

FOLIA FORESTALIA 188

METSÄNTUTKIMUSLAITOS · INSTITUTUM FORESTALE FENNIAE · HELSINKI 1974

PIRKKO VELLING

MÄNNYN (PINUS SILVESTRIS L.) PUUAINEN
TIHEYDEN FENOTYYPPISESTÄ JA
GENEETTISESTÄ VAIHTELUSTA

PHENOTYPIC AND GENETIC VARIATION
IN THE WOOD
BASIC DENSITY OF SCOTS
PINE (PINUS SILVESTRIS L.)

- No 134 Aarne Reunala & Ilpo Tikkanen: Metsätilanomistajat metsätalouden edistämistoiminnan kohteena Keski-Suomessa.
Non-farmer forest owners and promotion of private forestry. 4,—
- No 135 Pentti Hakkila & Olavi Saikku: Kuoriprosentin määrittys sahanhakkeesta.
Measurement of bark percentage in saw mill chips. 1,50
- No 136 Ukko Rummukainen: Vesakontorjunta-aineiden ja rikkakasvinhävitteiden käytöstä metsänviljelyaloilla Suomessa vuosina 1969—1970.
On the use of brush and weed killers on forest regeneration sites in Finland in 1969—70. 4,—
- No 137 Eino Mälkönen: Näkökohtia metsämaan muokkauksesta.
Some aspects concerning cultivation of forest soil. 1,50
- No 138 P. J. Viro: Die Walddüngung auf finnischen Mineralböden. 2,50
- No 139 Seppo Kaunisto: Lannoituksen vaikutus istutuksen onnistumiseen ja luonnon-taimien määrään rahkanevalla. Tuloksia Kivisuon koekentältä.
Effect of fertilization on successful planting and the number of naturally born seedlings on a fuscum bog at Kivisuo experimental field. 1,50
- No 140 Matti Ahonen & Markku Mäkelä: Juurakoiden irrottaminen maasta pyöräkuormaajilla.
Extraction of stump-root systems by wheel loaders. 2,50
- No 141 Yrjö Vuokila: Taimiston käsittely puuntuotannolliselta kannalta.
Treatment of seedling stands from the viewpoint of production. 4,—
- No 142 Pentti Koivisto: Kainuun ja Pohjanmaan talousmänniköiden kehityksestä.
On the development of Scots pine stands in central Finland. 2,—
- No 143 Matti Huovinen, Soini Silander, Paavo Tiihonen & Juho Yli-Hukkala: Hakkuumiehen määrittämään runkolukuun perustuva leimikon pystymittaus.
Stichprobenweise Massenermittlung am stehenden Holz eines ausgezeichneten Bestandes auf Grund von Stammzahlaufnahme durch den Holzfäller. 2,—
- No 144 Esko Leinonen: Puutavaran mittaus kuorma- ja otantamenetelmillä.
Measurement of timber by the load and sampling methods. 4,—
- No 145 Esko Leinonen: Tilavuuspaino-otanta sahatukkien mittauksessa.
Green density sampling in sawlog scaling. 1,50
- No 146 Markku Mäkelä: Kanto- ja juuripuun kuljetus.
Transport of stump and root wood. 2,50
- No 147 Pentti Hakkila, Jouko Laasasenaho & Kari Oittinen: Korjuuteknisiä oksatietoja.
Branch data for logging work. 2,—
- No 148 Pertti Mikkola: Metsähukkapuun osuus hakkuupoistumasta Suomessa.
Proportion of waste wood in the total cut in Finland. 2,—
- No 149 N. A. Osara: Some trends in world forestry with respect to Finland.
Eräitä metsä- ja puutalouden kehitysilmiöitä maailmassa ja Suomessa. 1,—
- No 150 Ole Oskarsson: Suomalaiset plusmännyt ja pluskuuset.
Finnish plus trees of Scots pine and Norway spruce. 14,—
- No 151 Pertti Harstela & Paavo Valonen: Työn tuotos, työntekijän fyysinen kuormittuminen ja värinäältistys pelkässä kaadossa.
Work output, physical load of the worker and exposure to vibration in feeling. 5,—
- No 152 Kari Keipi: Lannoituskustannukset ja tuottojen käsittely metsän lannoituksen kannattavuuslaskelmissa Norjassa, Ruotsissa ja Suomessa.
The concept of forest fertilization returns in Norway, Sweden and Finland. 4,—
- No 153 Hannu Vehviläinen: Palkkaus ja työolot metsäkonetöissä syksyllä 1971.
The working conditions and earnings of forest-machine operators in autumn 1971 in Finland. 9,—
- No 154 Paavo Tiihonen: Kiintokuutiometrin käyttöön perustuvat männyn, kuusen ja koivun kuitupuutaulukot.
Massentafeln mit dem Festmeter als Masseinheit für Kiefern-, Fichten- und Birkenfaserholz. 7,—
- No 155 Paavo Tiihonen: Kiintokuutiometrin käyttöön perustuvat männyn ja kuusen tukki-puutaulukot.
Massentafeln mit dem Festmeter als Masseinheit für Kiefern- und Fichtenblochholz. 2,50
- No 156 Eljas Pohtila: Tulokset Perä-Pohjolan valtionmailla vuosina 1930—45 tehdyistä kuusi-viljelyistä.
Results of spruce cultivation from 1930—45 on state-owned lands in Perä-Pohjola. 1,50
- No 157 Eino Mälkönen: Hakkuutähteiden talteenoton vaikutus männikön ravinnevaroihin.
Effect of harvesting logging residues on the nutrient status of Scotch pine stands. 1,50
- No 158 Kaarlo Kinnunen & Erkki Lähde: Kylvöajankohdan vaikutus kennotaimien kehitykseen ensimmäisen kasvukauden aikana.
The effect of sowing time on development during the first growing season of seedlings grown in paper containers. 2,50
- No 159 Pentti Hakkila: Oksaraaka-aineen korjuumahdollisuudet Suomessa.
Possibilities of harvesting branch raw material in Finland. 2,—
- No 160 Kullervo Etholén: Männyn viljelyn tulos Pohjois-Suomessa ja siemenen alkuperä.
The succes of artificial regeneration of Scots pine in Northern Finland and origin of seed.
Состояние культур сосны в Северной Финляндии и происхождение семян. 3,—

FOLIA FORESTALIA 188

Metsäntutkimuslaitos. Institutum Forestale Fenniae. Helsinki 1974

Pirkko Velling

MÄNNYN (*PINUS SILVESTRIS L.*) PUUAINEEN TIHEYDEN
FENOTYYPPISESTÄ JA GENEETTISESTÄ VAIHTELUSTA

Phenotypic and genetic variation in the wood basic density of
Scots pine (*Pinus silvestris L.*)

ALKUSANAT

Puuaineen tiheyttä ei meillä tähän asti ole otettu huomioon metsänjalostuksen ensimmäisessä, nyt jo jokseenkin loppuun suoritetussa valintavaiheessa, lähinnä käytännöllisistä syistä. Viime vuosina on tiheys kuitenkin useilla tahoilla havaittu tärkeäksi tekijäksi sekä puun laadun että kuiva-aineen saannon kannalta, mikä puoltaa sen huomioon ottamista jatkojalostustoiminnoissa.

Käsillä olevassa tutkimuksessa on pyritty saamaan alustava kuva tiheyden fenotyypisistä vaihtelusta jalostuksen kannalta erilaisissa perusmateriaalityypeissä sekä sen suhteesta eräisiin muihin keskeisiin ominaisuuksiin, ennen kaikkea tilavuuskasvuun, jotta voitaisiin arvioida, missä määrin ja miten muihin valintakriteereihin nähden painotettuna tiheys olisi otettava mukaan jalostustyöhön. Edelleen tutkimuksessa on kartoitettu tiheyden geneettistä vaihtelua,

minkä perusteella voidaan arvioida ominaisuuden periytyvyyttä ja siitä jalostuksella saatavissa olevaa hyötyä.

Tutkimuksen runkona on ollut maatalousmetsätieteellisen tiedekunnan kasvinjalostustieteen pro gradu-työ. Tutkimuksen käynnistymiseen vaikuttivat erikoisesti professorit PETER TIGERSTEDT ja PENTTI HAKKILA, joilta myös työn eri vaiheissa olen saanut runsaasti neuvoja. Tiheyden määrittäminen on suurelta osin suoritettu metsäteknologian tutkimusosastolla, sen laitteistoa ja henkilökunnan asiantuntemusta apuna käyttäen. Esitän parhaat kiitokseni kaikille, jotka ovat niin aineiston keruu- ja käsittely- kuin laskenta- ja käsikirjoitusvaiheessakin olleet mukana auttamassa ja neuvomassa.

Helsingissä marraskuussa 1973

Pirkko Velling

SISÄLLYSLUETTELO

	Sivu
ALKUSANAT	1
SUMMARY	3
TIIVISTELMÄ	4
1. JOHDANTO	5
2. PUUAINEEN TIHEYDESTÄ	5
21. Tiheys- käsite	5
22. Tiheys ja puun laatu	5
23. Tiheyden vaihteluun vaikuttavia tekijöitä	6
24. Tiheyden periytyvyydestä	6
3. TUTKIMUSAINEISTO JA MENETELMÄT	8
31. Aineisto	8
32. Näytteenottomenetelmät	8
321. Vuoden -68 aineisto	8
322. Vuoden -72 aineisto	9
33. Tiheyden määrittäminen	10
331. Kairanlastut	10
332. Kiekot	11
34. Aineiston tilastomatemattinen käsittely	11
4. TULOKSET	12
41. Tiheyden fenotyypinen vaihtelu	12
411. Vaihtelu rungon sisällä	12
412. Vaihtelu runkojen välillä	14
413. Kuutiomäärä-tiheys-kuivapaino	17
42. Tiheyden geneettinen vaihtelu	20
421. Tiheyden "broad sense" heritabiliteetti	20
422. Tiheyden "narrow sense" heritabiliteetti	20
5. TULOSTEN TARKASTELU	22
51. Tiheyden fenotyypinen vaihtelu	22
52. Tiheyden geneettinen vaihtelu	23
6. PUUAINEEN TIHEYDEN JALOSTUSNÄKYMIÄ	26
7. KIRJALLISUUTTA	28

SUMMARY

The purpose of the present study has been to examine the density of wood of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) from a breeding point of view. It has often been shown that the growth rate and the forming density are negatively correlated, a fact which makes it difficult to succeed in obtaining maximum dry matter yield. When plus trees, the starting material of future reforestation in Finland, have been selected attention has been drawn to the growth rate in addition to some external quality properties. The density of the wood has not yet been taken into consideration, primarily for practical reasons, and so as far as Finnish forest tree breeding is concerned it is rather a "new" property.

The material used in the study was made up of the following basic types of material: plus trees and their comparison trees, test trees from breeding stands and normal sample plot trees and plus tree grafts and free pollination progenies with their controls; in all a total of 487 sample trees from southern Finland (figure 1 and table 1). Density determinations were carried out on increment cores (1-4/tree) taken with a 4.5 mm increment borer from the sample trees, with exception of the progenies. In the case of the young and small progeny sample trees and their control trees, the density was determined from 5 cm thick discs, sawn from the stem at equal intervals. The volume component of the density of the cores was determined by the mercury immersion method evolved by ERICSON (1959), whereas that of the discs was measured by the water displacement method. In both cases the weight of the samples was measured when they were absolutely dry, so that the relationship obtained between the weight and the volume was *basic density* (dry-green density).

The density variation within the stem, in the radial direction, was characterized by an increase from the pith to the cambium (table 2). The old plus trees and their comparison trees in Sulkava (the result of superannuation) and the plus tree grafts (juvenile wood) were

an exception to this trend. It was clear from the longitudinal variation in density that the density at 25 % relative stem height (\approx average density of the whole stem) is about 12-13 % lower than at breast height.

The density distribution between the stems followed a normal distribution by stands (figure 3 and table 3). The means and the standard deviations of the density were quite uniform in adult trees throughout the stands and the basic material types. The means of the density varied between 430-445 kg/cu.m. (at breast height) and the standard deviations of the means were 4.5-6.0 % (table 4).

The correlations between the density and some other independently considered variables (the tree height, breast height diameter, cubic volume and age) were quite variable; in this context the most interesting pair, density x cubic volume showed a predominately negative correlation (table 5). In the case of the combination cubic volume-density-dry weight, the study clearly indicated that the relative cubic volumes and dry weights are in good agreement (figure 4_{A-G}) and when the high dry matter yield is the goal it seems that it is primarily important to make the growth intensity maximal.

The heritability estimates give hints about the inheritance of the wood density and about its possible utilization in forest tree breeding, even though the "broad sense" heritability is of little importance from the view of breeding. The "broad sense" values of Ruotsinkylä and Punkaharju grafts 0.72 ± 0.04 and 0.88 ± 0.04 (table 7), respectively, are high, as one would expect in the case of grafts. The "narrow sense" estimate 0.57 from the polycross analysis of Kaltilanmaa progeny trial (table 8) gives good support to the common idea that the density of wood is a property under strong genetic control, a thing which argues in favor of its being taken into consideration in forest tree breeding, especially when one is conscious that density is one central component in dry matter yield as well as in wood quality.

TIIVISTELMÄ

Käsillä olevassa tutkimuksessa on tarkasteltu männyn (*Pinus silvestris* L.) puuaineen tiheyttä metsänjalostuksen kannalta. Useissa tutkimuksissa on tultu siihen tulokseen, että kasvunopeus ja muodostuvan puuaineen tiheys korreloituvat negatiivisesti, mikä vaikeuttaa pyrkimyksiä maksimoida kuiva-ainetuotos. Pluspuita, tulevaisuuden metsänviljelymme lähtöaineistoa valittaessa on huomio kiinnitetty ulkoisten laatuominaisuuksien ohella nopeakasvuisuuteen. Tiheyttä ei suoritetuissa valinnoissa lähinnä käytännöllisistä syistä ole vielä otettu huomioon, joten se on meillä metsänjalostuksessa jokseenkin ”uusi” ominaisuus.

Tutkimusaineisto käsitti seuraavat perusmateriaalityypit: pluspuita ja niiden vertailupuita, peruspuita ja normaaleja koelapuita sekä pluspuiden vartteita ja vapaapölytysjälkeläisiä kontrolleineen, kaikkiaan 487 koepuuta Etelä-Suomen alueelta (kuva 1 ja taulukko 1). Jälkeläiskoetta lukuunottamatta näytepuista otettiin 4.5 mm:n kasvukairalla lastut (1–4/puu), joista tiheys estimoitiiin. Jälkeläiskokeen nuorista ja pienistä koepuista ja niiden kontrolleista tiheys määritettiin rungosta tasavälein sahattujen, 5 cm:n paksuisten kiekkojen avulla. Tiheyden tilavuuskomponentin määrittämiseen käytettiin ERICSONin (1959) kehittämää elohopeaanupottamisen menetelmää kairanlastujen osalta, kun taas kiekkoihin sovellettiin veteenupottamisperiaatetta. Molemmissa tapauksissa koekappaleiden paino määritettiin niiden ollessa absoluuttisen kuivia, joten painon ja tilavuuden suhteeksi saatiin kuiva-tuoretiheys (*basic density*).

Puuaineen tiheyden rungon sisäistä, säteen-suuntaista vaihtelua luonnehti tiheyden selvä kohoaminen ytimestä kambiumia kohti (taulukko 2). Poikkeuksen tästä trendistä muodostivat Sulkavan vanhat plus- ja vertailupuut (yli-ikäisyyden vaikutus) ja pluspuiden vartteet (nuorpuuilmiö). Tiheyden pituussuuntaisesta

vaihtelusta todettiin, että rungon 25 %:n suhteellisella korkeudella tiheys (\approx koko rungon keskimääräinen tiheys) on noin 12–13 % alhaisempi kuin rinnankorkeustiheys.

