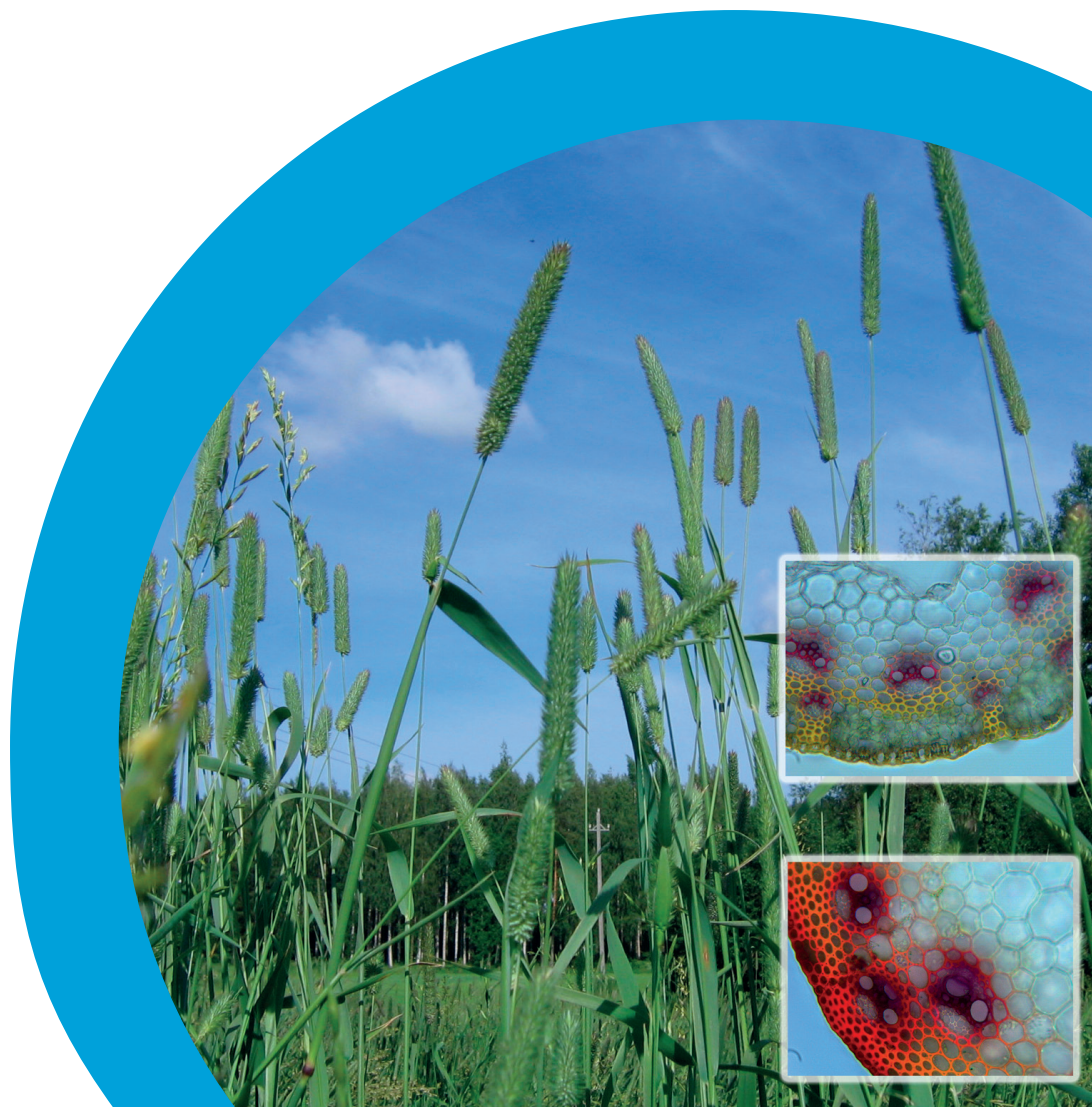


MTT RAPORTTI 56

Nurmen kasvu- ja kehitysprosessit

Maarit Hyrkäs ja Perttu Virkajärvi (toim.)



Nurmen kasvu- ja kehitysprosessit

**NURFYS-hankkeen
2006–2011 loppuraportti**

Maarit Hyrkäs ja Perttu Virkajärvi (toim.)

ISBN: 978-952-487-391-8 (painettu)
ISBN: 978-952-487-392-5 (verkkojulkaisu)
ISSN 1798-6419
<http://www.mtt.fi/mttraportti/pdf/mttraportti56.pdf>
Copyright: MTT
Kirjoittajat: Perttu Virkajärvi, Kirsi Pakarinen, Maarit Hyrkäs, Jyri-Pekka Lemettinen,
Marketta Rinne, Outi Manninen, Mervi Seppänen
Julkaisija ja kustantaja: MTT, 31600 Jokioinen
Julkaisuvuosi: 2012
Kannen kuva: Elina Juutinen ja Lilia Sarelainen

Nurmen kasvu- ja kehitysprosessit

Perttu Virkajärvi¹⁾, Kirsi Pakarinen¹⁾, Maarit Hyrkäs¹⁾, Jyri-Pekka Lemettinen¹⁾, Marketta Rinne²⁾, Outi Manninen³⁾, Mervi Seppänen⁴⁾

¹⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Halolantie 31 A, 71750 Maaninka, etunimi.sukunimi@mtt.fi

²⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Animale, 31600 Jokioinen, etunimi.sukunimi@mtt.fi

³⁾MTT Biotekniikka- ja elintarviketutkimus, Alimentum, Myllytie 1, 31600 Jokioinen, outi.m.manninen@mtt.fi (nyk. outi.manninen@boreal.fi)

⁴⁾Helsingin yliopisto, Maataloustieteiden laitos, Latokartanonkaari 5, 00014 Helsingin yliopisto, etunimi.sukunimi@helsinki.fi

Tiivistelmä

Nurmirehuhin perustuvilla maidon- ja naudanlihan tuotannolla on keskeinen merkitys koko Suomen elintarviketuotannolle. Satomäärillä mitattuna säilörehu on ollut pitkään Suomen merkittävin viljelykasvi ja vuonna 2010 se kohosi myös pinta-alalla mitattuna yleisimmäksi pellonkäyttömuodoksi. Lähes puolet maatalouden tuloista on peräisin maidon ja naudanlihan tuotannosta, ja noin 40 % elintarvikkeita jalostavan teollisuuden työpaikoista on maidon- ja lihanjalostuksen piirissä. Tämän vuoksi jo pienetkin parannukset esimerkiksi nurmen sadon laadussa ovat taloudellisesti merkittäviä: jos Suomen säilörehusadon D-arvo paransi 10 g/kg ka, olisi sen taloudellinen vaikutus n. 11–17 M€ vuodessa.

Nurmen suuresta taloudellisesta ja ympäristöllisestä merkityksestä huolimatta nurmikasvien satofysiologia tunnetaan Suomessa heikosti. Ulkomaiset satofysiologiset tutkimukset soveltuvat huonosti Suomeen, koska kasvilajit, kasvuolosuhteet ja nurmien käyttötarkoitukset ovat erilaiset ja pohjoismaisia tuloksia on vielä niukasti. Satofysiologisten prosessien parempi tunteminen mahdollistaa lyhyellä aikavälillä viljelytekniikan kehittymisen (mm. sadonkorjuun ajoitus, lajikevalinta) sekä pidemmällä aikavälillä uusien lajikkeiden kehittämisen ja uusien työkalujen käyttämisen tässä kehitystyössä (jalostusmenetelmät). Myös tutkimus hyötyy satofysiologisten tiedon lisääntymisestä: esimerkiksi nurmien sopeutumista ilmastonmuutokseen voidaan ennustaa prosessipohjaisilla kasvumalleilla, jotka tarvitsevat lähtötiedoikseen yksityiskohtaisia tietoja nurmen kasvu- ja kehitysprosesseista.

’Nurmikasvien satofysiologia nurmen laadun perustana’ -hankkeessa päätettiin pureutua aiempaa syvemmälle nurmen kasvun dynamiikkaan ja kasvuprosessien säätelyyn yhdistäen tähän uusimmat nurmi-rehun ravitsemuksellisen arvon parametrit. Tutkimus keskittyi pelkästään monivuotisiin heinäkasveihin. Hankkeen tavoitteena oli ensinnäkin tunnistaa tärkeimmät kasvuprosessit ja satofysiologiset parametrit. Toinen tavoite oli selvittää tärkeimmiksi havaittujen satofysiologisten parametrien genotyypistä vaihtelua timoteiaineistossa ja kolmas tavoite oli selvittää niiden geneettisen säätelyn mekanismeja. Työssä käytettiin timotein ja ruokonadan valtalajikkeita sekä Boreal Kasvinjalostus Oy:n erityisiä ns. laatuaineiston kloonieja (eliittikloonit). Tutkimus tehtiin yhteistyössä MTT:n, Helsingin yliopiston ja Boreal Kasvinjalostus Oy:n kanssa. Tutkimuksen vetäjänä toimi Perttu Virkajärvi (MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Maaninka). Keskeisiksi nurmen kasvuprosesseiksi sadonmuodostuksen ja laadun kehityksen osalta havaittiin korren muodostus ja sen lignifikaatio sekä kuolleen materiaalin kertyminen. Timotei ja ruokonata poikkesivat sadon ominaisuuksiltaan ja kasvutavaltaan lähes kaikissa suhteissa (versotyypijakauma, vernalisaation vaikutus, kukinta, sadon morfologia sekä rehuarvo). Ruokonadan ja timotein erot iNDF:ligniini-suhteessa ovat potentiaalinen tutkimuskohde selvittäessä ligniinin koostumuksen ja rakenteen vaikutusta rehun sulavuuteen.

Tekemämme havainto timotein korrenkasvunsa aloittaneiden mutta silti vegetatiivisten eli kukkimattomien versojen (ELONG) suuresta osuudesta on ollut urauurtava: tutkimuksemme on ensimmäinen työ, jossa tämän versotyypin osuus ja rehuarvot on kvantitatiivisesti määritetty. Timotein osalta tämän versotyypin tunnistamisella on selvä merkitys, koska ELONG-versotyyppi oli suurin komponentti timotein toisessa sadossa ja koska sen rehuarvo poikkesi edullisesti muista korrellisista versoista toisessa sadossa. Timotein versotyypin välillä havaittiin myös merkittävä ero lehtien kasvunopeudessa – pelkkää lehteä ja lehtituppea muodostavilla vegetatiivisilla versoilla (VEG) lehtien kasvunopeus oli pienin ja korrellisilla

suurin. Tämä kuvastaa myös versojen välistä kilpailuasetelmaa timoteikasvustossa. Ruokonadan sato puolestaan koostui lähes täysin VEG-versoista sekä ensimmäisessä että toisessa sadossa, eivätkä versotyypit näytelleet merkittävää roolia sen sadonmuodostuksessa. Timotein ja ruokonadan VEG-versot olivatkin varsin erilaisia: timoteilla ne ovat melko heikkoja elinvoimaltaan ja kilpailukyvyltään kun taas ruokonadan VEG-versot ovat suuria, elinvoimaisia ja kilpailukykyisiä.

