not acted upon the seedling population to the final degree.*

*According to our studies, an analysis of the terpene composition seems to offer a usable study method for populations of Scots pine. No changes in the*

*terpene composition have been found during ontogeny or as a result of physiological stresses. However, the terpene spectrum seems to reflect the growth rhythm during the life cycle in Scots pine. Individuals with a high proportion of  $\alpha$ -pinene as compared to  $\Delta^3$ -carene seem to grow rapidly during the first half of their life cycle. The opposite is true for pines with low  $\alpha$ -pinene and high  $\Delta^3$ -carene concentration. The former compound also seems to increase susceptibility to *Fomitopsis annosa* infection.*

*Amounts of terpenes have been studied throughout the range of Scots pine within the Soviet Union. A detailed analysis has been conducted in 121 localities. As a result, the range has been divided into zones, each of which is characterized by a distinct composition of terpenes in the pine population. In continuing work, the selection and breeding for economically important characteristics will be based on the information already gained about the variation of terpenes in pine populations.*