Runkojen välinen tiheyden jakauma oli met-siköittäin normaalkiäyrän mukainen (kuva 3 ja taulukko 3). Tiheyden keskiarvot ja -hajonnat olivat täysikasvuissa puilla yli metsikkö- ja perusmateriaalirajojen jokseenkin yhtäläiset ja vaihtelivat noin 430–445 kg/k-m³ (rinnankorkeustiheys) \pm 4.5 – 6.0 % (taulukko 4).

Tiheyden ja eräiden muiden riippumattomina pidettyjen muuttujien (puun pituus, rinnankorkeusläpimitta, kuutiotilavuus ja ikä) korreloituminen oli varsin vaihtelevaa; tässä yhteydessä mielenkiintoisimman parin tiheys-kuutiotilavuus korreloidessa voittopuolisesti negatiivisesti (taulukko 5). Yhdistelmän kuutiomäärä-tiheys-kuivapaino osalta tutkimus osoitti selvästi suhteellisten kuutiomäärien ja kuivapainojen olevan hyvin yhtenevät (kuva 4_{A-G}) eli pyritäessä korkeaan kuiva-ainetuotokseen näyttäisi kasvuintensiteetin maksimoiminen ensisijaisen tärkeältä.

Tiheyden periytyvyydestä ja sen mahdollisesta hyväksikäytöstä jalostuksessa antavat viitteitä heritabiliteettiestimaatit, joskin ”broad sense” heritabiliteetti on jalostuksen kannalta vähämerkityksinen. Ruotsinkylän ja Punkaharjun vartteiden ”broad sense” arvot 0.72 ± 0.04 ja 0.88 ± 0.04 (taulukko 7) ovat korkeita, kuten voidaan odottaakin vartteiden ollessa kysymyksessä. Kaltilanmaan jälkeläiskokeen polycross-analyysistä saatu ”narrow sense” estimaatti 0.57 (taulukko 8) tukee hyvin sitä yleistä käsitystä, että puuaineen tiheys on voimakkaan geneettisen kontrollin alainen ominaisuus, mikä puoltaa sen huomioon ottamista jalostustoi-minnassa, kun lisäksi tiedetään, että tiheys on keskeinen komponentti sekä kuiva-aineen muodostumisessa että puun laadussa.

1. JOHDANTO

Metsänjalostustoiminnan pääasiallinen tavoite on metsän tuotoksen kohottaminen. Pyritään jalostamaan puita, joiden tuotos tilavuusyksiköissä mitattuna on mahdollisimman suuri.

Kuituteollisuudessa puun kulutus tuoteyksikköä kohti ei kuitenkaan riipu yksinomaan käytetyn puun kuutiotilavuudesta, vaan prosessiin todella joutuvasta puukuitumäärästä eli puun kuivapainosta. On siis ilmeistä, että tulevaisuuden ratkaisuissa joudutaan huomio kiinnittämään ennen kaikkea puun kuiva-ainetuotoksen lisäämiseen.

Kuiva-ainetuotos muodostuu pääasiassa kahdesta tekijästä: 1) puun tilavuuden kasvusta ja 2) syntyvän puuaineen tiheydestä. Koska on olemassa viitteitä siitä, että nämä mainitut tekijät saattavat ainakin tietyillä puulajeilla korreloitua negatiivisesti, ei jalostustyössä voida

rajoittua vain jompaan kumpaan, vaan molempia on tarkasteltava samanaikaisesti.

Pluspuut, jotka muodostavat tulevaisuuden metsänviljelyn lähtöaineiston, on valittu fenotyyppin eli ilmiasu perusteella massavalinnan menetelmin. Ratkaisevina ominaisuuksina on tarkasteltu kasvunopeutta, runkomuotoa, oksien laatua ja karsiutuvuutta, puun elinvoimaa ja tautien vastustuskykyä. Sen sijaan tiheyttä ei suoritetuissa valinnoissa lähinnä käytännöllisistä syistä vielä ole otettu huomioon.

Käsillä olevan tutkimuksen tarkoituksena on selvittää männyn (*Pinus silvestris* L.) puuaineen tiheyden fenotyyppistä vaihtelua eri perusmateriaaleissa, tiheyden ja kuutiotilavuuden välistä suhdetta sekä sen vaikutusta kuiva-ainetuotokseen ja kartoittaa lopuksi tiheyden geneettistä vaihtelua kloonijälkeläiskokein.¹⁾

2. PUUAINEN TIHEYDESTÄ

21. Tiheys-käsite

Tiheys osoittaa tilavuusyksikön sisältämän puun kuivapainon. Se ilmaistaan yleensä grammoina kuutiocenttiä tai kiloina kuutiometriä kohti (HAKKILA 1966).

Tilavuusyksikön paino vaihtelee puun sisältämän vesimäärän mukaan. Siksi paino määritetään yleensä absoluuttisen kuivasta puusta, kun taas tilavuus mitataan joko absoluuttisen kuivana, ilma-kuivana (12 tai 15 %:n kosteudessa) tai tuoreena kosteuden ylittäessä puunsyiden kylästymispisteen. Tässä tutkimuksessa on käytetty viimeksi mainitun vaihtoehdon mukaista "basic density"-tiheyttä käytännöllisenä mittasuurena kg/k-m^3 .

22. Tiheys ja puun laatu

Puun laatu on sen käyttötapaan sidottu käsite, jonka ilmaisemiseksi ei ole olemassa

yleispätevää mittasuureta. Se voidaan kuitenkin arvioida mittaamalla erilaisia puuaineen ominaisuuksia, jotka kuvastavat puun soveltuvuutta tiettyyn käyttötarkoitukseen. Tiheys on eräs tällainen puun laadun indikaattori, mutta vain virheettömän puuaineen osalta.

Tiheys antaa kuvan puun mekaanisista ominaisuuksista. Erityisen voimakas positiivinen korrelaatio on havaittu tiheyden ja useimpien lujuusominaisuuksien välillä (SIIMES & LIIRI 1952). Samoin puun kovuus on suoraan verrannollinen tiheyteen.

Tiettyjen kuitupuun käyttömuotojen yhteydessä korkea tiheys on eduksi, esim. voimapaperin valmistuksessa, toisissa tapauksissa taas kevyt puu antaa laadullisesti parhaan tuloksen.

1) Tekstissä esiintyviä yleisen perinnöllisyystieteen sekä metsägenetiikan keskeisiä termejä ja käsitteitä ei ole tarkemmin määritelty. Selitykset löytyvät esimerkiksi monisteesta: Luukkanen, O. 1969. Metsägeneettinen sanasto, Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitos. Tiedonantoja N:o 1.

Täten tiheydellä on keskeinen merkitys paitsi massan saannon myös sen laadun kannalta.

23. Tiheyden vaihteluun vaikuttavia tekijöitä

Puuaineen tiheys on pääasiassa riippuvainen solun seinämien tilavuuden suhteesta solun sisäisten ja solujen välisten onteloitten tilavuuteen.

Rungon sisäiseen tiheyden vaihteluun vaikuttaa ehkä voimakkaimmin kevätpuun ja kesäpuun suhde, koska kesäpuun tiheys on huomattavasti korkeampi kuin kevätpuun. Kyseinen ero johtuu ennen kaikkea solujen sekundaariseinämien paksuuseroista. Esim. HAKKILA (1966) on selittänyt männyn puuaineen tiheyden varianssista yli 50 % kesäpuuprosentin vaihtelusta aiheutuvaksi.

Luston paksuuden vaikutuksesta tiheyteen on esitetty ristiriitaisia käsityksiä, mikä johtuu siitä, että se vaihtelee iän funktiona. Yleensä havupuilla on todettu tiheyden ja luston paksuuden korreloituvan negatiivisesti. Kuitenkin, jos iän vaikutus eliminoidaan, jää luston paksuuden tiheyden vaihtelua selittävä vaikutus vähäiseksi (ELLIOTT 1970).

Tietyn puulajin *runkojen välinen* tiheyden vaihtelu sekä viljely- että luonnonmetsissä selittyy suurelta osalta samojen tekijöiden avulla kuin rungon sisäinen tiheyden vaihtelu. Lähinnä tulevat kysymyksen puun ikä ja kasvunopeus; männyllä on ikä näistä kahdesta tekijästä todettu merkittävämmäksi (HAKKILA 1966). Tiheys yleensä kasvaa iän mukana, kunnes yli-ikäisyys muuttaa suunnan laskevaksi. Kasvun nopeutuminen puolestaan merkitsee meikäläisillä puulajeilla tavallisesti tiheyden alenemista.

Myös *kasvupaikan* vaihtelulla on runkojen välistä tiheyden vaihtelua pyritty selittämään. Nykyisin vallalla olevan käsityksen mukaan kasvupaikalla ei kuitenkaan ole sanottavaa vaikutusta tiheyden varianssiin. Toisaalta kasvupaikan ja kasvunopeuden välillä vallitsee positiivinen korrelaatio ja kun kasvunopeus ja tiheys ainakin joissakin tapauksissa korreloivat negatiivisesti, kasvupaikan vaikutusta voitaneen pitää tiheyden runkojen välisen vaihtelun eräänä, joskin heikkona selittäjänä; hyvällä boniteetilla puu kasvaa nopeasti, jolloin muodostuvan puuaineen tiheys vastaavasti on pienempi kuin huonommalla kasvupaikalla kasvavan puun, kun olosuhteet muuten ovat toisiaan vastaavat.

Tiheyden osakomponenttien yksilöllinen muodostuminen lienee kasvupaikkavaihtelussakin ratkaisevinta. Niinpä alhaisia tiheysarvoja voidaan pitää seurauksena paikallisista olosuhteista, jotka rajoittavat mm. kesäpuun muodostumista (ELLIOTT 1970). Näitä rajoittavia tekijöitä voivat olla esim. maaperän kosteus- ja ravinnosuhteet sekä korkeus merenpinnasta.

Jo suhteellisen pienillä *maantieteellisillä alueilla* saattaa esiintyä huomattavaa tiheyden vaihtelua (esim. LARSON 1957, ERICSON 1960, HAKKILA 1966). Suomessa HAKKILAn mukaan männyn tiheys on korkeimmillaan Keski-Suomessa ja alenee etelään ja pohjoiseen päin mentäessä. Itä-länsisuuntaista vaihtelua ei sen sijaan ole havaittu.

Syitä tiheyden maantieteelliseen vaihteluun on pyritty etsimään mm. maaperästä ja sade-suhteista. Näiden selityskyvystä ja -asteesta on kuitenkin erilaisia käsityksiä, joten tässäkin tapauksessa lienee kysymys tiheyden osakomponenttien yksilölliseen muodostumiseen vaikuttavista, vaikeasti kontrolloitavista tekijöistä ja niiden välisistä interaktoista.

Nykyisten *metsänhoitotoimenpiteitten* vaikutusta puun tiheyteen on myös alettu tutkia. Keinollinen uudistaminen, lannoittaminen, erilaiset harvennuskäsittelyt ja muut kasvustimulantit tähtäävät kasvun nopeutumiseen ja kiertoajan lyhenemiseen. Esimerkiksi lannoituksen vaikutuksesta tiheyteen näyttää yleinen mielipide olevan, että vaikka lannoitus vähentäisikin puun tilavuusyksikön painoa, kasvun nopeutuminen kompensoi tiheyden alenemisen eli kuiva-ainetuotos pysyy vähintään ennallaan (esim. Proceedings of the Symposium on the Effect. . . , 1972).

Se osa tiheyden vaihtelua, jota ympäristötekijöiden avulla ei ole pystytty selittämään, näyttää suurelta osalta olevan perinnöllisten tekijöiden aiheuttamaa. Tätä geneettistä kontrollia on paljon tutkittu ja sen voimakkuudesta on saatu vaihtelevia, keskimäärin kuitenkin korkeaa periytyvyyden astetta osoittavia tuloksia.

24. Tiheyden periytyvyydestä

Varhaisimmat tiheyden periytyvyyttä koskevat tiedot ovat provenienssikokeista. Nykyisin on jo saatavissa hyvin runsaasti tuloksia eri maista ja eri puulajeista. Jos lähdetään olettamuksesta, että geneettistä kontrollia esiin-

tyy puuaineen tiheyden muodostumisessa ja vaihtelussa, voidaan odottaa, että tietyn prove- nienssin tiheys uudessa koeympäristössä on jotakuinkin sama kuin alkuperäisellä kasvu- paikalla. Tämä oletamus on eräissä tutkimuk- sissa voitukin vahvistaa (mm. DIETRICHSON 1961), mutta usein on saatu myös päinvastaisia tuloksia. Nämä eivät vielä kuitenkaan oikeuta kumoamaan ominaisuuden geneettisen kontrol- lin mahdollisuutta, vaan ovat pikemminkin todisteena spesifisestä genotyyppi-ympäristöin- teraktiosta (ELLIOTT 1970).

Mielenkiintoisin ja jalostuksella saavutetta- vissa olevan hyödyn kannalta tärkein seikka puun ominaisuuksien geneettisissä tutkimuk- sissa on niiden siirtyminen vanhemmilta jälke- läisille. Voimakas ominaisuuksien korrelaatio vanhemmaksiöiden ja jälkeläisten välillä tar- joaa mahdollisuuden tuntuvaan jalostushyö- tyyn. Kun useimmat tutkimukset vielä kohdis- tuvat luonnonpopulaatioihin, ne antavat arvok- kaita viitteitä kulloisenkin geenipoolin (perintö- massan) koostumuksesta.

Tutkittavan materiaalin geenipoolia voidaan kokeellisesti käyttää hyväksi *heritabiliteetti-* eli periytyvyysarvojen estimoinnissa. Hyvin yksinkertaisesti ilmaistuna heritabiliteetilla ym- märretään tietyn ominaisuuden periytyvän vaih- telun osuutta kyseisen ominaisuuden kokonais- vaihtelusta. Heritabiliteetti ei ole mikään abso- luuttinen mitta, sillä saman ominaisuuden heri- tabiliteetti-arvo voi vaihdella eri populaatioissa ja samassakin populaatiossa eri aikoina.

Kaikki heritabiliteetin estimointimenetelmät perustuvat siihen yksinkertaiseen tosiasiaan, että yksilöt, jotka ovat keskenään sukua ja joilla siis on samantapaiset genotyypit, muistuttavat enemmän toisiaan kuin sellaiset yksilöt, jotka eivät ole sukua keskenään (sukulaisuudesta johtuva samankaltaisuus eli tilastollisesti *intra-* *luokkakorrelaatio*).

Heritabiliteetti voidaan määritellä joko laa- jassa mielessä eli "broad sense" tai suppeassa mielessä "narrow sense"; se sisältää tällöin vas- taavasti koko geneettisen vaihtelun tai vain ns. *additiivisen geneettisen vaihtelun*. TODA (1958) määrittelee mainitut heritabiliteetti- käsitteet seuraavasti: jos viljelymateriaali monistetaan suvullisesti, jolloin ei-additiiviset geenivaikutuk- set, dominanssi ja epistasia, eivät siirry sellai- naan vanhemmilta jälkeläisille, vaan muodostu- vat niissä yksilöllisesti, on kysymyksessä "nar- row sense" heritabiliteetti:

$$h_{ns}^2 = V_A/V_P, \text{ jossa}$$

V_A = additiivinen geneettinen vaihtelu

V_P = fenotyyppinen vaihtelu; sisältää geneettisen kokonaisvaihtelun V_G ja ympäristövaihtelun V_E

jos taas monistaminen tapahtuu kasvullisesti, jolloin dominanssi- ja epistasiavaikutukset siir- tyvät sellaisinaan seuraavaan sukupolveen yksi- lön genotyypin pysyessä muuttumattomana, on kysymyksessä "broad sense" heritabiliteetti:

$$h_{bs}^2 = V_G/V_P; \quad V_G = V_A + V_D + V_I, \text{ jossa}$$

V_D = dominanssvaihtelu

ja V_I = epistaattinen interaktio

"Narrow sense" arvot ovat yleensä noin kolmas- osa vastaavista "broad sense" arvoista.