Timotein eliittikloonaineistossa eri kloonit poikkesivat toisistaan lähes kaikkien mitattujen ominaisuuksien suhteen. Kloonien väliset erot versotyypijakaumissa pysyivät kohtuullisen samankaltaisina yli vuosien, joten tätä voidaan pitää sinänsä melko stabiilina geneettisenä ominaisuutena. Näyttää siltä, että timotein sadon laatua säätelevät ainakin osittain eri tekijät ensimmäisessä ja toisessa sadossa.

Korren anatomisen rakenteen tarkastelussa kävi ilmi, ettei puutuneen tukirenkaan muodostuminen timotein korteen ollut yhteydessä kärkikasvupisteen kehitystaseseen. Tätä havaintoa tuki myös timotein kloonaineistossa havaittu voimakas korrelaatio korren korkeuden ja sen sulavuuden välillä: mitä korkeampaa kasvusto oli, sitä huonompi oli sulavuus. Tämä on merkittävä havainto korren lignifioitumistutkimuksen kannalta, sillä aikaisemmin on oletettu, että kärkikasvupisteen erilaistuminen ohjaa korren pituuskasvua ja lignifioitumista.

Hankkeessa jatkettiin MTT:llä aloitettua työtä timotein genomiikan parissa. Tutkimuksessa testattiin *COMT*-geeniin liittyvän geenimerkin yhteyttä timotein rehuarvo-ominaisuuksiin. Geenimerkin esiintymisen selitti 12 % ensimmäisen niiton iNDF-arvojen vaihtelusta. Silti sen yleistettävyyttä heksaploidissa kasvissa on positiivinen viite siitä, että *COMT*-geenin alleleilla on todellista vaikutusta timotein iNDF-arvoihin. Muiden laatumuuttujien kohdalla ei löydetty toimivia geenimerkkejä. Lisäksi tutkittiin *VRN1*- sekä *VRN2*-geenien yhteyttä vernalisaatioon ja kukinnan edistymiseen. Tulosten mukaan timotein toisessa sadossa aitokorrellisten versojen muodostumista säädellään eri säätelyverkostojen kautta kuin syysviljoilla. Sen sijaan ensimmäiseen satoon muodostuvien kukkivien versojen säätelyn taustalla on mahdollisesti *VRN1*-geenin ilmeneminen.

Timotein ja ruokonadan lajieroista on toki tiedetty jo aikaisemminkin, mutta hankkeessa saatiin selville monien eroavaisuuksien syyt ja niiden merkitys käytännössä. Tuloksilla on käyttöarvoa kasvilajikohtaisia suosituksia annettaessa. Tulokset auttavat ymmärtämään nurmen sadon korjuun ajoittamista, etenkin toisen sadon osalta: kasvuston korsiintumista, lehtien kasvua ja kuolemaa sekä kuolleen aineksen kerääntymistä. Tuloksia on käytetty menestyksellä esimerkiksi neuvonnallisten kehittämishankkeiden havaintojen selittämiseen: yhdessä tuloksista muodostuu aiempaa vahvempi kokonaisuus. Vaikka tutkimus ei tuonut suoraan käyttökelpoisia geenimerkkejä jalostuksen käyttöön - mitä ei myöskään oletettu hanketta aloitettaessa - *COMT*-geenin alleelin ja kasvin iNDF-pitoisuuden välinen yhteys on hyödyllinen havainto. Lisäksi tutkimus toi syvällistä tietoa jalostusmateriaalina käytettävien timoteikloonien ominaisuuksista.

Avainsanat:

timotei, ruokonata, nurmet, sulavuus, kasvu, kehitys, kasvinjalostus, perimä

Crop physiology of grasses as a tool for higher quality silage

Perttu Virkajärvi¹⁾, Kirsi Pakarinen¹⁾, Maarit Hyrkäs¹⁾, Jyri-Pekka Lemettinen¹⁾, Marketta Rinne²⁾, Outi Manninen³⁾, Mervi Seppänen⁴⁾

¹⁾MTT, Animal Production Research, Halolantie 31 A, FI-71750 Maaninka, firstname.lastname@mtt.fi

²⁾MTT, Animal Production Research, Animale, FI-31600 Jokioinen, firstname.lastname@mtt.fi

³⁾MTT Biotechnology and Food Research, Alimentum, Myllytie 1, FI-31600 Jokioinen, outi.m.manninen@mtt.fi (present email outi.manninen@boreal.fi)

⁴⁾University of Helsinki, Department of Agricultural Sciences, FI-00014 University of Helsinki, Finland, firstname.lastname@helsinki.fi

Abstract

Dairy and beef production are essential sectors of food production in Finland, contributing nearly half of the agricultural income and employing up to 40 % of the whole food processing industry. Feeding of ruminants producing these foods is based on forage, and both annual dry matter (DM) yield and acreage of silage are currently the greatest of all crops in Finland. Thus, even slight improvements in the quality of forage may be significant economically: by estimation, an increase of 10 g kg⁻¹ DM in the digestibility of silage would be worth 11–17 M€ per year.

Despite the economic and environmental importance of forages, there is only little information on crop physiology of Nordic forage species. Results from foreign studies are usually poorly applicable because of differences in species, growing conditions and methods of harvest. However, knowing the processes of growth and development of forage species would improve their cultivation and management practices. In the long run, results could be used in creating precise growth models, which in turn may serve both plant breeders and researchers investigating the adaptation of forage species to climate change.

In the project ‘Crop physiology of grasses as a tool for higher quality silage’ (NURFYS) we examined the processes of growth and development and the concomitant changes in numerous parameters of nutritive value in two perennial forage grasses, timothy (*Phleum pratense* L.) and tall fescue (*Festuca arundinaceae* Schreb.) using commercial cultivars of these species and, in the case of timothy, elite clones. We had three main objectives. Firstly, we aimed to identify the most important growth and developmental processes and related quantitative and qualitative parameters in these species. Secondly, we wanted to quantify the influence of genotypic variance to these parameters in timothy and thirdly, reveal the mechanisms of the genetic regulation behind some crucial growth and developmental events. Research work was carried out in cooperation with MTT Agrifood Research Finland Maaninka, University of Helsinki and Boreal Plant Breeding Ltd.

The formation of true stem, its lignification and the accumulation of senescent material were found as the most important processes in the development of yield and nutritive value of these perennial grasses. Timothy and tall fescue differed from each other in virtually all essential aspects: the distribution of tiller types, the effect of vernalization, flowering, architecture of the canopy and nutritive value. In the future, the differences between timothy and tall fescue in the ratio of indigestible neutral detergent fiber (iNDF) and lignin may be a potential objective in revealing the effects of lignin composition on the digestibility of the forage DM.

In NURFYS, we were the first to describe and quantify the occurrence and nutritive value of stem-elongating, but still vegetative non-flowering tillers (ELONG) in timothy. The recognition of this tiller type was essential, as it was the main tiller component especially in the regrowth and its nutritive value was distinctively better than that of other true stem containing tillers. There was also a notable difference in the rate of leaf elongation between the tiller types in timothy: vegetative tillers (VEG) had the lowest and stem containing tillers the highest rates, reflecting the competition for growth factors inside the canopy. In contrast to timothy, the yield of tall fescue was comprised mostly of VEG tillers in both primary

growth and regrowth and the fluctuation between tiller types did not have a major role in yield formation. The function of VEG tillers appeared dissimilar in the two species: in timothy they were weak and uncompetitive, while in tall fescue they were large, vital and highly competitive.

Elite clones of timothy differed from each other in nearly all of the defined parameters. Since the distribution of tiller types was fairly stable inside each clone from year to year, it can be regarded as a genetic feature. The nutritive quality of timothy seemed to be regulated by different factors during primary growth and regrowth.

Examination of the anatomical structure of the true stem showed that the level of stem lignification was not associated with the developmental stage of the stem apex in timothy. In fact, we found a strong negative correlation between stem height and digestibility in elite clones. These findings are important, since until now it has been strongly suggested that the differentiation of the apex regulates the processes of stem elongation and lignification.

MTT had already started to work on genomics of timothy in other projects and this task was continued in NURFYS. The appearance of a *COMT* gene mark explained only 12 % of the variation in iNDF in elite clones of timothy. Still, in a hexaploid grass plant, it can be taken as an encouraging sign that alleles of *COMT* may affect the concentration of iNDF in timothy. Putative gene marks for other quality parameters were not found. We also examined the relations of putative *VRN1* and *VRN2* genes to vernalization and flowering induction in timothy. According to our results, *VRN1* may regulate the onset of flowering in the primary growth, but in the regrowth these genes may not be expressed: thus, the regulation of stem formation seems to be different in timothy than in some winter cereal crops.

The differences between timothy and tall fescue have been acknowledged before, but in NURFYS we managed to clarify the underlying reasons and the significance of them. Results can be used when giving species-specific advice. They are useful in understanding the timing of the harvest, especially in the regrowth, by enlightening the effects of stem formation, leaf development and senescence. We have already utilized the experimental findings in explaining practical observations and thus creating a foundation for new understanding about Nordic grass species. The findings of the genomic part of the project were encouraging - considering we did not expect to discover any new gene marks for timothy. In addition, this project produced profound information on the features of timothy clone lines which can be used in further plant breeding.

Keywords:

timothy, tall fescue, forage, digestibility, growth, development, plant breeding, genome

Nurmirehuihin perustuvilla maidon- ja naudanlihan tuotannolla on keskeinen merkitys koko Suomen elintarviketuotannolle. Lähes puolet maatalouden tuloista on peräisin maidon ja naudanlihan tuotannosta, ja noin 42 % elintarvikkeita jalostavan teollisuuden työpaikoista on maidon- ja lihanjalostuksen piirissä; lihanjalostuksen osalta luku sisältää siat ja siipikarjan (Ruokatieto 2010). Karjatilojen huomattavan työllistämisaikutuksen, runsaan tuotantopanoksen käytön ja karjataloustuotteiden korkean jalostusarvon vuoksi nurmiviljelyllä on suuri yhteiskunnallinen ja maaseudun elinvoimaisuutta ylläpitävä merkitys. Nautakarjatalous vaikuttaa välillisesti myös viljatilojen toimeentuloon: suuri osa kotimaan viljasadosta käytetään nautakarjan väkirehuna joko suoraan tai rehutehtaiden jalostamana. Lisäksi nurmilla on huomattava merkitys mm. maiseman, biodiversiteetin, ravinteiden kierron ja ympäristökuormituksen kannalta, sillä säilörehun tuotanto on yleisin pellonkäyttömuoto (TIKE 2010).