Kvantitatiivisten ominaisuuksien, kuten pui- den kasvu- ja laatutekijöiden heritabiliteetti- arvojen on todettu olevan yhteydessä kyseisen ominaisuuden ns. *fitness*-¹⁾ arvoon. FALCONER (1964) on esittänyt, että mitä korkeampi fitness-arvo ominaisuudella on, sitä pienempi on yleensä sen periytyvyys. Täten vähemmän fitness-arvoa omaavat ominaisuudet ovat taval- lisesti helpommin jalostettavissa, sillä niiden geneettinen vaihtelu on suureksi osaksi additi- vistä. Tosin additiivisten ominaisuuksien jalosta- mista saattaa vaikeuttaa mahdollisten geeni- yhdistelmien runsaus.

Heritabiliteetti-arvoja on estimoitu monille puun tunnuksille. Tietyn ominaisuuden suhteen ne ovat yleensä samansuuntaisia eri puulajeilla, ja niiden perusteella voidaan arvioida jalostuk- sen tehokkuutta. Tärkeätä on tällöin ottaa huo- mioon, että useimmat arvot on laskettu taimista ja nuorista puista, koska vanhempaa jälkeläis- materiaalia ei vielä ole ollut saatavissa. Eräissä tutkimuksissa on näet todettu heritabiliteetin muuttuvan puun iän lisääntyessä. Esimerkiksi NICHOLLS (1967) on osoittanut tämän keski- määräisen trakeidin pituuden ja puun tiheyden suhteen.

Paitsi koemateriaalin ikä ja heritabiliteetti- tyyppi ("narrow" tai "broad sense") on tulok- sia tarkasteltaessa otettava huomioon myös heritabiliteetin estimointitapa sekä puiden kas-

1) fitness = adaptiivinen arvo, sopeutuneisuus; yksilön f. = yksilön kyky tuottaa jälkeläisiä seuraavaan suku- polveen

vuympäristö. Periytyvyysarvohan muuttuu ympäristön muuttuessa, koska heritabiliteetin estimointi perustuu kokonaisvarianssiin.

Useimmat kirjallisuudessa esiintyvät puuaineen tiheyden heritabiliteetti-arvot edustavat "broad sense" heritabiliteettia ja vaihtelevat havupuilla 0.50–0.85 (periytyvän vaihtelun osuus kokonaisvaihtelusta 50–85 %). Koska vanhempien ja jälkeläisten samankaltaisuus joh-

tuu ainoastaan vanhempien jalostusarvoista (FALCONER 1964), jotka ilmaistaan additiivisen geneettisen varianssin avulla, riippuu massavallinnan vaikutus populaatioon eli valintahyöty myös yksinomaan additiivisesta geneettisestä vaihtelusta. Dominanssilla ei siis ole vaikutusta massavallinnan tehoon, joten "broad sense" heritabiliteetti ei sovi valintahyödyn ennustamiseen.

3. TUTKIMUSAINEISTO JA MENETELMÄT

31. Aineisto

Tutkimusaineisto on koottu kahdessa vaiheessa. Kesällä -68 kerätystä kairanlastumateriaalista, joka käsitti pluspuita ja niiden vertailupuita, peruspuita sekä normaaleja koelapuita, tutkittiin puuaineen tiheyden fenotyypistä vaihtelua, kuutiotilavuuden ja tiheyden korreloimista sekä suhteellisia kuivapainoja.

Aineisto, joka koottiin kesällä -72, käsitti pluspuita ja niiden vertailupuita sekä vartteita ja vapaapölytysjälkeläisiä kontrolleineen. Tätä aineistoa käytettiin ennen kaikkea tiheyden periytyvän vaihtelun estimoimiseen, mutta myös fenotyypiseen vaihteluun, eräisiin interkorrelaatioihin sekä suhteelliseen kuivapainoon kiinnitettiin huomiota.

Koska useimmat kloonin ja jälkeläiskokeet ovat puuaineen tiheyden luotettavan määrittämisen kannalta vielä liian nuoria, jäi tutkimuksen lähtömateriaali pieneksi. Sitä mukaa kun käyttökelpoista aineistoa saadaan lisää, laajennetaan tutkimuskenttää ja paneudutaan perusteellisemmin tiheyteen ja kuiva-ainepitoisuuteen vaikuttavien lukuisten osakomponenttien ja niiden periytymismallien tutkimiseen. Risteytykset tullevat myös ohjelmaan sopivien ominaisuuskombinaatioiden löytämiseksi.

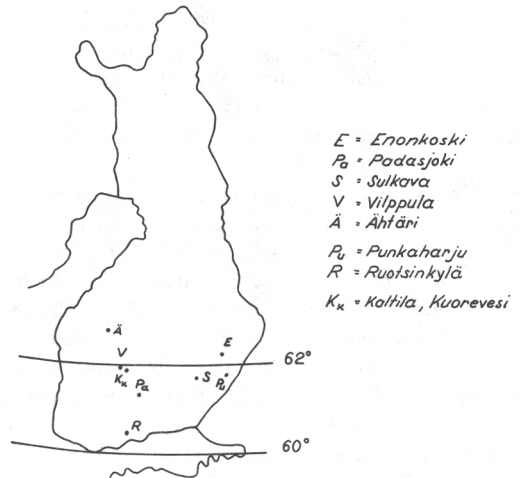
32. Näytteenottomenetelmät

321. Vuoden -68 aineisto

Otettiin tutkimuksen kohteeksi neljä pluspuuvallinnassa tyypillistä VT-kankaan (joka männällä edustanee tiheyden nähden optimia) män-

nikköä Suomen eteläpuolikosta, maantieteellisesti jokseenkin yhtenäiseltä alueelta (kuva 1). Kaikissa mainituissa metsiköissä on suoritettu metsänhoidollinen alaharvennus. Taulukosta 1 ilmenevät tärkeimmät tiedot kyseisistä plusmetsiköistä. Kontrollimateriaaliksi otettiin Vilppulan ja Padasjoen perusmetsiköt sekä normaali yhden hehtaarin koelametsikkö Padasjoelta.

Kunkin plusmetsikön pluspuista kairattiin 4.5 mm:n kasvukairalla yksi pinnasta ytimeen ulottuva lastu rinnan korkeudelta, pohjoisen puolelta. Näytteen edustavuuden kannalta tämä menetelmä on kuitenkin kyseenalainen, koska kairauskohdalla on puussa saattanut olla oksakohta, reaktiopuuta tms. rakenneseikkoja, jotka



Kuva 1. Tutkimuspaikkakuntien sijainti.
Fig. 1. The location of the investigation places.

Taulukko 1. Tutkimusmetsiköt.

Table 1. The stands used in the study.

Tunnus Sign	Sijainti Locality	Metsä- tyyppi Forest type	D 1,3-ikä, v D 1,3-age, years	pa, ha Area, ha	Leveysaste Latitude	Pituusaste Longitude	Korkeus mp:sta, m Height above sea level, m
933-101	Vilppula Kettukangas	VT	78	2.8	62° 05'	23° 28'	120
576-101	Padasjoki Palonkangas	VT	68	3.1	61° 20'	25° 10'	120
591	Ähtäri Tuomarniemi	VT	55	4.2	62° 35'	24° 10'	160
431	Enonkoski Karjalanlahti	VT +	69	2.0	62° 10'	29° 00'	100
x) 1) -	Sulkava	VT +		-	61° 50'	28° 25'	130
2) -	"	VT	118	-	"	28° 30'	80-90

- x) Kaksi metsikköä, joista 1):stä yksi pluspuu ja yksi vertailupuun
2):sta kahdeksan pluspuuta ja kahdeksan vertailupuuta
Two stands containing of 1) one plus tree and one comparison tree
2) eight plus trees and eight comparison trees

antavat harhaanjohtavan kuvan koko poikki-leikkauspinnasta.¹⁾ Virheellistä puuainetta sisältävät lastut pyrittiin kuitenkin käsittelyvaiheessa eliminoimaan, mikä puolestaan supisti tutkittujen pluspuiden määrän 35 kappaleeseen.

Paitsi pluspuusta otettiin vastaava lastunäyte myös kunkin metsikön pluspuiden 20 vertailupuusta, joiksi oli LÖNNROTHin (1926) biologisen luokituksen mukaan valittu joka toinen valtapuu kaksi metriä leveältä ja yhteensä noin 1000 metriä pitkältä arvioimislinjalta.

Perusmetsiköistä ja hehtaarin koelalalta saatiin koeput seuraavasti: Padasjoen perusmetsiköstä valittiin silmämääräisesti 40 puuta ja hehtaarin koelalalta joka kymmenes puu. Vilppulassa otettiin näytteeseen kaikki 50 arvottua pluspuuta.

Myös vertailu-, perus- ja koelapuiden lastuja jouduttiin mittausvaiheessa hylkäämään niissä esiintyneiden vaurioiden tai vikaisuusien vuoksi.

1) Synnä tähän aineiston puutteellisuuteen on se, että lastut kairattiin metsiköiden valinnan ja merkityksen yhteydessä eräänä monista työhön liittyvistä rutiinitoimenpiteistä, pyrkimättä tietoisesti tiheyden määrittämiseen soveltuvan aineiston keräämiseen.

322. Vuoden -72 aineisto

Valittiin tutkimuksen kohteeksi yhdeksän VT-kankaalla kasvavaa pluspuuta Sulkavan kunnan alueelta Itä-Savosta (aineistoa suunniteltaessa oli mukana kaikkiaan 12 pluspuuta, joista kolme kuitenkin osoittautui kaadetuksi). Vain mainitut puut tulivat kysymykseen jälleiskokeen puolisisarperheidyn (sama emopuu, siitepölyn alkuperä tuntematon) samaa paikallista aluetta edustavina emopuina.

Lastunäytteet 4.5 mm:n kairalla otettiin a) rinnankorkeudelta ja b) 25 %:n suhteelliselta korkeudelta rungosta. Lastuja kairattiin kaksi kappaletta molemmilta korkeuksilta, rungon vastakkaisilta puolilta, mikäli mahdollista, pohjois-eteläsuunnista, joten saatiin neljä lastua/puu. NYLINDERin (1961) ja HAKKILAn (1966) mukaan mäntyrungon puuaineen tiheys on rungon 25 %:n korkeudella jokseenkin sama kuin koko rungossa keskimäärin.

Pluspuuvalinnan yhteydessä merkityistä vertailupuista kairattiin yksi kutakin pluspuuta kohti, samoin neljä lastua/puu.

Ruotsinkylän ja Punkaharjun vartekokoelmista otettiin tutkimukseen Sulkavan pluspuu-

den vanhimmat, keskimäärin 18 vuoden ikäiset *vartteet*; joitakin nuorempia oli joukossa, koska kokoelmia oli tuhojen vuoksi jouduttu täydentämään. Ruotsinkylästä saatiin 20 vartetta, 2–3/emopuu ja Punkaharjulta 28, 2–5/emopuu. Vartteista otettiin yksi läpilastu 4.5 mm:n kairalla noin metrin korkeudelta rungosta.

Vartteiden *kontrolliksi* valittiin sekä Ruotsinkylässä että Punkaharjulla kymmenen kappaletta vartekokoelmien lähistöllä kasvavia vastaavan ikäisiä luonnontaimia.

Vilppulan kokeilualan Kalltilanmaan valtionpuistossa sijaitseva männyn *jälkeläiskoe* muodosti tiheyden periytyvän vaihtelun tutkimisen kannalta keskeisen aineiston. Koe on perustettu vuonna 1960 käyttäen 2+2-vuotiaita avojuurisia vapaapölytystaimia, joiden emopuut ovat eri puolilla maata kasvavia pluspuita. Taimien istutusväli on kaksi metriä. Kokeessa on neljä toistoa ja kuhunkin koeruutuun on istutettu 25 samaan jälkeläistöön kuuluvaa tainta. Keskimääräinen kuolleisuusprosentti on noin 10 (PALMBERG 1970).

Koe on perustettu kulotetulle VT-kankaalle, jota luonnehtii osittain selvä soistuminen, osittain hyvin ohut humuskerros, jopa paljas kallio. Tämä kasvualustan heterogeenisuus näkyy selvästi taimien pituus- ja läpimittaeroina sekä vaihteluna kuolleisuudessa. Männynversoruoste ja hirvet ovat aikaisempina vuosina aiheuttaneet runsaasti ranganvaihdoksia, mutta näytteitä otettaessa todettiin kokeen nykyinen kunto hyväksi.

Kokeesta otettiin tutkimukseen niiden vapaapölytysjälkeläisten muodostamat puolisisarperheet, joiden emopuita ovat edellä mainitut Sulkavan pluspuut. Kustakin perheestä valittiin 20 yksilöä luotettavan perhekeskiarvon saamiseksi: viisi puuta jokaisesta ruudusta, jolloin toistojen määrän ollessa neljä, saatiin kaikkiaan $9 \times 5 \times 4 = 180$ koepuuta.

Samassa kokeessa olevia Itä-Hämeen piirimetsälautakunnan alueelta kerätyn pystykeräys-siemenen taimia otettiin kontrolliksi viisi kappaletta kunkin toiston a.o. ruudusta, joten näytteeseen tuli 20 koeyksilöä.

Koska kairanlastuja ei puiden koon vuoksi ollut mielekäästä ottaa (keskipituus noin 3.5 m ja keskimääräinen rinnankorkeusläpimitta noin 4.5 cm), kaadettiin koeput ja niistä sahattiin 5 cm:n paksuisia kiekkoja metrin välein rungosta. Näin saatiin oikea painotus koko runkoon nähden.

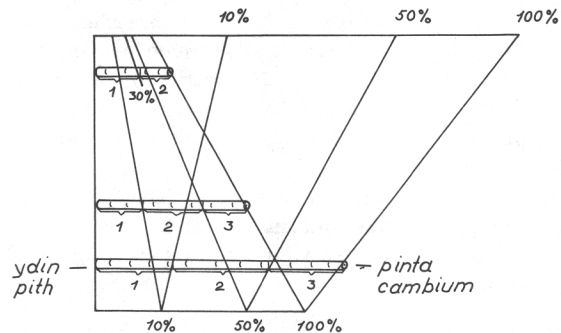
Näytepuut saatiin harventamalla koetta systemaattisesti siten, että useisiin muihin tutkimustarkoituksiin käyttökelpoinen koe kärsisi mahdollisimman vähän ja jäisi hyvään asentoon näytepuiden poiston jälkeen. Kiekkomateriaalia saatiin näin eri tyyppisistä yksilöistä, valtaimista allejääneisiin ja tuhojen vaurioittamiin. Kyseinen subjektiivinen systemaattinen menettely saattaa aiheuttaa jossain määrin virhettä tuloksiin, jotka kuitenkin lienevät ainakin suunta-antavia.

Korostatakoon vielä, että etenkin puuaineen tiheyden periytyvän vaihtelun tutkimista vaikeuttaa paitsi jälkeläismateriaalin niukkuus ja nuoruus myös näytteenottomenetelmien enemmän tai vähemmän destruktiivinen luonne, mikä vuoksi joudutaan usein tinkimään tehokaimman ja luotettavimman metodin käytöstä (esim. tässä tutkimuksessa satunnaisotannasta).

33. Tiheyden määrittäminen

331. Kairanlastut

Kairanlastujen tiheys määritettiin käyttämällä ERICSONin (1959) kehittämää elohopeaanupottamismenetelmää, jossa yli 4 cm pitkät lastut käsiteltiin kolmena kappaleena, 2.5–4.0 cm:n lastut kahtena ja alle 2.5 cm:n kokonaisina. Lastujen kappaleisiin jakamisen periaate ilmenee kuvasta 2. Kohdat, joista yli 4 cm:n pituiset lastut katkaistiin, alkaen ytimestä, olivat lastun pituus/ $\sqrt{10}$ ja lastun pituus/ $\sqrt{5}$. Saadut kappaleet edustivat tällöin, vastaavasti ytimestä alkaen, 10, 40 ja 50 %:n suhteellisia



Kuva 2. Kairanlastun merkkäus ja katkonta.
Fig. 2. Marking and cutting of the increment core.

alueita koko poikkileikkauspinnasta. Jako-osia pinnasta ytimeen nimitettiin pinta-, väli- ja ydinkappaleiksi. Lastut, joiden pituus oli 2.5–4.0 cm, jaettiin osiin, jotka edustivat 30 ja 70 %:n suhteellisia alueita. Kokonaisina käsitellyissä alle 2.5 cm:n lastuissa ytimen ja uloimman osan välinen ero on siksi pieni, ettei painotus ollut tarpeen.

Lastunosien absoluuttisen kuivan painon määrittämiseksi niitä pidettiin kaksi vuorokautta lämpökaapissa 103°C:ssa. Tuoretilavuuden määrittämistä varten ne puolestaan saivat olla vesiastian upotettuina, kunnes painuivat astian pohjalle (noin kolme vuorokautta).

Lastunosien Mettler K-7-vaa'assa syrjäyttämän elohopeamäärän painoa vastaava tilavuus saatiin tarkoitusta varten laaditusta taulukosta, jonka tilavuusarvot oli saatu jakamalla vaa'an osoittamat Hg-painot elohopean ominaispainolla. Tiheys kustakin lastunosasta laskettiin painon ja tilavuuden suhteena. Koko lastun tiheys estimoitiin lastunosien tiheyksien painotettuna keskiarvona.

332. Kiekot

Kiekkojen tuoretilavuus mitattiin veteen-upottamismenetelmällä Mettler-vaamalla, jolloin kiekkon syrjäyttämän vesimäärän painoa vastaava tilavuus voitiin lukea suoraan vaa'an asteikosta. Paino mitattiin absoluuttisen kuivana, joten painon ja tilavuuden suhteeksi saatiin kuiva-tuoretiheys. Koko rungon tiheys estimoitiin tasavälein otettujen kiekkojen tiheyksien keskiarvona.

Erilaisiin tiheydenmäärittämenetelmiin liittyviä virhelähteitä sekä kairanlastujen että kiekkojen ja pienten puukappaleiden osalta yleensäkin on paljon tutkittu (esim. ERICSON 1959 ja 1966, Tappi Forest Biology Subcommittee No. 2. 1963). Tässä yhteydessä ei näihin virhemahdollisuuksiin puututa, koska niiden käytännöllinen merkitys huolellisen työn yhteydessä jää yleensä vähäiseksi. Lisäksi on huomattava, että mikäli tiettyä systemaattista virhettä (jonka eliminoiminen olisi koeolosuhteisiin nähden työlästä tai jopa mahdotonta) tutkitun aineiston suhteen esiintyisikin, pysyy kuitenkin saatujen arvojen suuruusluokkasuhde näytekätkötyypin puitteissa oikeana. Myös eri näytekätkötyyppien, tässä yhteydessä kairanlastut/kiekot, vertailukelpoisuutta voidaan pitää riittävänä kyseessä olevassa, suuntaa-antavassa pilottitutkimuksessa.

34. Aineiston tilastomatemaattinen käsittely

Puuaineen tiheyden fenotyyppistä vaihtelua tarkasteltiin keskiarvojen ja keskihajontojen avulla eri perusmateriaaleissa. Tiheyden met-sikköjakauman normaalisuutta testattiin χ^2 -testillä.

Yksinkertaiset korrelaatiokertoimet laskettiin tiheyden ja eräiden muiden muuttujien, kuten puun pituuden, läpimitan, kuutiotilavuuden ja iän välillä, kun kaikki mainitut muuttujat oletettiin riippumattomiksi.

Erikoisesti käytännön jalostustyötä silmällä pitäen estimoitiin suhteelliset kuivapainot rungon keskimääräisen tiheyden ja kuutiomäärän

Polycross- analyysin laskukaavio (TIGERSTEDT 1969)

1) ruutukeskiarvojen analyysi

Vaihtelun laatu	Neliösumma	Vapausaste	Keskineliö
Jälkeläistöt	$\sum_i \frac{z^2 \cdot i}{r} - \frac{z^2}{rg}$	$g - 1$	S
Toistot	$\sum_k \frac{z^2 \cdot k}{g} - \frac{z^2}{rg}$	$r - 1$	
Virhe	Erotus	$(g - 1)(r - 1)$	I
Yhteensä	$\frac{\sum Z^2 ik}{ik} - \frac{z^2}{rg}$	$gr - 1$	

avulla sekä suoritettiin tilavuuksien ja kuivapainojen välinen vertailu, jolla pyrittiin selvittämään sitä, missä määrin tulisi puiden koko laskea tilavuuden sijasta painona.

Tiheyden periytyvän vaihtelun osuus kokonaisvaihtelusta estimoitiin puolisisarkovarianssiin perustuvan *polycross*-analyysin avulla. Voidaanhan näet olettaa, että ruudun sisäiset vapaa-pölytysjälkeläiset sekä saman emopuun jälkeläiset eri toistoissa ovat puolisisaria, jolloin jälkeläistö myös osoittaa emopuun keskimääräisen jalostusarvon. Puolisisarkovarianssi ilmaisee neljäsosan additiivisesta geneettisestä vaihtelusta: $Kov_{PS} = 1/4 V_A$. Sen estimointiin käytettiin edellisellä sivulla olevaa kaavaa, jonka perustana on hierarkkinen varianssianalyysi:

Koska kokeen kustakin kysymykseen tulevasta ruudusta on otettu sama määrä eli viisi kappaletta näytepuita, saadaan *ruutujen sisäisen* vaihtelu yksinkertaisesti seuraavalla kaavalla:

$$2) E = \frac{\sum y^2_{ikl} - \sum Y^2_{ik}}{ikl \quad ik \quad nik}$$

N...gr

3) Tulkinta

Parametri	Estimaatti	Gen. komponentti
Kov_{PS}	$(S - I)/r$	$1/4 V_A$
$\delta_f^2 + \delta_g^2$	$I - n_h E$	V_G
δ_e^2	$E + Kov_{PS}$	V_E

Jälkeläistöt g kpl i

Toistot r kpl k

$y_{ikl} = l$:nnen puun tiheys jälkeläistössä i, toistossa k

$z_{ik} =$ ruudun keskiarvo

$n_{ik} =$ ruudun näytepuiden kappalemäärä (5)

$n_h = n_{ik} \cdot n$ (harmoonisen keskiarvon) resiprookkinen luku (1/5)

Tiheyden "narrow sense" heritabiliteetti estimoitiin seuraavasti:

$$h_{ns}^2 = V_A / (V_G + V_E);$$

$$h^2 = \frac{\delta_a^2}{\delta_f^2 + \delta_e^2 + \delta_g^2} \pm S.E. (h^2);$$

$$\delta_a^2 = 4 Kov_{PS}$$

Pluspuiden vartteista testattiin kloonien välisen ja sisäisen vaihtelun merkitsevyyttä niin ikään varianssianalyysillä. Tässä yhteydessä jouduttiin kuitenkin soveltamaan yksisuuntaista analyysiä, koska vartteet sijaitsevat maastossa riveittäin eivätkä lohkoittain. Tämä koejärjestelyn puutteellisuus aiheuttaa sen, ettei ympäristövaihtelun mahdollista vaikutusta kloonien välisiin eroihin pystytä mittaamaan, joten oli tyydyttävä vain kloonien väli- ja sisävaihtelun varianssisuhteen estimoimiseen. Toisaalta kuitenkin, kun suurienkaan kasvupaikkaerojen ei ole sanottavasti todettu vaikuttavan tiheyden muodostumiseen, ei mainittu koejärjestelyn heikkous aiheuttane ainakaan suurta virhettä tuloksiin.

Varianssianalyysin keskineliöiden avulla estimoitiin kloonien "broad sense" heritabiliteetti.

Aineiston tilastomatemaattinen käsittely suoritettiin manuaalisesti, ohjelmoitavaa, elektronista pöytälaskijaa IME 86 S apuna käyttäen.

4. TULOKSET

41. Tiheyden fenotyypinen vaihtelu

411. Vaihtelu rungon sisällä

Puuaineen tiheyden rungon sisäistä vaihtelua voidaan tarkastella sekä pituussuuntaisena että

säteen suunnassa. *Pituussuuntainen* vaihtelu on ainakin osittain seurausta *säteensuuntaisesta* vaihtelusta, mikä puolestaan suureksi osaksi liittyy kevätpuu/kesäpuu ja nuorpuu/pintapuu-suhteisiin. Ikä ja kasvunopeus lisäävät vielä komplisoitua yhteisvaikutusta.

Männyllä, kuten useimmilla muillakin havupuilla, tiheys lisääntyy ytimeistä kambiumia kohti. Vertailtaessa kairanlastujen kolmen jakososan (pinta-, väli- ja ydinosa) tiheysarvoja pluspuilla, niiden vertailupuilla, peruspuilla ja koelapuilla havaittiin pintaosa selvästi tiheimmäksi lukuun ottamatta Sulkavan plus- ja vertailupuita (taulukko 2). Tarkasteltaessa tutkittujen puiden ikäjakauman ja tiheyden välistä

yhteyttä voidaan tehdä se johtopäätös, että Sulkavan puissa alkaa yli-ikäisyyden aiheuttama tiheyden aleneminen jo näkyä uloimmissa lastuissa. HAKKILA (1966) onkin todennut tiheyden olevan männyllä korkeimmillaan, kun rungon ikä tietyllä korkeudella on noin 80 vuotta.

Erikoisesti Ruotsinkylän vartteiden tiheydessä näkyy selvästi nuorpuuilmion vaikutus (taulukko 2): tiheys alenee ytimeistä pintaa

Taulukko 2. Kairanlastujen pinta-, väli- ja ydinosien keskimääräiset rinnankorkeustiheydet eri perusmateriaaleissa.

Table 2. The average breast height densities of the outer-, middle- and inner parts of the increment cores in different types of basic material.

Perusmateriaalityyppi/Paikka Basic material type/Locality	kpl Number	D 1.3-ikä, v D 1.3-age, years	D 1.3-tiheys, kg/k-m ³ D 1.3 density, kg/cu.m		
			Lastun osa – Part of the core		
			pinta outer	väli middle	ydin inner
Pluspuut – Plus trees					
Vilppula	8	78	471	441	395
Padasjoki	8	72	481	418	350
Ähtäri	10	55	416	371	331
Enonkoski	9	69	447	411	330
Sulkava	9	118	479 ^{x)}	472 ^{x)}	384 ^{x)}
Vertailupuut – Comparison trees					
Vilppula	18	72	478	437	383
Padasjoki	16	68	460	414	360
Ähtäri	19	54	428	372	340
Enonkoski	18	68	465	416	331
Sulkava	9	119	480 ^{x)}	482 ^{x)}	400 ^{x)}
Peruspuut – Sample trees of the breeding stand					
Vilppula	24	72	480	440	396
Padasjoki	28	67	466	417	350
Koelapuut – Sample plot trees					
Padasjoki	43	64	476	416	356
Vartteet – Grafts					
		~D 1.0-ikä ~D 1.0-Age			
Ruotsinkylä	20	13	337	347	353
Punkaharju	28	10	316	319	319
Vartt. kontr. – Control trees for the grafts					
Ruotsinkylä	10	10	342	329	329
Punkaharju	10	10	305	305	296

x) kahden, vastakkaisilta puolilta runkoa kairatun lastun aritmeettinen keskiarvo
the arithmetic mean of two increment cores, taken from opposite sides of the stem

kohti. Punkaharjun vartteiden ja molempien kontrollien tiheyden säteensuuntainen vaihtelu ei sen sijaan ole yhtä suoraviivaista.

Tiheyden pituussuuntaista vaihtelua voitiin käsillä olevassa tutkimuksessa tarkastella vain Sulkavan pluspuista ja niiden vertailupuista, joista lastunäytteet otettiin rinnankorkeudelta ja 25 %:n suhteelliselta korkeudelta rungosta. Kuten jo edellä mainittiin, 25 %:n korkeudelta määritetty tiheys edustaa koko rungon keskimääräistä tiheyttä.

Sulkavan pluspuiden tiheyden keskiarvo 25 %:n korkeudella oli $409 \pm 22 \text{ kg/k-m}^3$ ja rinnankorkeudella $465 \pm 20 \text{ kg/k-m}^3$, joten rungon keskimääräinen tiheys oli 12.1 % alhaisempi kuin rinnankorkeustiheys. Pluspuiden vertailupuiden tiheyden keskiarvo 25 %:n korkeudella oli $413 \pm 23 \text{ kg/k-m}^3$ ja rinnankorkeudella $473 \pm 24 \text{ kg/k-m}^3$, joten vastaavaksi prosenttiarvoksi saadaan 12.7. Nämä tulokset tukevat hyvin sitä yleistä havaintoa, että mäntyrungon tiheys selvästi pienenee tyvestä latvaa kohti. Tulokset osoittavat myös, että jos tiheys määritetään ainoastaan rinnankorkeudelta, kuten käytännössä usein menetellään, saadaan liian korkeita arvoja rungon keskitiheyttä osoittamaan; näitä voidaan kuitenkin käyttää suhteellisen tiheyden määrittämiseen.

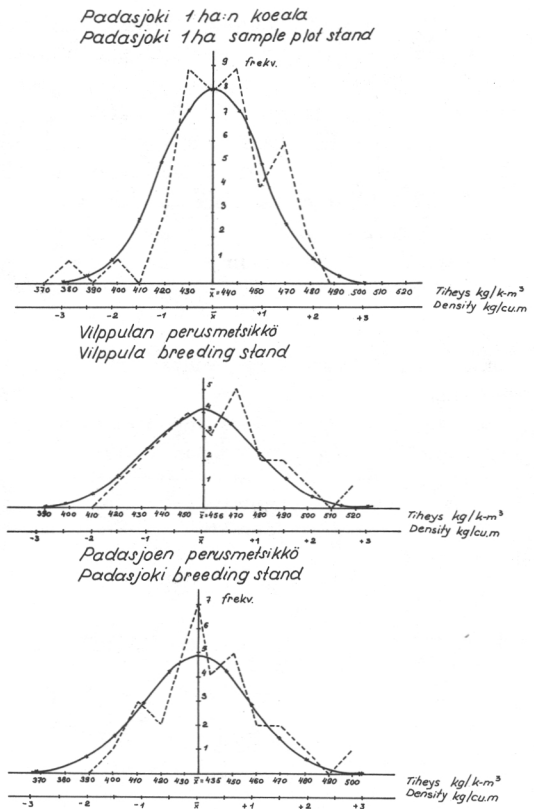
412. Vaihtelu runkojen välillä

Yleensä on tiheyden fenotyyppinen jakauma runkojen välillä metsikössä todettu normaali-

Taulukko 3. Tiheyden fenotyyppisen jakauman ja normaalijakauman vertailu perus- ja koealametsiköissä.