Nurmen suuresta taloudellisesta ja ympäristöllisestä merkityksestä huolimatta nurmikasvien satofysiologiaa tunnetaan Suomessa heikosti. Ulkomaiset satofysiologiset tutkimukset soveltuvat huonosti Suomeen, koska kasvilajit, kasvuolosuhteet ja nurmien käyttötarkoitukset ovat erilaiset ja pohjoismaisia tuloksia on vielä niukasti. Satofysiologisten prosessien parempi tunteminen mahdollistaa lyhyellä aikavälillä viljelytekniikan kehittymisen (mm. sadonkorjuun ajoitus, lajikevalinta) sekä pidemmällä aikavälillä uusien lajikkeiden kehittämisen ja uusien työkalujen käyttämisen tässä kehitystyössä (jalostusmenetelmät, kasvumallien kehitys).

Näistä syistä käynnistettiin **Nurmikasvien satofysiologia nurmen laadun perustana** (NURFYS) -hanke MTT:n strategisilla tutkimusvaroilla (2006–2008) ja MMM:n MAKERA:n tutkimusvaroilla (2007–2010). Hanketta ovat rahoittaneet myös Helsingin Yliopisto, A. ja A.J. Tiuran maataloustutkimussäätiö sekä Suomen kulttuurirahasto. Kiitämme rahoittajien lisäksi myös tutkimuksen ohjausryhmää, johon kuuluivat Birgitta Vainio-Mattila (puheenjohtaja) Maa- ja metsätalousministeriöstä, Jouko Kleemola Yara Suomi Oy:stä, Juha Nousiainen Valio Oy:stä, Sari Peltonen ProAgriasta sekä Teemu Teeri Helsingin Yliopistosta. Lisäksi kiitämme eri toimijaorganisaatioiden henkilökuntaa, jonka työpanos oli ratkaiseva hankkeen suorittamisessa.

Hankkeessa on pureuduttu aiempaa syvemmälle nurmen kasvun dynamiikkaan ja kasvuprosessien säätelyyn yhdistäen tähän uusimmat nurmirehun ravitsemuksellisen arvon parametrit. Tutkimus keskittyi pelkästään monivuotisiin heinäkasveihin, sillä yksivuotisten kasvien ja nurmipalkokasvien sisällyttäminen tutkimuksiin oli työn laajuuden vuoksi mahdotonta. Työssä käytettiin timotein ja ruokonadan valtalajikkeita sekä Boreal Kasvinjalostus Oy:n erityisiä ns. laatuaineiston klooneja (eliittikloonit). Tutkimus tehtiin yhteistyössä MTT:n, Helsingin yliopiston ja Boreal Kasvinjalostus Oy:n kanssa. Tuloksia on esitelty jo hankkeen kuluessa (esim. Pakarinen ym. 2008, Seppänen ym. 2010a, b, Virkajärvi ym. 2010, Virkajärvi ym. 2012). Kokonaiskuvan vuoksi tähän MTT:n raporttiin on koottu hankkeen eri osakokonaisuuksien keskeiset tulokset.

Maaningalla huhtikuussa 2012

Perttu Virkajärvi

MTT Kotieläintuotannon tutkimus

Kirjallisuus

- Pakarinen, K., Virkajärvi, P., Seppänen, M. & Rinne, M. 2008. Effect of different tiller types on the accumulation and digestibility of the herbage mass of timothy (*Phleum pratense* L.). *Grassland Science in Europe* 13:495–497.
- Ruokatieto. 2010. Tietohaarukka – tilastotietoa elintarvikealasta. <http://www.ruokatieto.fi>.
- Seppänen, M., Pakarinen, K., Jokela, V., Andersen, J.R., Fiil, A., Santanen, A. & Virkajärvi, P. 2010a. Apex development and stem morphology of vernalized and regrowing tillers of timothy. *Grassland Science in Europe* 15:362–364.
- Seppänen, M., Pakarinen, K., Jokela, V., Andersen, J.R., Fiil, A., Santanen, A. & Virkajärvi, P. 2010b. Vernalization response of *Phleum pratense* and its relationships to stem lignification and floral transition. *Annals of Botany* 106:697–707.
- TIKE 2010. Maatilan tilastollinen vuosikirja 2009. Maa- ja metsätalousministeriön tietopalvelukeskus. 266 s.
- Virkajärvi, P., Pakarinen, K., Hyrkäs, M., Savolainen, J. & Isolahti, M. 2010. Does tiller type distribution explain the differences in yield and nutritive value of timothy genotypes? *Grassland Science in Europe* 15:572–574.
- Virkajärvi, P., Pakarinen, K., Hyrkäs, M., Seppänen, M., Bélanger, G. 2012. Tiller characteristics of timothy and tall fescue in relation to herbage mass accumulation. *Crop science* 52, 2: 970-980.

Sisällys

1	Nurmen kasvuprosessien esittely	11
1.1	Nurmiheinien satofysiologia ja kasvuprosessien esittely	11
1.1.1	Satokomponentit	11
1.1.2	Heinäkasvien keskeiset satofysiologiset parametrit	12
1.1.3	Versojen kehitys ja versotyypit	14
1.1.4	Heinäkasvien jälkikasvu	18
1.1.5	Alkukesän ja loppukesän erot heinäkasvien sadonmuodostuksen kannalta	18
1.1.6	Hankkeen tavoitteet	19
1.2	Kirjallisuus	20
2	Timotein ja ruokonadan erot sadontuottoprosessissa	22
2.1	Johdanto	22
2.2	Aineisto ja menetelmät	22
2.2.1	Tilastollinen käsittely	24
2.3	Tulokset ja tulosten tarkastelu	24
2.3.1	Timotein ja ruokonadan sadontuottokyky	24
2.3.2	Timotein ja ruokonadan sadon ravitsemuksellinen arvo	32
2.3.3	Timotein ja ruokonadan versotyypien osuus ja morfologia	36
2.3.4	Timotein ja ruokonadan versotyypien korsi- ja lehtifraktioiden kemiallinen koostumus	40
2.4	Yhteenveto	43
2.5	Kirjallisuus	45
3	Versotyypin vaikutus timotein ja ruokonadan lehtien kasvuun ja kehitykseen	47
3.1	Johdanto	47
3.2	Aineisto ja menetelmät	47
3.2.1	Havainnot ja mittaukset	47
3.2.2	Tilastollinen käsittely	48
3.3	Tulokset ja tulosten tarkastelu	49
3.3.1	Kasvun jatkaminen ja emo- ja tytärversojen versotyypit	49
3.3.2	Elävien lehtien maksimimäärä ja fyllokroni	50
3.3.3	Lehtien nettokasvunopeus	53
3.3.4	Elävän lehtisolukon yhteispituus	57
3.4	Yhteenveto	58
3.5	Kirjallisuus	59
4	Kukinnan säätely	61
4.1	Johdanto	61
4.2	Aineisto ja menetelmät	62
4.2.1	Kasvatuskaappikokeet timoteilla ja ruokonadalla	62
4.2.2	Anatomiset näytteet pelto-olosuhteissa kasvaneista versoista	62
4.3	Tulokset ja tulosten tarkastelu	62
4.3.1	Vernalisaation vaikutukset kasvustorakenteeseen	62
4.3.2	Päivänpituuden ja gibberelliinihapon vaikutukset kasvustorakenteeseen	65
4.3.3	Korsi- ja lehtifraktioiden puutuminen eli lignifikaatio	66
4.4	Yhteenveto	71
4.5	Kirjallisuus	71
5	Ominaisuuksien ja perimän yhteys	73
5.1	Johdanto	73
5.2	Aineisto ja menetelmät	73
5.2.1	Koejärjestely ja tutkittava kasvimateriaali	73
5.2.2	Kenttäkokeen perustaminen ja hoitotoimenpiteet	74
5.2.3	Havainnot	75
5.2.4	Tilastolliset analyysit	75
5.3	Tulokset	76
	Genotyyppien versojakauma	77
5.3.1	Sato	78
5.3.2	Kasvuston kehitys ja lehtien osuus	78

5.3.3 Sadon orgaanisen aineen sulavuus ja D-arvo	79
5.3.4 Korren ominaisuudet	79
5.3.5 Sadon määrään ja sen orgaanisen aineen sulavuuteen ja D-arvoon vaikuttavat tekijät	80
5.4 Tulosten tarkastelu	80
5.4.1 Versotyyppijakauman vaihtelu	80
5.4.2 Timoteikloonien sadontuotto ja orgaanisen aineen sulavuus	81
5.4.3 Kehitysrytmi ja sulavuus sekä korren ominaisuudet	82
5.4.4 Timoteikloonien ideaalityypit ja niille tyypilliset ominaisuudet	85
5.5 Laatuominaisuuksien ja genomin yhteys	94
5.6 Yhteenveto	95
5.7 Kirjallisuus	96
6 Tulosten soveltaminen ja merkitys käytännössä	98
7 Sanasto	100
8 Liitteet	102

1 Nurmen kasvuprosessien esittely

Perttu Virkajärvi¹⁾, Kirsi Pakarinen¹⁾

¹⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Halolantie 31 A, 71750 Maaninka, etunimi.sukunimi@mtt.fi

1.1 Nurmiheinien satofysiologia ja kasvuprosessien esittely

Satofysiologia on kasvinviljelytieteeseen sovellettua kasvifysiologiaa, missä kasvien ja kasvustojen kasvua tarkastellaan sadonmuodostuksen kannalta. Satofysiologia pitää sisällään mm. kasvien kasvun, kasvien välisen kilpailun ja muodostuneen kuiva-aineen jakautumisen eri kasvinosien kesken. Tässä erityinen huomio kiinnittyy luonnollisesti sadoksi korjattaviin kasvinosiin. (Varis 1988). Korjattava sato voidaan jakaa kasvifysiologisesti eri satokomponentteihin, jolloin käsitys sadon muodostumisesta tarkentuu: esimerkiksi viljan tuotannossa on hyödyllistä tietää, johtuiko alhainen sato huonosta orastumisesta (kasvivyksilömäärä m⁻²), alhaisesta jyvien määrästä (kpl tähkä⁻¹) vai alhaisesta jyvien painosta (g jyvä⁻¹).