Table 3. The comparison of the phenotypic distribution of the density and normal distribution in the breeding and sample plot stands.

Metsikkö – Stand	D 1.3-tiheys kg/k-m ³ D 1.3 density, kg/cu.m	Keskihajonta kg/k-m ³ % Standard deviation		Vapaus- aste d.f.	χ^2 -arvo χ^2 -value	Normaalijakauman χ^2 -arvo χ^2 -value of the normal distribu- tion
Perusmetsikkö – Breeding stand						
Vilppula	456	23.4	5.1	10	10.56	18.31
Padasjoki	435	22.8	5.2	10	7.12	”
1 ha:n koeala – 1 ha sample plot stand						
Padasjoki	440	20.6	4.7	11	14.78	19.69



Kuva 3. Perus- ja koealametsiköiden puiden tiheyden frekvenssi- ja normaalijakaumat.
Fig. 3. The frequency and normal distributions of the density of trees in breeding stands and sample plot stands.

käyrän mukaiseksi. Niin myös tässä tutkimuksessa Vilppulan ja Padasjoen perusmetsiköiden sekä Padasjoen hehtaarin koelan runkojen välinen tiheyden vaihtelu (kuva 3 ja taulukko 3). Minkään koemetsikön tiheyden jakauma ei poikkeaa merkittävästi normaalijakaumasta ja Padasjoen perusmetsikön jakauma liittyy suhteellisen hyvin normaalijakaumaan.

Eri perusmateriaalien runkojen tiheyden keskiarvot ja -hajonnat ilmenevät taulukosta 4. Arvot ovat täysikasvuisilla puilla yli metsikkö- ja perusmateriaalirajojen lähellä toisiaan, joten pluspuut eivät näytä olevan tiheydeltään alhaisempia ja epäyhtenäisempiä kuin normaalipuut (ei-valitut puut), mikä puolestaan viittaa siihen, ettei pluspuuvälinta ole kohdistunut tiheyden suhteen keskimääräistä huonompiin yksilöihin.

Tiheyden korrelointi eräiden muiden riippumattomina pidettyjen muuttujien kanssa ilmenee taulukosta 5. Kuivapainon muodostumista ajatellen mielenkiintoisin muuttujapari on tiheys \times kuutiotilavuus. Sulkavan pluspuiden kuutiomäärän ja tiheyden korrelaatio on merkittävästi negatiivinen, Enonkosken ja Ähtärin pluspuilla myös negatiivinen, joskaan ei vielä tilastollisesti merkittävä. Padasjoen ja Vilppulan pluspuiden positiivinen korrelaatio on niin heikko, ettei sillä ole merkitystä, samoin peruspuiden ja koelapuiden. Sulkavan pluspuiden vapaapölytysjälkeläisillä kyseinen korrelaatio on, kuten emopuillakin, negatiivinen ja tilastollisesti merkittävä. Tiheyden ja puun pituuden, kuorellisen rinnankorkeusläpimitan sekä iän korreloituminen eri perusmateriaaleissa

Taulukko 4. Eri perusmateriaalien runkojen rinnankorkeustiheyden keskiarvot ja -hajonnat.
Table 4. The means and standard deviations of breast height density of the stems in different types of basic material.

Perusmateriaalityyppi/Paikka Basic material type/Locality	Tiheys kg/k-m ³ Density kg/cu.m			Perusmateriaalityyppi/Paikka Basic material type/Locality	Tiheys kg/k-m ³ Density kg/cu.m		
	\bar{x}	s	%		\bar{x}	s	%
Pluspuut – Plus trees				Vertailupuut – Comparison trees			
Vilppula	451	22.4	5.0	Vilppula	452	29.1	6.4
Padasjoki	442	24.5	5.5	Padasjoki	431	19.9	4.6
Ähtäri	390	33.3	8.5	Ähtäri	397	19.1	4.8
Enonkoski	421	31.2	7.4	Enonkoski	432	29.7	6.9
Sulkava	465	20.3	4.4	Sulkava	473	23.7	5.0
\bar{x}	434		6.2	\bar{x}	437		5.5
Peruspuut – Sample trees of the breeding stand							
Vilppula	456	23.4	5.1				
Padasjoki	435	22.8	5.2				
\bar{x}	446		5.2				
Koelapuut – Sample plot trees							
Padasjoki	440	20.6	4.7				
Vartteet – Grafts	~D 1.0			Kontrollit – Control trees for the grafts	~D 1.0		
Ruotsinkylä	341	24.2	7.1	Ruotsinkylä	337	19.6	5.8
Punkaharju	317	28.9	9.1	Punkaharju	305	21.2	7.0
\bar{x}	329		8.1	\bar{x}	321		6.4
Jälkeläiset – Progenies				Kontrollit – Control trees for the progenies			
Kuorevesi	355	27.1	7.7	Kuorevesi	351	23.3	6.6

Taulukko 5. Eräiden riippumattomina pidettyjen muuttujien välisiä korrelaatiokertoimia.
 Table 5. Correlation coefficients for some pairs of independent variables.

A) Pluspuut – Plus trees

Muuttujapari – Variable pair	Vilppula	Padasjoki	Enonkoski	Ähtäri	Sulkava
D 1.3-tiheys – D 25 %-tiheys D 1.3-density – D 25 %-density	–	–	–	–	.75 ^x
Tiheys ¹⁾ – puun pituus Density – tree height	.60	.25	.10	–.18	–.44
Tiheys – kuorell. rinnankorkeusläpim. Density – breast height diameter incl. bark	.18	.13	–.72 ^x	–.66 ^x	–.50
Tiheys – kuutiotilavuus Density – cubic volume	.27	.14	–.66	–.50	–.83 ^{xx}
Tiheys – puun ikä Density – Tree age	.86 ^{xx}	.55	–.19	–.13	–.28

1) rinnankorkeustiheys – breast height density

B) Vertailupuut – Comparison trees

Muuttujapari – Variable pair	Vilppula	Padasjoki	Enonkoski	Ähtäri	Sulkava
D 1.3-tiheys – D 25 %-tiheys D 1.3-density – D 25 %-density	–	–	–	–	.85 ^{xx}
Tiheys ¹⁾ – puun pituus Density – tree height	.29	.50 ^x	.09	–.04	.25
Tiheys – kuorell. rinnankorkeusläpim. Density – breast height diameter incl. bark	–.25	.24	.14	.03	.07
Tiheys – kuutiotilavuus Density – cubic volume	–.24	.42	–.03	.05	–.34
Tiheys – puun ikä Density – tree age	.29	.43	.06	.25	.44

C) Peruspuut ja koealapuut – Sample trees of the breeding stand and sample plot trees

Muuttujapari – Variable pair	Vilppula	Padasjoki pp.	Padasjoki kap.
Tiheys ¹⁾ puun pituus Density – tree height	.20	.24	.17
Tiheys – kuorell. rinnankorkeusläpim. Density – breast height diameter incl. bark	.27	.18	.27
Tiheys – kuutiotilavuus Density – cubic volume	.23	.27	.08
Tiheys – puun ikä Density – tree age	.43 ^x	.36	–.53 ^{xxx}

D) Vapaapölytysjälkeläiset – Free pollination progenies

Muuttujapari – Variable pair	Kaltilanmaa
Tiheys – puun pituus Density – tree height	–.23
Tiheys – kuorell. rinnankorkeusläpim. Density – breast height diameter incl. bark	–.34
Tiheys – kuutiotilavuus Density – cubic volume	–.69 ^x

on vaihtelevaa, mikä viitanee tiheyden ja sen osakomponenttien yksilölliseen, runkokohtaiseen vaihteluun.

413. Kuutiomäärä-tiheys-kuivapaino

Pluspuilla, niiden vertailupuilla sekä peruspuilla ja koealapuilla suoritettiin suhteellisten tilavuuksien ja kuivapainojen välinen vertailu, jolla pyrittiin selvittämään, missä määrin tulisi puiden koko laskea tilavuuden sijasta painona. Kuivapainoestimaatti saatiin muuntamalla ensin rinnankorkeustiheys koko puun keskimääräiseksi tiheydeksi HAKKILAN (1966) laatimalla laajaan aineistoon pohjautuvalla regressioyhtä-

löllä $Y = 129.0 + 0.648 x_1$; x_1 = keskimääräinen rinnankorkeustiheys, ja kertomalla sitten näin saatu tiheys puun kuutiomäärällä. Sulkavan plus- ja vertailupuilla ei mainittua muunnosta tarvinnut tehdä, kun kuivapainon määrittämiseen käytettiin 25 %:n suhteelliselta korkeudelta saatua tiheyttä.

Eri perusmateriaalien välillä suoritettiin keskimääräisten kuivapainojen ja niiden hajontojen vertailu, joka osoitti, että kaikissa tapauksissa oli pluspuiden kuivapaino suurin ja sen keskihajonta pienin (taulukko 6).

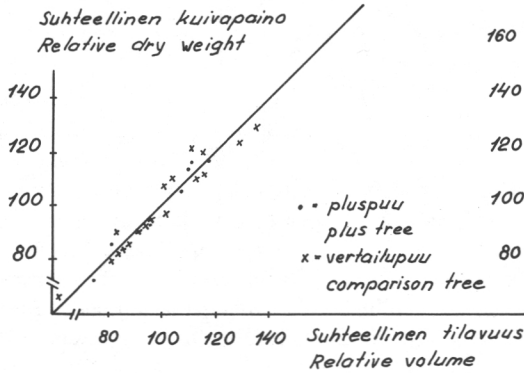
Kuvissa 4_{A-G} on vertailtu suhteellisia tilavuuksia ja kuivapainoja. Suoran oikealle puolelle sijoittuvat pisteet merkitsevät puuyksilöitä, joista kuiva-ainetuotokseen nähden saadaan liian

Taulukko 6. Puun keskimääräisen tiheyden ja kuutiotilavuuden avulla estimoitu kuivapaino ja sen keskihajonta eri perusmateriaaleissa.

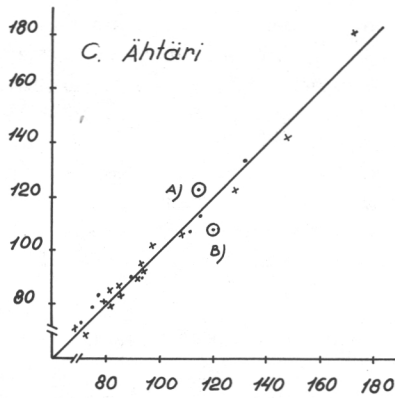
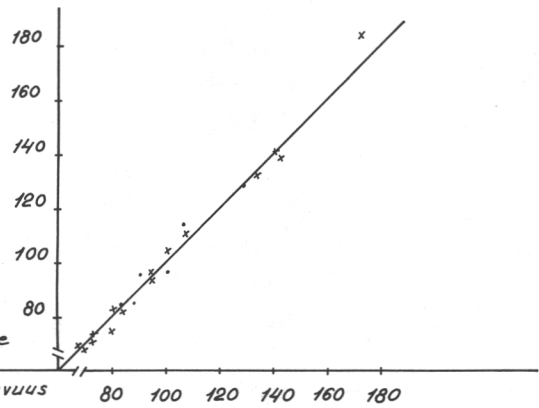
Table 6. The dry weight estimated by means of the average tree density and cubic volume and the standard deviation of the dry weight in different basic material types.

Paikka Locality	Perusmateriaali, kuivapaino \bar{x} kg/k-m ³ , s % Basic material type, dry weight \bar{x} kg/cu.m			
	Pluspuut Plus trees	Vertailupuut Comparison trees	Peruspuut Sample trees of the breeding stand	Koealapuut Sample plot trees
Sulkava	601 23.8	486 32.5	–	–
Vilppula	217 16.1	139 17.7	98 46.4	–
Padasjoki	280 17.4	176 33.2	144 48.3	114 57.8
Ähtäri	175 19.4	128 26.9	–	–
Enonkoski	379 19.6	290 20.0	–	–

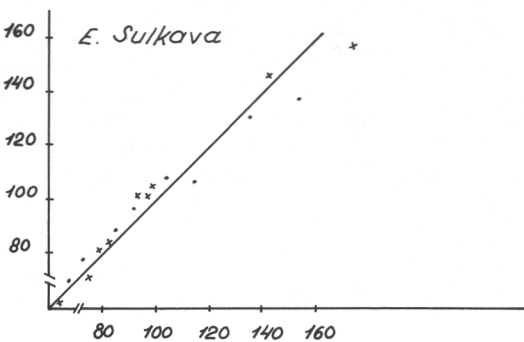
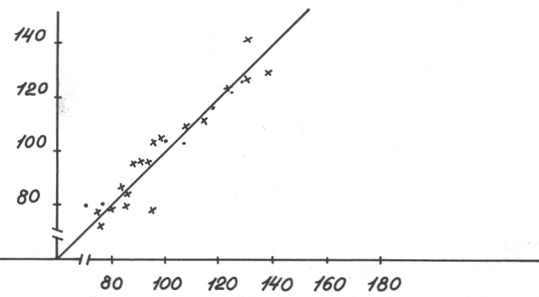
A. Vilppula



B. Padasjoki

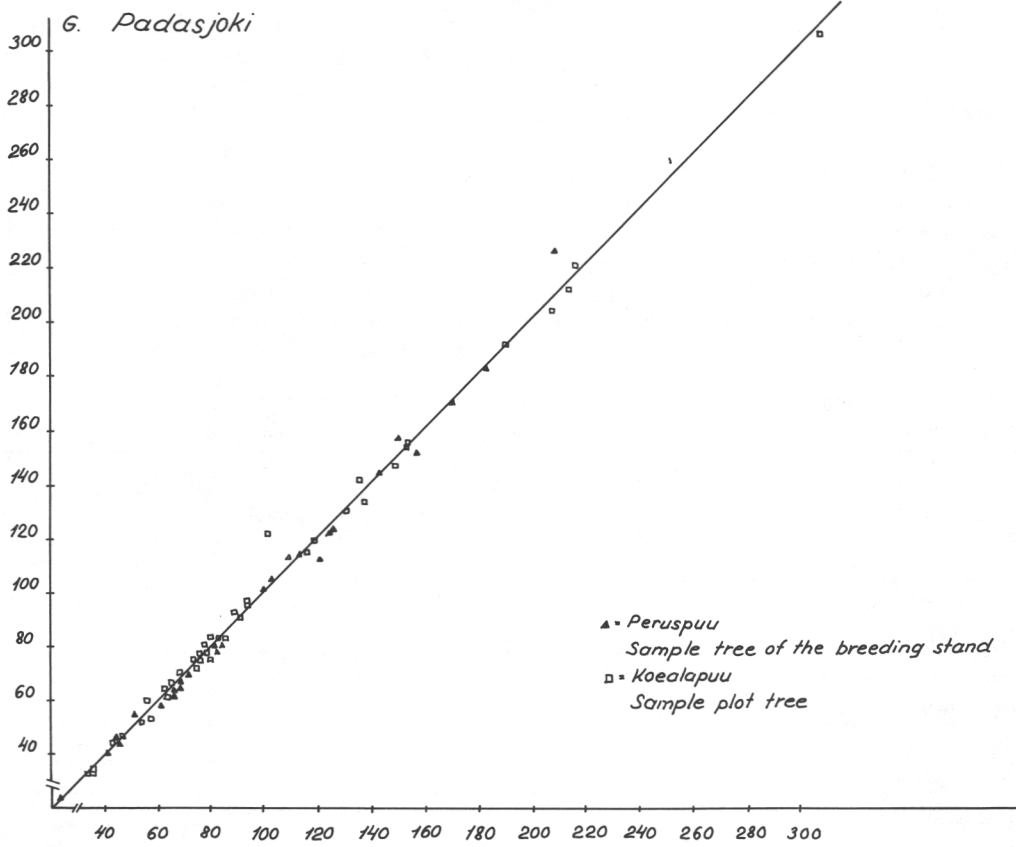
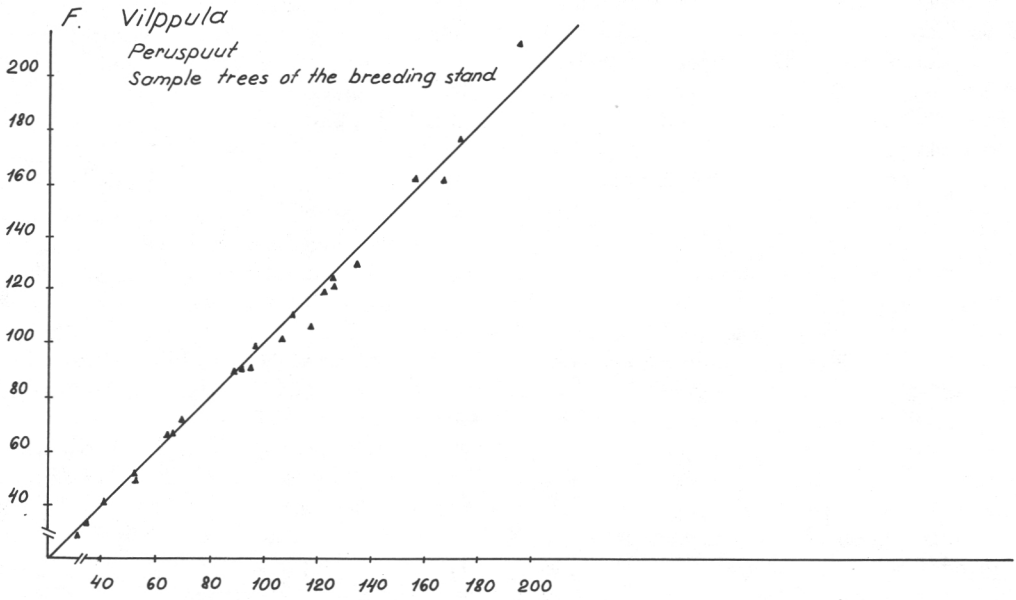


D. Enonkoski



- A) puu, josta saadaan liian huono kuva, kun sen korkeaa tiheyttä ei oteta huomioon.
 - a tree which has been underestimated since its high density is not taken into consideration.
- B) puu, josta saadaan liian hyvä kuva, kun sen alhaista tiheyttä ei oteta huomioon.
 - a tree which has been overestimated since its low density is not taken into consideration.

Kuva 4 A-G. Suhteelliset tilavuudet ja kuivapainot eri perusmateriaaleissa.
 Fig. 4 A-G. Relative volumes and dry weights in different types of basic material.



hyvä kuva, kun niiden alhaista tiheyttä ei oteta huomioon ja vastaavasti suoran vasemmalla puolella olevat pisteet merkitsevät puita, joista saadaan liian huono kuva, kun niiden tiheyttä ei oteta huomioon. Mitä kauempana suorasta piste sijaitsee, sitä suurempi on kyseinen virhe. Kuvista havaitaan kuitenkin, että kaikissa perusmateriaaleissa suhteelliset kuutiomäärä- ja kuivainprosentit ovat puittain melko yhtenevät.

42. Tiheyden geneettinen vaihtelu

Tiheyden periytyvyyden selvittämiseksi estimoitii käsillä olevassa tutkimuksessa sekä "broad sense" että "narrow sense" heritabiliteetit huolimatta siitä, että kloonimateriaalista estimoitu "broad sense" heritabiliteetti on jalostuksen kannalta vähämerkityksinen. Kun kuitenkin kysymyksessä on metsänjalostuksessa melko "uusi" puun ominaisuus, katsottiin kaiken mahdollisen tiheyden periytyvyyteen liittyvän tiedon saanti ja siten myös "broad sense" heritabiliteetin estimointi tarpeelliseksi.

421. Tiheyden "broad sense" heritabiliteetti

Ideaalikloonikokeessa – kuten kenttäkokeessa yleensäkin – on ympäristö homogeeninen, joten kloonien väliset fenotyyppierot kuvastavat samalla genotyyppieroja. Saman kloonin yksilöiden väliset fenotyyppierot puolestaan mittaavat ympäristön aiheuttamaa vaihtelua.

Ruotsinkylän ja Punkaharjun vartekokeissa tiheyden vaihtelu kloonien välillä on huomattavasti suurempi kuin kloonien sisällä (taulukko 7). Kun kuitenkin varteet on osittain istutettu klooneittain riveihin, ei voida sulkea pois sitä mahdollisuutta, että myös ympäristövaihtelu vaikuttaa kloonien välisiin eroihin eikä ainoastaan eri kloonien erilainen genotyyppi. Mainitusta virhelähteestä huolimatta voitaneen kloonien välisiä fenotyyppieroja tässä yhteydessä pitää osoituksena genotyypin erilaisuudesta ja soveltaa varianssisuhteen testaamiseen normaalia merkitsevyydestä.

"Broad sense" heritabiliteeteiksi saatiin 0.72 ± 0.04 (0.0392) Ruotsinkylässä ja 0.88 ± 0.04 (0.0396) Punkaharjulla. Arvot ovat korkeita, kuten voidaan odottaakin varteiden ollessa kysymyksessä. Epäedullista koejärjestelyä ei voida pitää korkeiden "broad sense" arvojen selittäjänä, sillä mahdolliset kasvupaikkaerohan suurentavat ympäristövarianssia, mikä puolestaan pienentää geneettisen vaihtelun osuutta kokonaisvaihtelusta heritabiliteetin estimointitavasta johtuen. Tosin ympäristön ja genotyypin välinen interaktio saattaa modifioida fenotyyppiä, mutta yleensä sen vaikutus arvioidaan vähäiseksi.

422. Tiheyden "narrow sense" heritabiliteetti

Kaltilanmaan vapaapölytysjälkeläisillä suoritettu varianssianalyysi osoittaa, että sekä jälkeläistöjen että toistojen välillä on merkitseviä

Taulukko 7. Kloonien tiheyden vaihtelun varianssitaulu ja "broad sense" heritabiliteetti.
Table 7. The variance table of the clones density variation and "broad sense" heritability.

Vaihtelun laatu Source of variation	Ruotsinkylä			Punkaharju		
	Neliösumma Sum of squares	Vapausaste Degree of freedom	Keskineliö Mean square	Neliösumma Sum of squares	Vapausaste Degree of freedom	Keskineliö Mean square
Kloonien välinen $\sim V_G$ Between clones	457	8	57.1	750	8	93.8
Kloonien sisäinen $\sim V_E$ Within clones	240	11	21.8	252	19	13.3
Kokonaisvaihtelu Total variation	697	19		1002	27	
Varianssisuhde Variance ratio	F = 2.62 ei merk., $P_{0.05} = 2.95$ $h^2 = V_G / (V_G + V_E) \pm S.E. = 0.72 \pm 0.04$			F = 7.05 ^{xx} , $P_{0.05} = 2.48$ $h^2 = 0.88 \pm 0.04$		

eroja 5 %:n riskitasolla (taulukko 8). Toistojen välisten erojen merkitsevyys on selvä osoitus maaperän heterogeenisuudesta, jälkeläistöjen taas emopuiden genotyyppieroista, jotka ovat siirtyneet jälkeläisiin eli periytyneet.

Tiheyden "narrow sense" estimaatiksi saatiin 0.57 ± 0.04 (0.0404), mikä siis viittaa siihen, että noin puolet Kaltilanmaan vapaa-

pölytysjälkeläisten tiheyden kokonaisvaihtelusta on periytyvää. Mainittua suuruusluokkaa edustavien "narrow sense" arvojen voidaan sanoa osoittavan, että kyseinen ominaisuus on voimakkaan geneettisen kontrollin alainen ja että tämä geneettinen vaihtelu on suurelta osalta additiivista.

Taulukko 8. Kaltilanmaan vapaapölytysjälkeläisten tiheyden vaihtelun varianssitaulu ja "narrow sense" heritabiliteetti.

Table 8. The variance table of Kaltilanmaa free pollination progenies density variation and "narrow sense" heritability.

Vaihtelun laatu Source of variation	Neliösumma Sum of squares	Vapausaste Degree of freedom	Keskineliö Mean square	F-arvo F-value	F-taulukkoarvo F-table value
Jälkeläistöt Progenies	4688.50	8	586.06 S	3.18 ^x	P0.05 = 2.36 P0.01 = 3.36
Toistot Blocks	1862.22	3	620.74	3.37 ^x	P0.05 = 3.01 P0.01 = 4.72
Virhe Error	4419.8	24	184.13 I		
Yhteensä Total	10970.00	35			

E (ruutujen sisäinen vaihtelu = variation within plots) = 528.22

$$n_h = 1/5; \quad n_h E = 105.64$$

Tulkinta – Interpretation

Parametri Parameter	Estimaatti Estimate	Gen. komponentti Gen. component
Kov_{PS}	$(S - I)/r = 100.48$	$1/4 V_A$
b_e^2	$I - n_h E = 78.49$	V_E
$b_f^2 + b_g^2$	$E + Kov_{PS} = 628.70$	V_G
b_a^2	$4 Kov_{PS} = 401.92$	V_A

$$h_{ns}^2 = \frac{b_a^2}{b_f^2 + b_e^2 + b_g^2} = 0.57 \pm 0.04 (0.0404)$$

5. TULOSTEN TARKASTELU

51. Tiheyden fenotyyppinen vaihtelu

Männyn puuaineen tiheyden vaihtelua luonnollisessa metsäpopulaatiossa on käsillä olevassa tutkimuksessa tarkasteltu lyhyesti rungon sisäisenä ja varsinaisesti runkojen välisenä, sekä metsikön sisäisenä että metsiköitten välisenä. Eri kasvupaikkojen välistä ja maantieteellistä vaihtelua ei ole tutkimusmetsiköiden jokseenkin yhtäläisen ja yhtenäisen sijainnin takia päästy analysoidaan.

Tässä tutkimuksessa saadut tiheyden rungon sisäistä, säteensuuntaista vaihtelua osoittavat tulokset sopivat hyvin yhteen useiden aikaisempien tulosten kanssa (mm. HAKKILA 1966, NYLINDER 1967, GISLERUD 1969, GISLERUD ja WILHELMSEN 1969); yleensä tiheys useimmilla havupuilla lisääntyy ytimeistä kambiumia kohti, lukuun ottamatta noin 5–15 ensimmäistä vuosilustoa eli ns. nuorpuuvyöhykettä, jossa tiheys pysyy vakiona tai jopa laskee ulospäin mentäessä (esim. Ruotsinkylän ja Punkaharjun vartteet). Tämä nuorpuulle tyyppillinen tiheyden vaihtelu johtunee kesäpuuprosentin alhaisuudesta ja sen yksilöllisestä vaihtelusta. Vartteiden ollessa kysymyksessä saattavat myös klooneilla esiintyvät topofyysija syklofyysi-ilmiöt olla osaselittäjiä, joskin vaikutusmekanismiltaan tuntemattomia.

Mäntyrunгон saavutettua tietyllä korkeudella noin 80 vuoden iän alkua yli-ikäisyys aiheuttaa tiheyden alenemista, mikä selittyyneen luston kapenemisella ja kesäpuun osuuden vähenemisellä. Tämä trendi oli selvästi havaittavissa Sulkavan toista sataa vuotta vanhoissa pluspuissa ja niiden vertailupuissa.

Monilla havupuilla, esim. meikäläisellä männyllä kesäpuun tiheys on enemmän kuin kaksi kertaa suurempi kuin kevätpuun tiheys (ELLIOTT 1970). Täten kesäpuun prosenttisen osuuden kasvu johtaa vastaavasti keskimääräisen tiheyden kasvuun. Kesäpuun muodostumisen kannalta tärkeitä trakeidien läpimittaa ja seinämän paksuutta kontrolloivat paitsi useat ympäristötekijät myös varmasti geneettiset tekijät. Vaikka luonnossa trakeidien läpimitta ja seinämän paksuus näyttävät vaihtelevan yhtäläisesti, on sekundaariseinämien paksuutta kontrolloivien prosessien todettu olevan trakeidien läpimittaa säätelevistä tekijöistä riippumattomia.

Tiheyden vaihtelu rungon pituussuunnassa on jyrkin lyhyissä rungoissa, mutta suurin pitkissä rungoissa (HAKKILA 1966). NYLINDERin (1967) mukaan tiheys alenee nopeasti kannonkorkeudelta 10–20 %:n korkeudelle, mutta sen jälkeen hitaammin latvaa kohti. ERICSON (1966) puolestaan on todennut tiheyden alenevan voimakkaasti kannon korkeudelta 25–30 %:n korkeudelle, kun taas ylempänä rungossa tiheyden aleneminen riippuu kapenemisesta.

Käsillä olevassa tutkimuksessa Sulkavan aineistossa todettiin pluspuiden 25 %:n suhteelliselta korkeudelta rungosta määritetty tiheys noin 12 % alhaisemmaksi kuin rinnankorkeus-tiheys ja vertailupuiden noin 13 %. Koska kairauksia ei rungon muilta korkeuksilta suoritettu, ei tässä tutkimuksessa saatu kuvaa tiheyden koko pituussuuntaisesta vaihtelusta.

Useissa tutkimuksissa (kts. ELLIOTT 1970) on saatu tilastollisesti merkitseviä eroja tiheyden pituussuuntaisessa vaihtelussa nuorpuun ja sen ulkopuolelle muodostuvan puuaineen välillä. Puun kapenemisella, ts. vuosilustojen määrän vähenemisellä nuorpuuvyöhykkeen ulkopuolella rungossa ylöspäin mentäessä on ilmeinen vaikutus mainittuun havaintoon. Sitä paitsi näillä kahdella vyöhykkeellä on selvästi erilainen fysiologinen asema puun muodostumisessa.

Havupuiden tiheyttä käsittelevässä yleiskatsauksessaan viittaa ELLIOTT lisäksi rungon sisäisen tiheyden vertikaali- ja horisontaalijakautumisen ja rungon mekaanisen toiminnan väliin yhteyteen. Hänen mukaansa tiheys puussa vaihtelee niin, että tietyn suuruinen rakenne-massa tulee tehokkaasti käytetyksi runkoon kohdistuvien taivutuspainojen resistenssin saavuttamiseksi.

Tiheyden runkojen välinen fenotyyppinen jakauma todettiin tässäkin tutkimuksessa metsiköittäin normaalikäyrän mukaiseksi. Keskimääräinen tiheyden hajonta vaihteli täysikasvuilla puilla noin 4.5–6.0 %, lisäksi arvot olivat sekä yli metsikkö- että perusmateriaalirajojen lähellä toisiaan. Saadut hajontaprosentit osuvat hyvin yksin ERICSONin (1966) ja HAKKILAn (1966) saamien tulosten kanssa. ERICSON totesi tiheyden keskihajonnaksi männyllä noin 6 %, HAKKILA puolestaan osoitti sen olevan noin 8 %:n luokkaa.