Nurmirehun tuotanto poikkeaa monilla tavoin muista peltokasveista. Nurmilla sato käsittää koko leikkuukorkeuden yläpuolisen osan kasvimassasta erottelematta kasvinosia. Tästä syystä nurmisato ei 'tuleennu', ja sopiva korjuuhetki määräytyy muilla perusteilla. Samasta syystä nurmisadon ruokinnallinen arvo vaihtelee hyvin paljon. Vaikka nurmirehun sulavuus onkin ylivoimaisesti tärkein laatuparametri, ovat nurmirehun kivennäiskoostumus, sokeri- ja valkuaispitoisuus merkittäviä tuotantoeläinten kannalta. Lisäksi eri eläinlajien ja -ryhmien vaatimukset (mm. naudat, hevoset, lampaat) poikkeavat toisistaan.

Nurmisato korjataan useita kertoja jo yhden kasvukauden aikana ja lisäksi useimmat nurmet ovat monivuotisia. Niinpä yhden sadon korjuu ei saisi vaarantaa tulevan sadon kehitystä - sadonkorjuussa poistuu merkittävä osa nurmen fotosynteesikoneistosta, ja jälkikasvun on usein lähdekkä liikkeelle pääasiassa kertyneiden varastojen (C, N) turvin. Jälkikasvukyky on erityisen tärkeää laitumilla ja talvehtiminen puolestaan kaikilla nurmilla.

Jatkuvuudesta seuraa, että monet viljelytoimet tehdään kasvuston päällä, millä on useita seurauksia esimerkiksi ravinteiden hyväksikäytön ja huuhtoutumisen kannalta. Myös nurmen käyttötapa – laidun, säilörehu tai kuivaheinä – vaikuttaa huomattavasti sen sadonmuodostukseen ja käytettävään viljelytekniikkaan. Nämä luetellut ominaisuudet ovat nurmiviljelijöille itsestäänselvyyksiä, mutta niillä on merkittävä vaikutus esimerkiksi siihen, mitä satofysiologisia parametreja nurmista kannattaa mitata ja millä tavoin.

Kun puhutaan yleisesti nurmista, voidaan tarkoittaa moni- tai yksivuotisia nurmia, heinänurmia tai nurmipalkokasveja tai edellä mainittujen seoksia. Jo pelkästään monivuotisia nurmikasvilajejakin on runsaasti ja niitä viljellään yleensä seoksina. Aihepiirin laajuuden vuoksi tässä kirjoituksessa keskitytään monivuotisiin heinänurmiin ja etenkin tärkeimpään heinäkasvilajiin, timoteihin.

Heinäkasvien kasvusta ja kehityksestä on muutamia erinomaisia katsauksia, joista Langerin 'How Grasses Grow' (1959) ja Jones & Lazenbyn (1988) 'The Grass Crop: The Physiological Basis of Production' -teoksia voi yhä suositella luettavaksi, vaikka uudempiä mutta enemmän yleiseen nurmentuotannon suuntautuvia kirjoja on saatavilla (Lemaire ym. 2000, Hopkins 2000, Barnes ym. 2007). Suurin osa ulkomaisesta tutkimuksesta ja kirjallisuudesta käsittelee laidunnurmia ja englanninraiheinää, mikä vaikeuttaa tulosten ja suositusten soveltamista Suomen olosuhteisiin. Koska nurmikasvien satofysiologiaa on tutkittu Suomessa verrattain vähän, käytetään jatkossa tieteellisen termistön englanninkielisiä, vakiintuneita lyhenteitä mikäli suomenkielisiä vastineita ei ole yleisesti käytössä.

1.1.1 Satokomponentit

Nurmisato koostuu yksittäisistä versoista, joiden ominaisuudet määräävät sekä sadon määrän että sen ruokinnallisen arvon. Nurmikasvusto on jatkuvasti muuttuvassa tilassa: versoja ja lehtiä ilmestyy ja kuolee, korren ja lehtien suhde sekä soluseinien ja solun sisällyksen suhde muuttuu, soluseinien ominaisuudet ja kemiallisten yhdisteiden ja alkuaineiden pitoisuudet eri kasvinosissa muuttuvat. Nämä muutokset vai-

kuttavat korjattavan sadon ominaisuuksiin, mutta osa vaikuttaa myös korjuuta seuraavaan jälkikasvuun, talvehtimiseen ja vielä seuraavan kasvukauden satoon. Nurmen kasvuprosessien tunteminen auttaa ymmärtämään viljelytekniikan ja säätekijöiden vaikutuksia sadon määrään ja sen ruokinnalliseen arvoon. Pidemmällä aikavälillä kasvuprosessien tunteminen auttaa uusien lajikkeiden kehittämisessä ja uusien työkalujen käyttämisessä tässä kehitystyössä.

Heinänurmassa versojen synty- ja kuolemisnopeus ovat keskeisessä osassa, ei niinkään kasviyksilöiden määrä; jälkimmäinen onkin mahdotonta määrittää pelto-oloissa kaivamatta kasveja ylös maasta. Mikäli jokainen verso synnyttää yhden tytärversion ennen kuin itse kuolee, nurmen tiheys pysyy vakiona.

1.1.2 Heinäkasvien keskeiset satofysiologiset parametrit

Heinäkasvin verso koostuu peräkkäisistä, identtisistä kasvinosien muodostamista moduuleista eli fyto-meereistä. Jokainen fyto-meeri koostuu solmusta, sivusilmusta, lehtitupesta ja lehtilavasta. Jokaisen fyto-meerin kasvu pohjautuu interkalaarisiin meristeemeihin eli solunjakautumisvyöhykkeen solukoihin, jotka sijaitsevat lehtitupen ja lehtilavan tyvellä sekä solmun yläpuolella (Briske 2007).

Fyllokroni on peräkkäisten fyto-meerien muodostumisen välinen aika eli aikaväli, jona kasvupisteessä muodostuneiden kahden peräkkäisen lehden aiheet kehittyvät lehdiksi. Koska sitä on mahdotonta havainnoida kasvia tuhoamatta, käytetään aikavälinä yleensä lehden kärjen ilmestymistä lehtitupesta (Nelson 2000). Fyllokroni kuten useat muutkin satofysiologian parametrit voidaan ilmoittaa joko päivinä (vrk) tai asteapäivinä ($^{\circ}\text{C}$ vrk), näistä asteapäivät ovat luonnollisesti tarkempia ja vertailukelpoisempia yli vuosien.

Lehtien kehittyminen, kasvu ja toimiminen kasvin yhteyttämiskoneistona ovat nurmikasvien sadontuotolle ja laadulle varsin olennaisia ilmiöitä. Tästä syystä nurmikasvien kehitystä on ollut hyödyllistä kuvata nimenomaan lehtiin liittyvillä parametreilla, joista useimmat ovat vahvasti sidoksissa toisiinsa. Useiden seuraavaksi esiteltävien parametrien yhteyksiä toisiinsa ovat hyvin kuvanneet mm. Bahmani ym. (2000). Lehtien ilmestymisnopeus (Leaf Appearance Rate, LAR) on käänteinen parametri fyllokronille (kpl lehtiä vrk^{-1} tai $^{\circ}\text{C}$ vrk^{-1}). LAR:illa on kaksi merkitystä: ensinnäkin se määrittää lehtialan kehityksen potentiaalia ja versomisen potentiaalia, koska jokaisen lehden tyvellä on anatominen sivusilmu. Toiseksi lehtien ilmestymisnopeutta voidaan käyttää fyllokronin arvioimiseen. Syntyneiden tytärversojen määrä verrattuna potentiaalisten silmujen määrään on silmujen täyttöaste (Site Filling Ratio, SFR). Käytännössä SFR:n määrittäminen on erittäin vaikeaa.

Lehden kasvunopeus (Leaf Elongation Rate; LER) on toinen hyvin keskeinen muuttuja: se kuvaa hyvin version kasvua ja reagoi herkästi mm. lämpötilaan, kuivuusstressiin ja typpilannoitukseen. LER voidaan mitata lehdittäin, mutta yleisesti käytetään yksikkönä mm verso^{-1} vrk^{-1} tai $^{\circ}\text{C}$ vrk^{-1} jolloin LER ottaa huomioon version kaikki kasvavat lehdet. Vastaavasti lehtien kuolemisnopeus (Leaf Senescence Rate, LSR; mm verso^{-1} vrk^{-1} tai $^{\circ}\text{C}$ vrk^{-1}) ilmoittaa version lehdissä vielä kiinni olevan kuolleen, ei-yhteyttävän solukon kertymisnopeuden. Näiden erotuksena voidaan laskea version nettomääräinen uuden lehtisolukon kertymisnopeus ($\text{LER}_{\text{net}} = \text{LER}(\text{brutto}) - \text{LSR}$; mm verso^{-1} vrk^{-1} tai $^{\circ}\text{C}$ vrk^{-1}), joka on sadon muodostuksen kannalta hyvin käyttökelpoinen muuttuja.

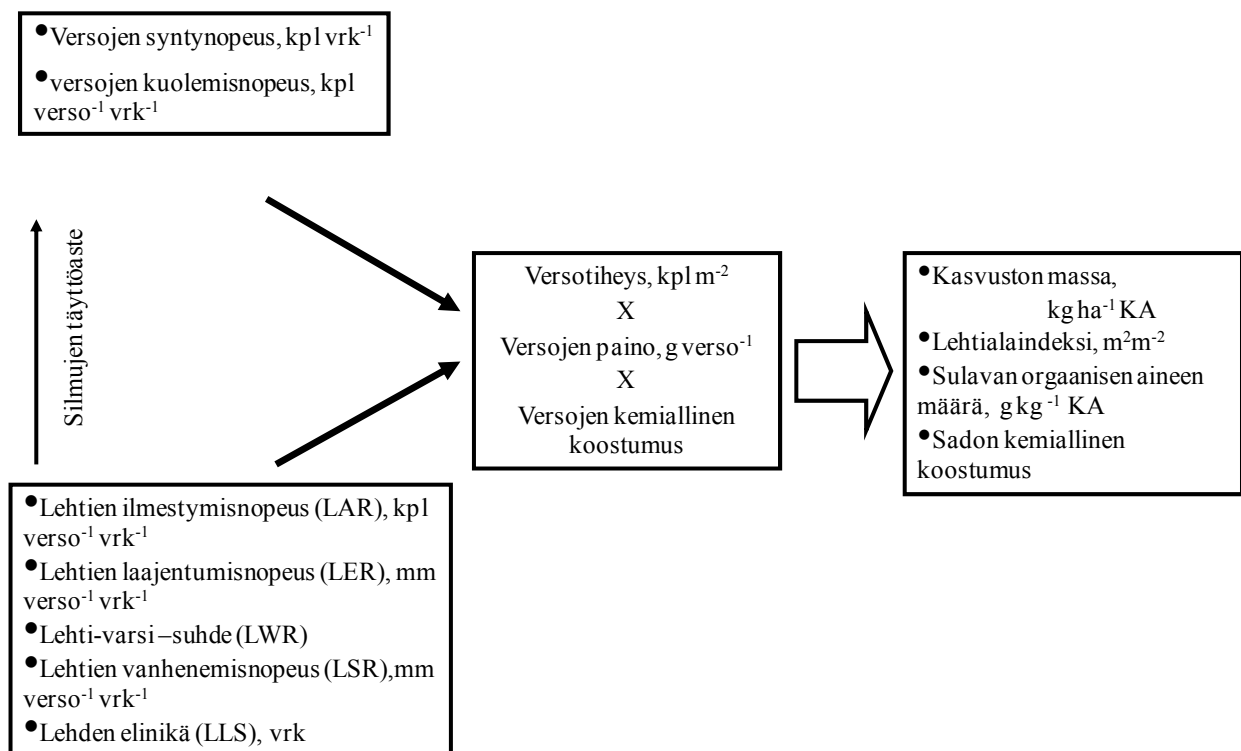
Lehden elinikä (Leaf Life Span; LLS) tarkoittaa lehden ikää laskettuna sen ilmestymisestä siihen asti, kunnes lehden lehtivihreä eli klorofylli on kadonnut. Käytännössä tämän määrittäminen ei ole kovin yksinkertaista, sillä usein lehden klorofylli häviää epätasaisesti ja niin, että lehden tyvi säilyy vihreänä paljon sen jälkeen kun lehden lapa on jo kuihtunut. Tämän vuoksi on hyvä mainita, millä periaatteella lehti on luokiteltu kuolleeksi (raja-arvo tms.), kun julkaisee tai käyttää LLS-arvoja. Lehden ikään vaikuttavat sekä sen sisäsyntyinen (ontologinen) ikäraja että ulkoiset tekijät kuten säteilyn määrä (varjossa lehti kuolee aikaisemmin) ja yhteyttävää solukkoa tuhoavat kasvitaudit. Esimerkiksi englanninraiheinän tyypillinen elinikä on 3–4 viikkoa ja noin 330 $^{\circ}\text{C}$ vrk (Davies 1988). Lehden kuolema on tietysti sadon kannalta tappio, sillä vain noin 30 % lehden kuiva-aineesta pystytään siirtämään eli re-allokoimaan uusiin lehtiin (Robson & Deacon 1978, Woodward 1998). Kuolevaan lehteen jää soluseinämäainesta ja myös kivennäisiä enemmän kuin sitä on elävässä solukossa. Tämän vuoksi kuolleen materiaalin energia-arvo (D-arvo) on matala, joten kuolleen solukon osuuden noustessa suureksi sadon ruokinnallinen laatu väistämättä heikkenee.

Lehtialaindeksi (Leaf Area Index; LAI) on vakiintunut parametri, joka kuvaa kasvuston yhteyttämiskoneiston suuruutta. LAI on lehtien pinta-ala jaettuna sen maa-alan pinta-alalla, jolta lehdet on mitattu. Kun yhden neliömetrin alalla on yksi neliömetri lehtiä, LAI on 1. Kriittinen lehtialaindeksi (LAI_{crit}) on se

LAI:n arvo, jossa noin 95 % auringon tulosäteilystä imeytyy lehtiin. Tätä vastaava Tarkasti ottaen heinäkasvien lehtituppi kuuluu lehteen. Niiden osuus yhteyttämisestä on kuitenkin vähäinen (Parsons 1988) ja niiden funktiona on lähinnä varren tukeminen (Kärkönen ym. 2012) , joten yleensä lehtialaan lasketaan vain lehtilapojen pinta-ala. Samoin lehti-korsisuhteella (Leaf Weight Ratio, LWR) tarkoitetaan useimmin nimenomaan lehtilapojen massan suhdetta kokonaisuutensa. LWR korreloi usein positiivisesti sadon orgaanisen aineen sulavuuden (OAS) ja D-arvon kanssa ja negatiivisesti sadon määrän kanssa. Lehtien ominaispinta-ala (Specific Leaf Area, SLA) on lehden pinta-alan ja sen massan suhde. Se kuvaa kuinka paljon lehtialaa kasvi on tuottanut yhdellä 1 g:lla kuiva-ainetta ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$; Sheehy & Johnsson 1988). Alhaisessa säteilyn intensiteetissä (esim. varjossa) kasvaneet lehdet ovat yleensä pidempiä ja ohuempia kuin korkeassa säteilyn intensiteetissä kasvaneet lehdet (Robson ym. 1988).

Yhteyttämistuotteiden allokointi tarkoittaa yhteyttämistuotteiden jakaantumista eri kasvinosien kesken: esimerkiksi osa käytetään uuden lehtialan muodostamiseen, osa käytetään juuriston kasvuun ja osa varas-tohiilihydraateiksi. Satoindeksillä tarkoitetaan kasvin maanpäällisen massan ja sadoksi korjattavan massan suhdetta; nurmilla satoindeksi on varsin korkea.

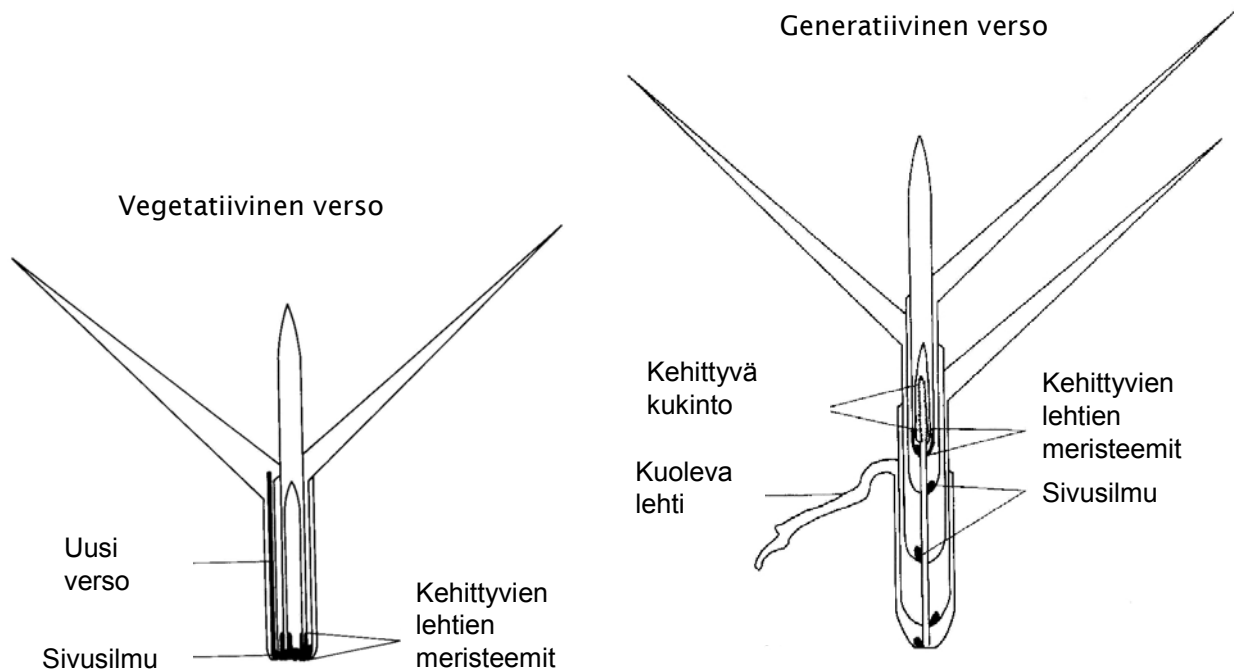
Nurmikasvuston keskeiset kasvuprosessit ja satokomponentit on esitetty kuvassa 1.



Kuva 1. Nurmikasvuston satokomponentit ja satofysiologiset parametrit. Aikasidonnaiset muuttujat voidaan ilmoittaa vuorokautta (vrk) tai astepäivää ($\text{C}^\circ \text{vrk}$) kohti.

1.1.3 Versojen kehitys ja versotyypit

Vegetatiivisessa vaiheessa olevan verson (VEG) pelkkiä lehtiaiheita tuottava kasvupiste (Kuva 4 a–c) sijaitsee yleensä maan pinnassa ja korsi ei ole vielä aitokorsi, vaan lehtituppien muodostama kääro. Tämä ns. pseudokorsi muistuttaa sekä toiminnaltaan että rakenteeltaan enemmän kortta kuin varsinaista lehtilappaa (Kuva 2). Vegetatiivinen kasvuvaihe kestää Suomessa vain lyhyen aikaa, sillä Keski-Suomessa se loppuu jo toukokuun alkupuolella (Virkajärvi & Järvenranta 2001). Vegetatiivinen kasvuvaihe loppuu, kun verson kasvupiste erilaistuu tuottamaan kukka-aiheita lehtiaiheiden sijaan (Kuva 4 d–l) ja verso siirtyy generatiiviseen kasvuvaiheeseen (GEN, Kuva 3 b). Tässä vaiheessa verson lehtilukumäärä on jo määrätynyt, sillä kaikkien syntyvien lehtien aihiot ovat jo olemassa kasvupisteessä. Siirtyminen generatiiviseen tilaan vaatii kukinnan induktion. Useimmilla Suomessa viljeltävillä nurmikasvilajeilla tähän kuuluu kylmäkaraistumisjakso (vernalisaatio) sekä sen jälkeiset pitkän päivän olosuhteet. Timotei poikkeaa tästä: sen kukinnan aloittamiselle riittää pelkästään pitkä päivä, joskin vernalisaatio voimistaa kukintaan viritymistä ja korrenmuodostusta (Heide 1994).



Kuva 2. Vegetatiivisen ja generatiivisen verson poikkileikkaus. (Davies 1988).

Useimmilla heinäkasvilajeilla aitokorren kasvu alkaa vasta kun kasvupiste on siirtynyt kukintavaiheeseen (Moser & Jennings 2007). Timotei poikkeaa muista lajeista siten, että se voi kasvattaa aitokorren solmuisen, vaikka kasvupiste olisi yhä lehtiä tuottavassa vegetatiivisessa vaiheessa (Seppänen ym. 2010). Tämänkaltaista versoa voidaan kutsua vegetatiiviseksi elongoituneeksi versoksi (ELONG, Kuva 3 a).

Aitokorren kasvun edetessä solmuvälit venyvät pituutta ja paksunevat samalla, kun kasvupiste nousee yhä korkeammalle (Kuva 2). Uudet lehdet ilmestyvät korrenkasvun ansioista parempiin valo-olosuhteisiin verrattuna siihen, että ne ilmestyisivät varjossa kasvuston alaosassa. Tämän vuoksi uusien lehtien yhteyttämisikyky on korkea. Aitokorrellisessa kasvustossa lehdet varjostavat toisiaan vähemmän kuin pelkästään lehtiä ja pseudokortta sisältävässä kasvustossa, joten säteilyn hyväksikäyttö on tällöin huomattavasti parempi (Parsons 1988).