Kasvunopeuden vaikutuksesta tiheyteen on tehty useita tutkimuksia, joiden tulokset ovat osittain ristiriitaisia. Yleisin mielipide näyttää kuitenkin olevan, että tiheys alenee kasvun nopeutuessa. Esimerkiksi STONECYPHER ja ZOBEL (1966) ovat todenneet voimakkaan negatiivisen korrelaation ($-0.61 - -0.75$) *Pinus taeda*-lajin pluspuujälkeläisillä tiheyden ja sädekasvun välillä. Toisaalta taas on tavattu yksittäisiä jälkeläisperheitä, joille nopeakasvuisuuden ohella on luonteenomaista puuaineen korkea tiheys. Useat tutkijat ovat tulleet siihen tulokseen, että männyn kasvua voidaan tuntuvasti nopeuttaa, ilman että tiheys siitä mainittavasti kärsii (esim. Proceedings of the Symposium on the Effect . . ., 1972). Huomattava kuitenkin on, että tutkimukset on tehty eksooteilla mäntylajeilla, joten niitä ei voida suoraan viivaisesti soveltaa meikäläiseen mäntyyn.

Tarkasteltaessa käsillä olevassa tutkimuksessa pluspuiden kuutiomäärän ja tiheyden fenotyypistä riippuvuutta voidaan tehdä se johtopäätös, että Ähtärin, Enonkosken ja Sulkavan metsiköiden pluspuuvalinta on tapahtunut tiheyden suhteen jossain määrin epäedulliseen suuntaan, kun huomio valintaa tehtäessä on kiinnitetty ulkoisten laatuominaisuuksien ohella kasvuun eli siis kuutiomäärään.

Tiheyden ja eräiden muiden riippumattomina pidettyjen muuttujien välinen korrelointi kulloisenkin muuttujaparin suhteen samassakin perusmateriaalityypissä osoittautui varsin vaihtelevaksi. Tähän saattaa tiheyden ja sen osakomponenttien yksilöllisen, runkokohtaisen geneettisen vaihtelun sekä voimakkaan ja vaihtelevan ympäristökontrollin lisäksi vaikuttaa myös havaintoparien vähyydestä johtuva sattuma.

Suhteelliset kuivapainoestimaatit olivat pluspuumateriaalissa selvästi korkeimmat ja keskihajonnat pienimmät. Tämä on hyvin ymmärrettävää puun kuutiomäärän ja suhteellisen kuivapainon välisen voimakkaan fenotyypin korreloitumisen valossa, onhan pluspuut valittu juuri kasvunopeutta silmällä pitäen.

Näyttää siis ilmeiseltä, että kuiva-ainetuotoksen jalostamisessa on kasvuintensiteetin maksimoiminen ensisijaisen tärkeätä. Kuitenkin kombinoimalla nopea kasvu ja muodostuvan puuaineen korkea tiheys voidaan jalostushyötyä vielä lisätä.

52. Tiheyden geneettinen vaihtelu

Massavalinnasta saatava hyöty perustuu pääasiassa kahteen tekijään: heritabiliteettiin eli *periytyvyyteen* ja *valintaeroon*, jotka siis muodostavat valintajalostuksen peruskaavan:

$$\Delta G = h^2 \times S, \text{ jossa}$$

$$\begin{aligned} \Delta G &= \text{valintahyöty} \\ h^2 &= \text{heritabiliteetti} \\ S &= \text{valintaero} \end{aligned}$$

VIDAKOVIC (1967) jakaa metsäpuiden ominaisuudet kolmeen luokkaan: erittäin voimakkaan, voimakkaan ja keskinkertaisen geneettisen kontrollin alaisiin ominaisuuksiin. Puun tiheys sijoittuu hänen mukaansa kolmanteen luokkaan eli se on lähinnä ympäristötekijöistä riippuvainen. Toisaalta taas useimmat tutkimukset osoittavat tiheydelle suhteellisen korkeita periytyvyysprosentteja ja viittaavat siten voimakkaaseen geneettiseen kontrolliin.

Taulukosta 9 ilmenee eräitä käsillä olevan tutkimuksen kannalta mielenkiintoisia eri mäntylajien puuaineen tiheyden periytyvyyteen liittyviä seikkoja. Esimerkiksi ERICSON (1960) on todennut voimakkaan positiivisen korrelaation mäntylajien pluspuiden (*Pinus silvestris*) ja niiden vartteiden välillä puuaineen tiheydessä. Saamiaan tuloksia hän ei ole muuntanut "broad sense" arvoiksi. Ruotsinkylän ja Punkaharjun vartekokoelmien "broad sense" arvot 0.72 ja 0.88 voidaan epäilemättä myös viedä korrelaatioluokkaan "voimakas", liikkuvathan ne taulukossa 9 esitettyjen eri *Pinus*-lajien tiheyden "broad sense" estimaattien ylärajoilla.

PERSSONIN (1972) vanhemmat-jälkeläiset-regression avulla estimoidut tiheyden "narrow sense" heritabiliteetit 0.56 ja 0.46 sopivat puolestaan erittäin hyvin yhteen Kaltilanmaan jälkeläiskokeesta saadun arvon 0.57 kanssa.

Muista mäntylajeista kannattaa taulukossa 9 kiinnittää huomiota esim. GOGANSIN (1962) *Pinus taeda*-jälkeläisillä kevä- ja kesäpuun osalta erikseen estimoiimiin tiheyden varianssi-komponentteihin. Mielenkiintoista on todeta kesäpuun heritabiliteettiarvon olevan selvästi kevätpuun arvoa korkeampi.

BROWN ja KLEIN (1961) päätyivät "narrow sense" arvoon 0.39 kaksivuotiaassa *Pinus taeda*-jälkeläistössä, jonka molemmilla vanhemmais-yksilöillä oli korkea tiheys ja arvoon 0.35, kun toisella risteytysvanhemmista oli korkea ja toi-

Taulukko 9. Esimerkkejä *Pinus*-lajien puuaineen tiheydelle lasketuista h^2 -arvoista.
 Table 9. Examples of h^2 -values estimated for the wood density of different *Pinus*-species.

Puulaji Species	Ikä, v Age, years	Jälkeläistötyyppi Progeny type	Broad sense	Narrow sense	Lähde Reference
<i>P. elliottii</i>	14	Vapaapölytyys Free pollination	—	0.21	Squillace ym. (1962)
"	14	Kontrollipölytyys Control pollination	—	0.56	"
"	14	Klooni — Clone	0.73	—	"
"	6	Vapaapölytyys Free pollination	—	0.43	Goddard & Cole (1966)
<i>P. nigra</i>	13	Vapaapölytyys Free pollination	—	0.67	Arbez & Millier (1972)
<i>P. pinaster</i>	4	Vapaapölytyys Free pollination	—	0.75	Polge & Illy (1968)
<i>P. radiata</i>	6	Vapaapölytyys Free pollination	—	0.20	Fielding & Brown (1960)
"	19	Klooni — Clone	0.7	—	"
"	20	"	0.5	—	"
"	13	"	0.7	—	"
"	8	"	0.54–0.75	—	Dadswell ym. (1961)
"	25	"	0.24–0.60	—	Nicholls (1967)
<i>P. silvestris</i>	8–15	Klooni — Clone	Voimakas Strong	—	Ericson (1960)
"	26, 28	Vapaapölytyys Free pollination	—	0.56, 0.46	Persson (1972)
<i>P. taeda</i>	2	Kontrollipölytyys Control pollination	—	fairly strong	Brown & Klein (1961)
"	2	"	—	0.37–0.49	van Buijtenen (1962)

jatkuu/continues

Puulaji <i>Species</i>	Ikä, v <i>Age, years</i>	Jälkeläistyyppi <i>Progeny type</i>	Broad sense	Narrow sense	Lähde <i>Reference</i>
P. taeda	6	Vapaapölytyks <i>Free pollination</i>	—	0.64–1.00 (arvio) <i>estimate</i>	van Buijtenen (1962)
”	5	” Louisiana	—	0.76	Goggans (1962)
”	5	” Georgia	—	0.87	”
” kesäpuu <i>summer wood</i>	5	” Louisiana	—	0.79	”
” ”	5	” Georgia	—	0.50	”
” kevätpuu <i>spring wood</i>	5	” Louisiana	—	0.04	”
” ”	5	” Georgia	—	0.35	”
”	2–3	”	—	0.56–0.72	Stonecypher, Cech & Zobel (1964)

sella alhainen tiheys. Tämä tulos viittaa siis siihen, että jälkeläisryhmät perivät intermediaarisesti parentaaliyksilöiden tiheydessä esiintyvät erot.

van BUIJTENENin (1962) vapaapölytysjälkeläistön tiheyden heritabiliteetti-arvo 0.64–1.00 taulukossa 9 kaivannee lisäselvitystä. Näin korkeaa periytyvyysarvoahan ei voida soveltaa teoreettiseen polycross-jälkeläistöön, jonka yksilöiden tulisi olla toisilleen puolisisaria (eikä koeolosuhteiden järjestelyssä juuri koskaan käytännössä päästä täysin homogeeniseen kasvuympäristöön). Usein kuitenkin metsikkörakenteesta johtuen tapahtuu sisäsiitosta, jolloin esim. vapaapölytysjälkeläistössä on puolisisarten ohella täyssisaria. On siis ilmeistä, että jos heritabiliteetti estimoidaan puolisisarkovarianssin avulla, saadaan useimmiten additiivisen varianssin osuus eli heritabiliteetti-arvo hiukan liian korkeaksi; sisältäähän tällaisten jälkeläistöjen keskiarvojen varianssi todennäköisesti pienen osan dominanssivaihtelusta ja myös additiivisen varianssin osuus on $1/4:n$ sijasta $1/4-1/2$ välillä.

6. PUUAINEN TIHEYDEN JALOSTUSNÄKYMIÄ

Puun tiheyden anatomisten komponenttien vaikutus- ja periytymismalleista tarvitaan lisää tietoa. Useissa tutkimuksissa on todettu, että solun koko, solun seinämän paksuus, kesäpuun prosenttinen osuus sekä kevät- ja kesäpuun tiheys ovat geneettisen kontrollin alaisia, vaikka estimoidut heritabiliteetti-arvot eivät aina olekaan olleet korkeita. Koska mainittujen tekijöiden ja puun tiheyden välillä tunnetaan useita interkorrelaatioita ja koska toisaalta on todennäköistä, että monet näistä tekijöistä ovat riippumattoman fysiologisen kontrollin alaisia, on selvää, ettei maksimaalista jalostustehoa tiheyteen nähden voida saavuttaa, ennen kuin tunnetaan paremmin sen anatomis-fysiologista vaihtelua kontrolloivat prosessit.

Tiheyden kompleksiluonteen vuoksi voidaan edellä mainittujen interkorrelaatioiden odottaa olevan huomattavassa määrin geneettisiä. Geneettinen korrelaatio tulee yleensä ilmi tilanteissa, joissa tiettyyn ominaisuuteen kohdistettu valinta muuttaa jonkun toisen ominaisuuden arvoa, johon valinnalla ei pyritä vaikutta-

Myöskään vanhemmat-jälkeläiset-regressio heritabiliteetin estimointitapana ei ole moitteeton. Tällöin joudutaan näet esimerkiksi juuri tiheyttä ajatellen muodostamaan regressio suoraan kahden hyvin eri-ikäisen puuaineen välille, jolloin kysymys siitä, onko enää tarkasteltavana yksi ja sama ominaisuus vai onko vanhempien ja jälkeläisten puuaineen tiheydet katsottava eri ominaisuuksiksi, nousee pohdittavaksi.

Yhteenvetona tiheyden periytyvyydestä nuorilla havupuilla saatujen heritabiliteetti-arvojen perusteella voidaan todeta, että se on voimakkaampi kuin sen kompleksinen luonne edellyttäisi. Toisaalta kasvinjalostajien yleinen kokemus näyttää olevan, että vähemmän fitness-arvoa omaavat ominaisuudet, jotka eivät ole olleet voimakkaan valintapaineen kohteina, sisältävät suuren additiivisen geneettisen vaihtelun ja soveltuvat siten hyvin valintajalostukseen. Jalostuksen mahdollisuuksiin viittaavat myös havainnot heritabiliteetin kohoamisesta sekä "broad sense" ja "narrow sense" arvojen välis-ten erojen pienenemisestä puun iän lisääntyessä.

Korrelaatio voi olla positiivinen tai negatiivinen; negatiivinen se on erikoisesti silloin, kun valinta vaikuttaa epäedullisesti fitnessiin: tietyn ominaisuuden valinta vaikuttaa johonkin toiseen ominaisuuteen niin, että populaation fitness-arvo laskee. Jos taas korrelaatio on positiivinen, sitä voidaan käyttää hyväksi jalostuksessa.

Geneettinen korrelaatio voi aiheutua niin additiivisista, dominoivista kuin epistaattisistakin geeniefekteistä (STERN 1964). Jalostuksen kannalta tärkeät additiiviset efektit puolestaan johtuvat geenien pleiotropiasta.

Metsäpuilla on positiivinen geneettinen korrelaatio todettu joidenkin ominaisuuksien välillä. Tässä yhteydessä mainittakoon vain *Pinus taeda*-lajilla havaittu korrelaatio pituuskasvun ja tiheyden välillä (van BUIJTENEN 1963) sekä *Pinus silvestris*-yksilöillä latvuksen pituuden ja tiheyden suhteen (NILSSON 1968).

Positiivinen geneettinen korrelaatio vaikeasti havainnoitavissa olevan tärkeän ominaisuuden ja toisaalta helposti havainnoitavan, mutta vähä-

merkityksisen ominaisuuden välillä tarjoaa hyvän mahdollisuuden viimeksi mainitun käyttöön ensiksi mainitun ”markkerina”. Esim. kesäpuuprosentin ja puun tiheyden välillä vallinneen suhteellisen voimakas geneettinen korrelaatio, onhan kesäpuuprosentin tiheyden kokonaisvaihtelun selitysasteeksi saatu melko korkeita arvoja, esim. HAKKILA (1966) männyllä 53 %.

Mikäli kesäpuuprosenttia voidaan pitää käytökelpoisena tiheyden ”markkerina”, päästään varmasti etenemään myös puun fysiologian ja tiheyden muodostumisen välisen yhteyden tutkimisessa, erityisesti vuosiperiodin puitteissa. Onhan näet ilmeistä, että kesäpuun muodostumiseen vaikuttaa ulkoisten, vuodesta toiseen vaihtelevien olosuhteiden lisäksi puun yksilöllinen, geneettisen kontrollin alainen vuosirytmitys. Tätä vuosirytmitystä taas voidaan seurata mm. eräiden helposti havainnoitavien fenologisten ilmiöiden, kuten silmujen puhkeamis- ja muodostumisajankohdienten avulla.

Meillä ei, kuten jo on mainittu, ole vielä tiheyttä otettu huomioon valintatyössä, lähinnä käytännön syistä, mutta esim. Ruotsissa hyväksytään nykyään pluspuiksi vain ne populaation yksilöt, joiden puuaineen suhteellinen tiheys ylittää tietyn minimirajan (GISLERUD 1969).