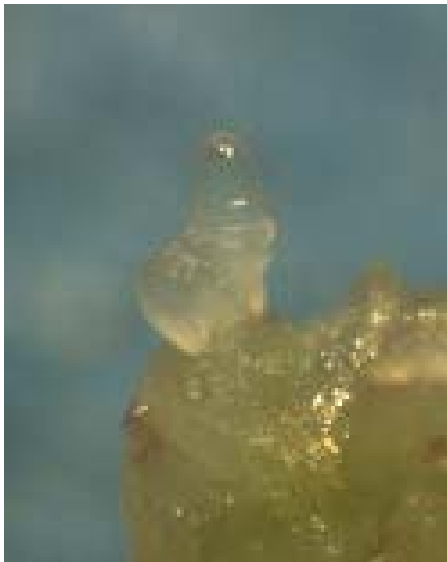
Kasvupisteen sijainnilla on merkitystä myös jälkikasvun kannalta: mikäli VEG-verso laidunnetaan tai niitetään, sen kasvupiste on suojassa maan rajassa, joten verso voi varsin nopeasti kasvattaa uuden korvaavan lehtialan. Jos kasvupiste on jo noussut leikkuu- tai syöntikorkeuden yläpuolelle, on korren katkaisun seurauksena kyseisen verson kuolema ja jälkikasvun pitää syntyä tyvellä sijaitsevista sivusilmuista.



Kuva 3 a) Timotein vegetatiivisia elongoituneita versoja (ELONG). 3 b) Timotein generatiivisia versoja (GEN).
Kuvat: Perttu Virkajärvi/MTT.

Korren kasvun edetessä aitokorren soluseinät paksunevat ja korren tukirakenteet puutuvat ja lignifioituvat. Lisääntyessään ligniini muodostaa muiden soluseinämän hiilihydraattien kanssa ristsidoksia, jotka heikentävät myös näiden muutoin hyvin sulavien soluseinämäyhdisteiden sulavuutta. Näiden muutosten vuoksi aitokorren sulavuus laskee paljon nopeammin kuin lehtilapojen sulavuus. Lehtitupprien eli pseudokorren sulavuus asettuu yleensä aitokorsien ja lehtilapojen väliin.

Nurmen sadonlisäys on korrenkasvun aikana nopeaa, huipun ajoituessa tähkälletulovaiheen tienoille, jolloin se on helposti $200\text{--}300 \text{ kg ka ha}^{-1} \text{ vrk}^{-1}$ (ka = kuiva-aine). Kasvilajista riippuen suuri osa versoista on säilörehuasteella aitokorrellisia ja korret muodostavat varsinkin kevätkaasvustossa suuren osan korjattavasta massasta. Korsien osuus on 30–80 % ensimmäisessä niitossa ja 15–60 % toisessa niitossa (Gustavsson & Martinsson 2004, Kuoppala ym. 2008, Nissinen ym. 2010).



a) kasvupiste, vaihe 1



b) kasvupiste, vaihe 2



c) kasvupiste, vaihe 3



d) kasvupiste, vaihe 4 (kaksoiskehävaihe)



e) kasvupiste, vaihe 5



f) kasvupiste, vaihe 6



g) kasvupiste, vaihe 7



h) kasvupiste, vaihe 8



i) kasvupiste, vaihe 9



j) kasvupiste, vaihe 10



k) kasvupiste, vaihe 12



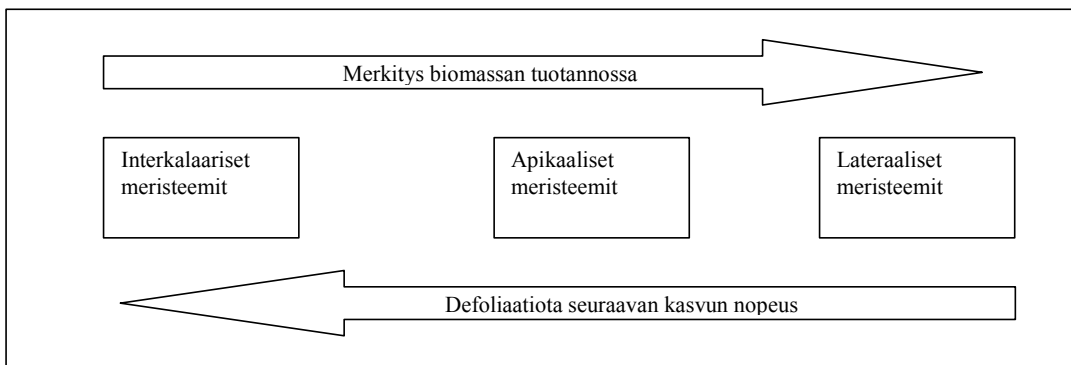
l) kasvupiste, vaihe 13

Kuva 4. Timotein kärkikasvupisteen kehitysvaiheet [sovelletusti Sweetin ym. (1991) mukaan, vaiheen 11 kuva puuttuu]. Kaksoiskehävaihetta pidetään kynnsarvona kukintaan virittymiselle, sillä lehtiluku on määräytynyt ja kukinnon erilaistuminen alkaa. Kuvat: Kirsi Pakarinen/MTT, Perttu Virkajärvi/MTT & Jyri-Pekka Lemettinen/MTT.

1.1.4 Heinäkasvien jälkikasvu

Heinäkasviyksilön elämä ei yleensä pääty niittoon, sillä jälkikasvu voi lähteä liikkeelle heinäkasvien jokaisen lehden tyvellä olevasta sivusilmusta. Jälkikasvun nopeus riippuu ennen kaikkea siitä, ovatko sivusilmut tässä vaiheessa jo aktiivisia vai ovatko ne yhä lepotilassa eli dormanssissa. Niiton jälkeen jälkikasvu on nopeinta sellaisissa kasvustoissa, joiden versoista suurin osa on säilyttänyt kärkikasvupisteensä, mutta näiden meristeemien tuottaman lisäkasvun määrä on rajallinen (Kuva 5). Sen sijaan uusista sivusilmuista lähtevä kasvu käynnistyy hitaammin, etenkin jos silmut ovat dormanssissa, mutta toisaalta niiden potentiaalinen lisäkasvu on määrällisesti suuri.

Aikaisemmin verson keräämiä hiilihydraattivarastoja (Water Soluble Carbohydrates, WSC; Total Non-structural Carbohydrates, TNC) pidettiin hyvin tärkeinä jälkikasvulle. Lisäksi esitettiin että varastohiilihydraattien eli heinäkasvien osalta fruktaanien polymerisaatioaste vaikuttaisi myös jälkikasvunopeuteen. Nykyään oleellisena pidetään joko kriittistä hiilihydraattikonsentraatiota tai hiilihydraattipoolia (biomassa \times konsentraatio; g WSC m⁻² tai g WSC verso⁻¹). Edelleen, korjuun jälkeinen lehtiala vaikuttaa versojen fotosynteesiin ja sitä kautta jälkikasvukykyyn, mutta Suomen olosuhteissa tämäkin yhteys on osoittautunut heikoksi. Ilmeisesti myös verson typpivarastot (vegetatiiviset varastoproteiinit, VSP) edesauttavat jälkikasvua, mutta tästä on verrattain vähän tietoja. (Briske 1985, Richards 1993, Virkajärvi 2003). On loogista että tuotantomuoto vaikuttaa siihen, mitä on eri jälkikasvuun vaikuttavien komponenttien keskinäinen tärkeysjärjestys: esimerkiksi laitumella jäljelle jäävä lehtiala on hyvin tärkeä, kun taas säilörehun tai heinän tuotannossa sillä on paljon pienempi rooli.



Kuva 5. Heinäkasvien meristeemien merkitys defoliaatiota eli niittoa seuraavaan jälkikasvuun (Briske 1985). Interkalaariset meristeemit = kasviosien kasvuvyöhykkeet; apikaaliset meristeemit = kärkikasvusolukot; lateraaliset meristeemit = uusien sivuversojen meristeemit.

1.1.5 Alkukesän ja loppukesän erot heinäkasvien sadonmuodostuksen kannalta

Kevätkasvu ja kesän ja syksyn kasvu poikkeavat ratkaisevasti toisistaan: juhannukseen asti päivä pitenee ja päivittäinen säteilyannos suurenee. Keväällä versot ovat talven jäljiltä vernalisoituneita ja pyrkivät kukkimaan. Kevään aikana ympäristöolosuhteet ovatkin optimaaliset paitsi useimpien heinälaajien kukintaan virittymiselle, myös voimakkaalle aitokortta tuottavien versojen muodostumiselle, joten varjossa kasvavia versoja ja lehtiä on suhteellisen vähän. Uudet lehdet ilmestyvät korrenkasvun ansioista parempiin valo-olosuhteisiin verrattuna siihen, että ne ilmestyisivät varjossa kasvuston alaosassa. Koska lehtien fotosynteesitehokkuus on sitä parempi, mitä voimakkaammassa säteilyssä ne kehittyvät, on uusien lehtien yhteyttämiskyky korkea. Korrellisessa kasvustossa lehdet varjostavat toisiaan vähemmän kuin pelkästään lehtiä sisältävässä kasvustossa, joten säteilyn hyväksikäyttö on korrellisessa kasvustossa huomattavasti parempi kuin pelkästään lehtiä sisältävässä kasvustossa. Kasvuston on siis mahdollista hyödyntää auringsäteily tehokkaasti.

Toisen sadon kehittyessä tilanne on erilainen kuin ensimmäisen sadon osalta: päivänpituus on kääntynyt laskuun, vuorokauden keskilämpötila voi yhä olla korkea, etenkin kasvun alussa, mutta päivittäinen säteilysumma vähenee. Koska versojen vernalisaatio on purkautunut kevätkasvussa, eivät ne yleensä muodosta korrellisia yksilöitä toisessa sadossa. Poikkeuksena on timotei, joka voi pitkän päivän kasvina muodostaa sekä aitoja GEN-versoja ja toisaalta ELONG-versoja myös syyskasvussa. Vernalisaatio saattaa myös siirtyä kasviyksilön sisällä versosta toiseen (Havstad ym. 2004) mutta tällaisten versojen määrä on yleensä vähäinen. Joka tapauksessa korrellisten versojen (ELONG ja GEN) osuus on syyskasvustossa alhai-

sempi ja yhdessä heikentyneiden säteilyolosuhteiden kanssa tämä voi lisätä kuolleen solukon määrää etenkin, jos niitto tai laiduntaminen viivästyy tai kasvusto lakoontuu. Kuolevien versojen ja lehtien osuus voi nousta niin suureksi, että se vaikuttaa selvästi korjattavan sadon määrään ja sulavuuteen. Suuri kuolleen solukon määrä voi myös heikentää sadon maittavuutta, etenkin kosteina ja lämpiminä syksyinä, jolloin kuollut materiaali alkaa mädäntyä kasvuston sisällä.

1.1.6 Hankkeen tavoitteet

Kaikki ympäristö- ja kasvutekijät vaikuttavat nurmikasvien satoon edellä mainittujen prosessien kautta. Uusimmat kasvumallit perustuvat myös – enemmän tai vähemmän tarkasti – sekä ulkoisten tekijöiden vaikutukseen edellä mainittuihin prosesseihin (*Process based modelling*). Esimerkiksi ilmastonmuutoksen vaikutuksien ennakointi vaatii nimenomaan prosessipohjaisia malleja (Thorsena & Höglind 2010). Suomessa ei vastaavia malleja ole juurikaan kehitetty osaksi juuri siksi, ettei tarvittavia tietoja prosesseista ole ollut saatavilla, joten tiedon tuottaminen nurmen kasvuprosesseista nähtiin monella tapaa hyödyllisenä. Hankkeen yksi ansio onkin se, että hankkeen tuloksia käytettiin CATIMO-mallin laajennuksessa koskemaan myös toista niittoa (Jing ym. 2012).

Jos jalostetaan pelkästään sulavuutta paremmaksi, sadon määrä vähenee, koska tämän valinnan seurauksena korren osuus koko massasta vähenee. Tämän vuoksi jalostuksessa on tarkasteltava lehtien ja korsien sulavuutta erikseen (Pärssinen 2004). Vaikka anatomisten komponenttien käyttö jalostuksessa on työlästä, se on mahdollista, kun materiaali rajataan tarkoituksenmukaisesti. Työstä saatava hyöty on suuri, etenkin jos havainnot saadaan liitettyä tunnettuihin geenimerkkeihin tai perimäkarttoihin. Geenimerkkiavusteisessa valinnassa ominaisuutta voidaan valita jalostusohjelmassa seuraamalla tärkeään ominaisuuteen kytkeytyntä DNA-merkkiä.

Suomessa keskitytään erityisesti timotein jalostukseen (Isolahti 2010). Timoteilla, joka on ristipölytteinen kasvi, suurin hyöty saadaan kun DNA-merkki sijaitsee ominaisuuteen vaikuttavassa geenissä. Tämän vuoksi kannattaneeksi käyttäjä ligniinisysteemiin liittyviä genejä kandidaatteina. Siinäkin tapauksessa, ettei anatomisia muuttujia voidakaan liittää suoraan geenimerkkeihin, jalostus hyötyy eri linjojen ominaisuuksien tarkemmasta tuntemisesta: uusimmissa tutkimuksissa pidetään kahden sinänsä hyviä laatuominaisuuksia ilmentävän lajikkeen tai jalostuslinjan käyttämistä risteytyksissä tehottomana ilman tietoa perusteista (Ralph ym. 2004). Kanadassa on saatu uusilla valintamenetelmillä varsin lupaavia tuloksia: ADL:selluloosa -suhteen fenotyyppisellä valinnalla on saatu aikaan kuiva-aineen ja NDF:n parempi sulavuus ilman, että kasvin kuiva-ainetuotanto aleni (Claessens ym. 2005, Bélanger ym. 2006).

Perinteisesti nurmiheinien jalostusohjelmissa on keskitytty ensimmäisen sadon laadun (ja määrän) parantamiseen. Myös jälkikasvulla on merkitystä, ja sen laatuun ja määrään vaikuttaminen – joko jalostuksella tai sadonkorjuun ajoittamisella – on koettu ensimmäistä satoa vaikeammaksi. Siksi jälkikasvun kasvuprosessien ja rehuarvon kehityksen tarkastelua voidaankin pitää erittäin hyödyllisenä.

Edellä esitetyn perusteella hankkeen alkuperäisinä tavoitteina olivat:

- 1) Nurmikasvien kasvuprosessien merkityksien selvittäminen sadon laadun ja määrän kannalta
- 2) Nurmikasvuston rakennetta, päivänpituusvastetta ja vernalisaatiovaatimusta ohjailevien geenien ilmenemisen tutkiminen sekä jalostusaineistossa esiintyvän vaihtelun selvittäminen
- 3) Haluttujen ominaisuuksien ja olemassa olevien geenimerkkien yhteyden selvittäminen
- 4) Tiedon tuottaminen uusien, Suomen olosuhteisiin soveltuvien nurmien kasvumallien perustaksi.

1.2 Kirjallisuus

- Bahmani, I., Hazard, L., Varlet-Grancher, C., Betin, M., Lemaire, G., Matthew, C. & Thom, E.R. 2000. Differences in tillering of long- and short-leaved perennial ryegrass genetic lines under full light and shade treatments. *Crop Science* 40: 1095-1102.
- Barnes, R.F., Nelson, C.J., Moore, K.J. & Collins, M. 2007. Forages. The science of grassland agriculture. 6th ed., Vol II. Blackwell publishing. Ames, Iowa, USA. 791 s.
- Bélanger, G., Tremblay, G.F. & Michaud, R. 2006. The nutritive value of timothy and its improvement through management and breeding. Sveinsson, T. (Toim.). Teoksessa: Timothy productivity and forage quality - possibilities and limitations. NJF Proceedings. s. 15–25.
- Briske, D.D. 2007. Plant interactions. Teoksessa: Barnes, R.F, Nelson, C.J. Moore, K.J. ja Collins, M. (Toim.). Forages. The science of grassland agriculture. 6th ed., Vol II. Blackwell publishing. Ames, Iowa, USA. s. 105–122.
- Briske, D.D. 1985. Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. Teoksessa: Joss, P.J., Lynch, P.W. Williams, O.B. (Toim.) Rangelands, a resource under siege. s. 425–427.
- Claessens, A., Michaud, R., Bélanger, G. & Mather, D.E. 2005. Responses to divergent phenotypic selection for fiber traits in timothy. *Crop Science* 45:1017–1022.
- Hopkins, A. 2000. Grass. Its production and utilization. 3rd ed. Blackwell Science, Oxford UK. 440 s.
- Davies, A. 1988. The regrowth of grass swards. Teoksessa: Jones & Lazenby (Toim.): The grass crop. The Physiological basis of production. Chapman & Hall 1988. s. 86.
- Gustavsson, A.M. & Martinsson, K. 2004. Seasonal variation in biochemical composition of cell walls, digestibility, morphology, growth and phenology in timothy. *European Journal of Agronomy* 20:293–312.
- Havstad, L.T., Aamlid, T.S., Heide, O.M. & Junttila, O. 2004. Transfer of flower induction stimuli to non-exposed tillers in a selection of temperate grasses. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science* 54:23–30.
- Heide, O.M. 1994. Control of Flowering and Reproduction in Temperate Grasses. *New Phytologist* 128:347–362.
- Isolahti, M. 2010. Nurmikasvien valinta vaikuttaa sadon määrään ja laatuun. *Maito ja me* 22:20–21.
- Kuoppala, K., Rinne, M., Nousiainen, J. & Huhtanen, P. 2008. The effect of cutting time of grass silage in primary growth and regrowth and the interactions between silage quality and concentrate level on milk production of dairy cows. *Livestock Science* 116:171–182.
- Lemaire, G., Hodgson, J., De Moraes, A., de F. Carvalho, P.C. & Nabinger, C. 2000. Grassland Eco-physiology and Grazing Ecology. CABI publishing, Wallingford, UK. 422 s.
- Moser, L.E., & J.A. Jennings. 2007. Grass and legume structure and morphology. Teoksessa: R.F. Barnes, C.J. Nelson, K.J. Moore, ja M. Collins. (Toim.). Forages. The Science of Grassland Agriculture. 6th ed., Vol II. Blackwell publishing. Ames, Iowa, USA. s. 15–35.
- Nelson, C.J. 2000. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs tillering. Teoksessa: Lemaire, G., Hodgson, J., De Moraes, A., de F. Carvalho, P.C. & Nabinger, C. 2000. Grassland Eco-physiology and Grazing Ecology. CABI publishing Wallinford, UK. s. 101–126.
- Nissinen, O., Kalliainen, P. & Jauhiainen, L. 2010. Development of yield and nutritive value of timothy in primary growth and regrowth in northern growing conditions. *Agricultural and Food Science* 19:252–268.

- Parsons, A.J. 1988. The effects of season and management on the growth of grass swards. Teoksessa: Jones, M.B. & Lazemby, A. (Toim.). *The Grass Crop. The Physiological Basis of Production*. Chapman and Hall, London, s. 129–178.
- Pärssinen, P. 2004. Nurmikasvien kehittäminen jalostuksen keinoin Suomessa. *Suomen nurmihdistyksen julkaisu* 21, s. 22–26.
- Ralph, J., Guillaumie, S., Grabber, J.H., Lapierre, C. & Barriere, Y. 2004. Genetic and molecular basis of grass cell-wall biosynthesis and degradability. III. Towards a forage grass ideotype. *Comptes Rendus Biologies* 327:467–479.
- Richards, J.H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress*, 8 – 21 Feb. 1993, Palmerston North, New Zealand. s. 85–94.
- Robson, M.J., G.J.A. Ryle, & J. Woledge. 1988. The grass plant – its form and function. Teoksessa: M.B. Jones & A. Lazemby (Toim.). *The Grass Crop. The Physiological Basis of Production*. Chapman and Hall, London. s. 25–84.
- Robson, M.J. & Deacon, M.J. 1978. Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass: 2. Changes in the weight and chemical composition of single leaves during their growth and death. *Annals of Botany*. 42:1199–1213.
- Seppänen, M., Pakarinen, K., Jokela, V., Andersen, J.R., Fiil, A., Santanen, A. & Virkajärvi, P. 2010. Vernalization response of *Phleum pratense* and its relationships to stem lignification and floral transition. *Annals of Botany* 106: 697–707.
- Sheehy, J.E. & Johnsson, I.R. 1988. Physiological models of grass growth. Teoksessa: M.B. Jones & A. Lazemby (Toim.). *The Grass Crop. The Physiological Basis of Production*. Chapman and Hall, London. s. 243–276.
- Simon, J.C. & Lemaire, G. 1987. Tillering and Leaf-Area Index in Grasses in the Vegetative Phase. *Grass and Forage Science* 42: 373–380.
- Sweet N., Wiltshire J. & Baker C. 1991. A new descriptive scale for early reproductive development in *Lolium perenne* L. *Grass and Forage Science* 46: 201–206.
- Thorsena, S.M. & Höglind, M. 2010. Assessing winter survival of forage grasses in Norway under future climate scenarios by simulating potential frost tolerance in combination with simple agroclimatic indices. *Agricultural and Forest Meteorology* 150:1272–1282.
- Varis 1988. Peltokasvien satofysiologia. Helsingin yliopiston kasvinviljelytieteen laitos, Julkaisuja no 17. Helsinki 1988. 205 s.
- Woodward, S.J.R. 1998. Quantifying different causes of leaf and tiller death in grazed perennial ryegrass swards. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 41: 149–159.
- Virkajärvi, P. 2003. Effects of defoliation height on regrowth of timothy and meadow fescue in the generative and vegetative phases of growth. *Agricultural and Food Science in Finland* 12: 177–193.
- Virkajärvi, P. & Järvenranta, K. 2001. Leaf dynamics of timothy and meadow fescue under Nordic conditions. *Grass and Forage Science* 56: 294–304.