Kun meillä pluspuiden valinta on jo jokseenkin loppuun suoritettu ja jälkeläiskoetointi hyvässä alussa, ei tunnu mielekkäältä lähteä käynnistämään puiden hajanaisen sijainnin, suuren määrän (esim. mäntypluspuita valittu noin 7 000 kpl, pluspuita kaikkiaan noin 11 000 kpl erikoismuodot mukaan luettuina) ja

aikaa vievien tiheyden määritysmenetelmien vuoksi työläitä systemaattisia tutkimuksia itse pluspuilla, joita on jo käytetty hyväksi jalostustoiminnassa. Sen sijaan tiheys voitaisiin ottaa erääksi kriteeriksi siemenviljelysten geneettisessä harventamisessa ja ns. toisen asteen siemenviljelyksiä perustettaessa, niiden tulosten pohjalta, mitä pluspuujälkeläistöt kenttäkokeissa osoittavat, kunhan ikää tulee lisää ja tulosten luotettavuus iän mukana paranee. Varte- ja jälkeläiskokoelmien alkaessa runsaammin kukkia päästään myös suorittamaan mielenkiintoisia tiheystyyppiristeytyksiä.

Lopuksi vielä eräs esimerkki arvioidusta, saavutettavissa olevasta tiheyden jalostushyödyistä (ZOBEL 1964): *Pinus taeda*n nuorilla jälkeläistöillä saadut tulokset ovat osoittaneet, että valintaa tehostamalla on mahdollista kohottaa puuaineen tiheyttä keskimäärin 2–6 % ja käyttämällä hyväksi kaikki olemassa oleva vaihtelu (vaihtelun hyväksikäyttäminen puolestaan edellyttää sen tarkkaa tuntemista) voitaisiin jalostuksella saavuttaa 8–15 %:n lisäys tiheyteen.

Tärkeätä on kuitenkin muistaa, ettei maksimaalinen tiheys vielä suinkaan merkitse maksimaalista kuiva-ainetuotosta eikä tilanteesta kuin tilanteesta käyttökelpoista puuta. Jalostuksen tuleekin pyrkiä optimaalisen *kuutiokasvu x syntävän puuaineen tiheys*-kombinaation löytämiseen, unohtamatta, että puun laatu, jonka eräs indikaattori tiheys on, määräytyy sen kulloisenkin käyttötarkoituksen mukaan.

7. KIRJALLISUUTTA – REFERENCES

- ARBEZ, M. & MILLIER, C. 1972. Variability, heritability and correlations between characters in young Calabrian pines (*Pinus nigra* Arn., ssp. *laricio*, var. *calabrica*). Consequences and problems of selection indexes. Proceedings of the Joint Symposia for Forest Tree Breeding of Genetics Subject Group, Iufro and Section 5, Forest Trees, Sabrao. Tokio.
- BROWN, C.L. & KLEIN, J. 1961. Observations on inheritance of wood specific gravity in seedling progeny of Loblolly pine. *Jour. For.*, 59 (12): 898–899.
- BUIJTENEN, J.P.van. 1962. Heritability estimates of wood density in Loblolly pines. *Tappi*, 45: 602–605.
- BUIJTENEN, J.P.van. 1963. Heritability of wood properties and their relation to growth rate in *Pinus taeda*. World consultation on forest genetics and tree improvement. FAO/ FORGEN 63–7/2. Stockholm.
- DADSWELL, H.E., FIELDING, J.M., NICHOLLS, J.W.P. & BROWN, A.G. 1961. Tree-to-tree variations and the gross heritability of wood characteristics of *Pinus radiata*. *Tappi* 44: 174–179.
- DIETRICHSON, J. 1961. Using southern provenances in Norway. *Norsk Skogbruk*, 6: 229–231.
- ELLIOTT, G.K. 1970. Wood density in Conifers. The commonwealth agricultural bureaux. Oxford. Commonwealth forestry bureau. Tech. communication No.8.
- ERICSON, B. 1959. A mercury immersion method for determining the wood density of increment core sections. Statens Skogsforskningsinstitut. Avdelningen för skogsproduktion. Rapporten och Uppsatser nr. 9.
- ERICSON, B. 1960. Studies of the genetical wood density variation in Scots pine and Norway spruce. Studier över ärftliga volymviktsvariation hos tall och gran. Statens skogsforskningsinstitut. Avdelningen för skogsproduktion. Rapporten nr. 4.
- ERICSON, B. 1966. Determination of basic density in small wood samples. An examination of some sources of error. Skogshögskolan. Institutionen för skogsproduktion. Rapporten och Uppsatser nr. 9.
- FALCONER, D.S. 1964. Introduction to Quantitative Genetics. 365 p. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- FIELDING, J.M. & BROWN, A.G. 1960. Variation in the density of wood of Monterey pine from tree to tree. Commonwealth of Australia, Forestry and Timber Bureau. Leaflet No. 77: 1–28.
- GISLERUD, O. 1969. Relativ torr-råvolymvekt hos plusstraer. Det Norske Skogforsøksvesen. Skogteknologisk avdeling. Vollebek, Norge. Moniste.
- GISLERUD, O. & WILHELMSEN, G. 1969. Virkeskvalitet. En litteraturstudie. Det Norske Skogforsøksvesen. Skogteknologisk avdeling. Vollebek, Norge. Moniste.
- GODDARD, R.E. & COLE, D.E. 1966. Variation in wood production of six-year old progenies of select Slash pines. *Tappi* 49: 359–362.
- GOGGANS, J.F. 1962. The correlation, variation and inheritance of wood properties in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). North Carolina State College. School of Forestry. Technical Report No. 14.
- HAKKILA, P. 1966. Investigations of the basic density of Finnish pine, spruce and birch wood. *Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja* 61.5.
- LARSON, P.R. 1957. Effect of environment on the percentage of summerwood and specific gravity of slash pine. Yale University. School of Forestry. Bulletin No. 63.
- LUUKKANEN, O. 1969. Metsägeneettinen sanasto (Glossary of Forest Genetics with English index). Helsingin yliopiston metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja n:o 1. Moniste.
- LÖNNROTH, E. 1926. Untersuchungen über die innere Struktur und Entwicklung gleichaltriger naturnormaler Kiefernbestände basiert auf Material aus der Südhälfte Finnlands. *Acta Forestalia Fennica* 30.

- NICHOLLS, J.W.P. 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 kvalitets-egenskapens genetiska variation hos tall (*Pinus silvestris* L.). Institutionen för Skogsgenetik. Skogshögskolan. Rapporter och Uppsatser Nr. 3. Stockholm.
- NYLINDER, P. 1961. Om träd- och vedegenskapens inverkan på råvolymvikt och flytbarhet. I. Tall. Influence of tree features and wood properties on basic density and buoyancy. I. Scots pine (*Pinus silvestris* L.). Kungl. Skogshögskolan – institutionen för virkeslära. Uppsatser nr. R 35.
- NYLINDER, P. 1967. Non-destructive field sampling systems for determining the wood density of standing timber over large areas, variation within and between species and the influence of environmental and other measurable factors on wood density. Skogshögskolan. Institutionen för virkeslära. Rapporter nr. 56.
- PALMBERG, Chr. 1970. Heritabiliteten määrittäminen eräissä männyn (*Pinus silvestris* L.) jälkeläiskokeessa. Metsänhoitotieteen pro gradu-työ. Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitos.
- PERSSON, A. 1972. Studies on the basic density in mother trees and progenies of pine. Studier över torr-råvolymvikt hos moderträd och avkommor av tall. *Studia Forestalia Suecica* Nr. 96. Skogshögskolan. Stockholm.
- POLGE, H. & ILLY, G. 1968. Heritabilité de la densité du bois et correlations avec la croissance étudiées à l'aide de tests non destructifs sur plants de Pins maritimes de quatre ans. *Silvae Genetica* 17: 173–181.
- Proceedings of the symposium on the effect of growth acceleration on the properties of wood. Forest Products Laboratory, Forest Service. U.S. Department of Agriculture. 1972.
- SIIMES, F.E. & LIIRI, O. 1952. Puun lujuustutkimuksia. I. Pienet virheettömät mäntykoekappaleet. Investigations of the strength properties of wood. I. Tests of small clear specimens of Finnish pine (*Pinus silvestris* L.). Valtion teknillinen tutkimuslaitos. Tiedotus 103.
- SQUILLACE, A.E., ECHOLLS, R.M. & DORMAN, K.W. 1962. Heritability of specific gravity and summerwood per cent and relation to other factors in slash pine. *Tappi* 45: 566–601.
- STERN, K. 1964. Population genetics as a basis for selection. *Unasylva* Vol. 18 (2–3) Nrs. 73–74.
- STONECYPHER, R., CECH, P. & ZOBEL, B.J. 1964. Inheritance of specific gravity in two- and three-year-old seedlings of Loblolly pine. *Tappi* 47: 405–407.
- STONECYPHER, R., & ZOBEL, B.J. 1966. Inheritance of specific gravity in five-year-old seedlings of Loblolly pine. *Tappi* 49: 303–305.
- Tappi forest biology subcommittee no. 2. 1963. Existing methods of value for small sample measurement of wood and fiber properties. *Tappi* 46, 150A–156A.
- TIGERSTEDT, P.M.A. 1969. Progeny Tests in a *Pinus silvestris* L. Seed Orchard in Finland. *Acta Forestalia Fennica* 99.
- TODA, R. 1958. Variation and heritability of some quantitative characters in *Cryptomeria*. *Silvae Genetica* 7: 87–93.
- VIDAKOVIC, M. 1967. Genetics in Silviculture. *The Pakistan Journal of Forestry*. Vol XVII, No. 3.
- ZOBEL, B.J. 1964. Breeding for wood properties in forest trees. *Unasylva* Vol. 18 (2–3) Nrs. 73–74.

- No 161 Olavi Huuri: Eräiden kloorattujen hiilivetyjen vaikutuksesta männyn taimien alkukehitykseen.
The effect of some chlorinated hydrocarbons on the initial development of planted pine seedlings. 2,50
- No 162 Veijo Heiskanen, Antero Kuronen & Paavo Tiihonen: Rinnankorkeusläpimitaan ja tukkilukuun perustuvat sahapuiden kuutioimistaulukot.
Volume tables for saw timber stems based on the breast height diameter and the number of log per stem. 1,50
- No 163 Ilkka Kohmo: Nykymetsiköiden kasvuprosentti Suomen pohjoispuoliskossa vuosina 1969—70. 1,50
- No 164 Jouko Laasasenaho & Yrjö Sevola: Havutukkien latvamuotolukujen vaihtelu.
The variation in top form quotients of the coniferous logs. 2, —
- No 165 Metsätilastollinen vuosikirja 1971.
Yearbook of forest statistics 1971. 10,—
- No 166 Terho Huttunen: Suomen puunkäyttö, poistuma ja metsätase vuosina 1970—72.
Wood consumption, total drain and forest balance in Finland in 1970—72. 5,—
- No 167 Paavo Tiihonen: Rinnankorkeusläpimitaan ja pituuteen perustuvat uudet puutavaralaji-
taulukot.
Auf Brusthöhendurchmesser und Höhe gestützte neue Sortimententafeln. 1,50
- No 168 Lorenzo Runeberg: The future for forest-industry products in the United Kingdom.
Ison-Britannian metsäteollisuustuotteiden käytön tulevaisuus. 8,—
- 1973 No 169 Veijo Heiskanen: Pinon kehysmitan mittaus ja tyhjän tilan vähennys sekä niiden tarkkuus.
Measurement of the gross volume of a pile and deduction for empty space and their accuracy. 5,—
- No 170 Veijo Heiskanen: Pinotiheysluvun ja pinotiheystekijäin arviointi ja sen tarkkuus.
Evaluation of the solid content and the solid content factors and its accuracy. 3,—
- No 171 Veijo Heiskanen: Hylkypölkkyjen osuuden arviointi pinomittauksessa.
Estimation of the share of waste bolts in pile measurements. 2,—
- No 172 Metsäntutkimuslaitoksen päätös puutavaran mittauksessa käytettävistä muuntoiuvuista ja kuutioimistaulukoista 2 päivänä toukokuuta 1969 annetun päätöksen muuttamisesta.
Skogsforskningsinstitutets beslut angående ändring av beslutet av den 2 maj 1969 om omvandlingskoefficienter och kuberingsstabeller för virkesmätning. 10,—
- No 173 Matti Palo & Esko Pälä: Markkinapuun alueittaiset hankintamäärät ja kulkuvirrat vuonna 1970 (1964, 1967).
Removal and flow of commercial roundwood in Finland during 1970 (1964, 1967), by districts. 5,—
- No 174 Jorma Riikonen: Kuitupuun kuoren kutistuminen metsävarastoinnissa.
The volumetric shrinkage of pulpwood bark. 1,50
- No 175 Lauri Heikinheimo, Matti Heikinheimo & Aarne Reunala: Earnings of forest workers in Scandinavia, especially in Finland.
Metsätyömiesten ansiot Suomessa ja muissa pohjoismaissa. 8,—
- No 176 Matti Palo & Mikko Tervo: Hakkuumäärien lyhytjaksoinen ennustaminen.
Short-term forecasting of cut in Finland. 5,—
- No 177 Olavi Huuri: Taimitarhanoston suoritustavan vaikutus kuusen ja männyn taimien alkukehitykseen.
The effect of nursery lifting methods on initial development of spruce and pine transplants.
- No 178 Matti Leikola & Jyrki Raulo: Tutkimuksia taimityyppiluokituksen laatimista varten III. Taimien morfologisten tunnusten muuttuminen kasvukauden aikana.
Investigations on the basis for grading nursery stock III. Changes in morphological characteristics of nursery stock during the vegetation period. 2,—
- No 179 Paavo Valonen & Matti Ahonen: Vajaakarsinta ja silmävarainen apteeraus kuusisaha-
puun teossa.
The partial limbing and ocular marking for crosscutting in the preparation of spruce sawlogs. 4,—
- No 180 Pentti Rikonen: Havusahatukkien latvamuotoluvut erilaisia läpimittaluokituksia käytettäessä. 1,—
- No 181 Veijo Heiskanen: Havusahatukkien kapeneminen ja latvamuotoluku Kainuussa ja Pohjois-Pohjanmaalla.
Taper and top form factor of coniferous sawlogs in Kainuu and North Ostrobothnia regions. 2,—
- No 182 Veijo Heiskanen & Jorma Riikonen: Kuitupuun kehysmitta ja pinotiheys autokuljetuksen eri vaiheissa.
Piled measure and solid volume content of pulpwood piles in various phases of truck transportation. 2,50.
- No 183 Heikki Nikkilä: Kytkitiheysmenetelmä kuitupuupinon kiintomitan määrittämisessä.
The pile face density method in measuring the solid volume of a pulpwood pile. 4,—
- No 184 Olavi Saikku: Lannoituksen vaikutuksesta männyn kuoren määrään kangasmaalla.
The effect of fertilization on the amount of the bark of Scotch pine in forest land. 1,50

- No 185 Kaj Asplund, Erkki Lähde & Erkki Numminen: Vajaasti kypsyneen männyn siemenen kehitys käpyjen varastoinnin aikana.
On the development of incompletely ripened seeds of Scots pine in cones under storage. 1,50.
- No 186 Esko Jaatinen: Recreational utilization of Helsinki's forests. 4,—.
- No 187 Markku Mäkelä: Kanto- ja liekopuun korjuu polttoturvesoilta.
Harvesting of stump and moor wood from fuel peat bogs. 2,—.
- No 188 Pirkko Velling: Männyn (*Pinus silvestris* L.) puuaineen tiheyden fenotyypisistä ja geneettisistä vaihtelusta.
Phenotypic and genetic variation in the wood basic density of Scots pine (*Pinus silvestris* L.). 3,—.