2 Timotein ja ruokonadan erot sadontuottoprosessissa

Perttu Virkajärvi¹⁾, Maarit Hyrkäs¹⁾, Kirsi Pakarinen¹⁾ ja Marketta Rinne²⁾

¹⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Halolantie 31 A, 71750 Maaninka, etunimi.sukunimi@mtt.fi

²⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Animale, 31600 Jokioinen, etunimi.sukunimi@mtt.fi

2.1 Johdanto

Koska heinäkasvien ja erityisesti boreaalisten heinälajien satofysiologiasta on verrattain vähän tietoa, järjestettiin NURFYS-hankkeessa satofysiologisia parametreja selvittävä kenttäkoe. Ensisijaisena tavoitteena oli saada selvyys eri kasvu- ja kehitysprosessien tärkeysjärjestyksestä. Toisena tavoitteena oli määrittää näille eri parametreille lukuarvoja. Tämä siksi, että uusimmissa prosessipohjaisissa satomalleissa tarvitaan melko runsaasti lähtötietoja. Koska monet kansainväliset mallit perustuvat lauhkeammassa ilmastossa tehtyihin tutkimuksiin englanninraiheinällä, arvojen kopioiminen sisältää suuren riskin. Prosessipohjaisia malleja tarvitaan mm. ilmastonmuutoksen vaikutusten arviointiin.

Koekasveiksi valittiin timotei ja ruokonata. Näistä timotei oli yleisyytensä vuoksi selvä valinta. Ruokonadan taas tiedetään poikkeavan timoteista mm. kukintavaatimuksensa osalta ja toisaalta kiinnostus ruokonadan viljelyä kohtaan on voimakkaassa kasvussa, joten se valittiin toiseksi kasviksi. Tutkimus päätettiin tehdä kenttäkokeena, jotta havainnot kuvastaisivat todellisuutta (mm. vesitalous, ruokinnallinen arvo) mahdollisimman hyvin, vaikka päätös lisäsi työn määrää oleellisesti. Mittava parametrijoukko määräytyi olemassa olevan kansainvälisen tiedon perusteella sekä sen mukaan, mitä oli mahdollista tehdä pelto-oloissa resurssien puitteissa.

2.2 Aineisto ja menetelmät

Kenttäkoe suoritettiin MTT:n Maaningan toimipisteessä (63°08'N 27°19'E) vuosina 2006–2007. Koeruudut perustettiin keväällä 2005 suojaviljaan (Kunnari-ohra) kolmena kerranteena siten, että ensimmäiselle ja toiselle sadolle oli erilliset ruudut. Pääruutuna (24 m²) oli kasvilaji (Tammisto II -timotei ja Returuokonata) ja osaruutuna (n. 6 m²) niittoaika sadonkorjuukerran sisällä. Maalajina oli hieno hieta. Nurmi-vuosina 2006 ja 2007 koeruudut saivat molemmille sadoille 90 kg ha⁻¹ N sekä suositusten mukaisen P- ja K-lannoituksen. Sadetusta tai kasvinsuojeluaineita ei käytetty.



Kuva: Perttu Virkajärvi/MTT

Ensimmäisen sadon niitot ajoitettiin aikaiseen, keskimääräiseen ja myöhäiseen kehitysvaiheeseen 7 vrk:n välein siten, että keskimääräisessä niitossa tavoiteltiin korjuuaikasuosituksen mukaista hetkeä (Taulukko 1). Lisäksi ensimmäisestä sadosta tehtiin erittäin myöhäinen niitto (7 vrk myöhäisen niiton jälkeen) lähinnä jälkisadon kasvuunlähdon seuraamiseksi. Toisen sadon koeruutujen ensimmäinen sato niitettiin yhdellä kertaa keskimääräisessä kehitysvaiheessa ja toisen sadon niitot tehtiin 4, 6 ja 8 viikkoa tämän jälkeen. Syksyllä 2006 kaikille koeruuduille tehtiin lisäksi puhdistusniitto elokuun lopussa jälkikasvun poistamiseksi ja tasaisen talvehtimisen varmistamiseksi.

Juuri ennen jokaista niittoajankohtaa kasvustosta määritettiin keskimääräinen kehitysaste (Simon & Park 1981) sekä mitattiin lehtialaindeksi (LAI) LAI-2000-lehtialaindeksimittarilla (LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA). LAI-mittauksia tehtiin myös eri aikoina tehtyjen ensimmäisen sadon niittojen jälkeen noin viikon välein jälkikasvun kehityksen seuraamiseksi.

Ennen kutakin niittoa koeruuduista otettiin 30 × 30 cm osanäyte leikkaamalla kasvusto maan pinnasta, jotta versot saatiin näytteeksi kokonaisina. Leikkuukorkeus vaikuttaa osanäytteistä saatuihin lukuarvoihin, mutta ei vertailuun niittojen ja kasvilajien välillä. Lopuksi koeruudut niitettiin 7 cm sänkeen Haldrup 1500 -koeniittokoneella. Kunkin ruudun tuoresato punnittiin ja ruuduittain otettiin 200 g:n tuorenäytteet, jotka kuivattiin kuiva-ainepitoisuuden määrittämiseksi + 60 °C:ssa 40 tuntia. Satonäytteistä määritettiin kivennäispitoisuudet MTT:n laboratoriossa.

Taulukko 1. Lannoitus- ja sadonkorjuupäivämäärät, sadolle kertynyt lämpösumma sekä kasvuton kehitysaste 2006 ja 2007.

	2006				2007			
	Pvm	Lämpösumma (°C vrk)	Kehitysvaihe †		Pvm	Lämpösumma (°C vrk)	Kehitysvaihe †	
			Timotei	Ruokona			Timotei	Ruokona
<i>Ensimmäinen niitto</i>								
Kasvukauden alku	27/4	0			20/4.	0		
Kevälannoitus	18/5	99			15/5	54		
Korjuuaika 1	13/6	254	34	32	11/6	260	33	31
Korjuuaika 2	20/6	350	56	54	18/6	312	58	56
Korjuuaika 3	27/6	445	58	58	25/6	371	58	58
<i>Toinen niitto</i>								
Niitto	16/6	296			18/6	312		
Lannoitus	21/6	77			19/6	8		
Korjuuaika 1	14/7	398	24	22	16/7	289	31	23
Korjuuaika 2	27/7	546	33	22	30/7	451	34	23
Korjuuaika 3	11/8.	709	34	22	13/8.	641	36	23

†Edistyneimmät versot Simon & Park (1981) asteikolla

Maan pinnasta leikatut osanäytteet eroteltiin aluksi kuuteen osioon eli fraktioon: VEG- ELONG- ja GEN-versoihin, irralliseen elävään ja irralliseen kuolleeseen solukkoon sekä rikkakasveihin. VEG-versoiksi määriteltiin pelkkää lehteä ja lehtituppea sisältävät versot, ELONG-versoiksi aitokortta tuottavat kukkimattomat versot ja GEN-versoiksi aitokortta ja näkyvän tai lehtitupessa tuntuvan kukinnon sisältävät versot. Myös kokonaan kuolleet versot sisällytettiin versotyyppeihin. Versojen lukumäärä laskettiin versotyypeittäin ja tämän jälkeen versot eroteltiin edelleen korteen (sisältäen pseudokorren ja lehtitupet), elävään lehtilapaan, kukintoon ja kuolleeseen solukkoon.

Kaikki fraktiot kuivattiin + 60 °C:ssa 40 tunnin ajan ja niiden tuore- ja kuivapainot kirjattiin ylös. Rikkakasveja lukuun ottamatta fraktioista määritettiin raakavalkuaisen, tuhkan, kivennäisten (makro- ja mikro-), kuidun (NDF, neutraalidetergenttimenetelmällä) ja ligniinin (permanganaattimenetelmällä) pitoisuudet sekä orgaanisen aineen sulavuus (OAS, pepsini-sellulaasimenetelmällä) MTT:n laboratoriossa. Sulama-

ton kuitu (iNDF) määritettiin 12 vrk:n pötsi-inkubaatiolla nailonpusseissa. K:N -suhde laskettiin masasuhteena. Rehun kationi-anionitasapaino (DCAD) laskettiin Pelletier ym. (2008) mukaan seuraavasti:

$$\text{DCAD} = \text{DCAD} = (\text{K}^+ + \text{Na}^+) - (\text{Cl}^- + 0.6 \times \text{S}^{2-})$$

Versotyyppi- ja nurmisatokohtaiset määrä- ja laatumuuttujat laskettiin fraktioiden laatutulosten, painosuuksien ja lukumäärätietojen perusteella.

Säätiedot (lämpötila, sadanta, haihdunta) saatiin MTT Maaningalla sijaitsevalta Ilmatieteen laitoksen sääasemalta päivittäin. Lisäksi maan kosteutta koealueella mitattiin tensiometreillä 20 cm syvyydestä. Tulosten käsittelyssä saadut lämpösummat perustuvat sääasemalla kerättyihin tietoihin. Tässä raportissa esitetyt lämpösummat on laskettu käyttämällä vuorokauden keskilämpötiloja ja raja-arvona +5 °C:ta Suomen vakiintuneen käytännön mukaisesti, ellei toisin ole mainittu. Kansainvälisesti lämpösumma lasketaan usein 0 °C:n ylittävän osan summana, joten tulosten vertailukelpoisuuden vuoksi joitakin tuloksia on jouduttu laskemaan myös käyttämällä tätä raja-arvoa.

2.2.1 Tilastollinen käsittely

Aineisto analysoitiin varianssianalyysillä käyttäen SAS:n MIXED-proseduuria. Kasvilaji, vuosi, niittoai-ka sadonkorjuukerran sisällä sekä niiden väliset yhdysvaikutukset olivat kiinteitä muuttujia, kun taas keranne ja sen yhdysvaikutukset muiden kanssa olivat satunnaismuuttujia. Sadot (1. ja 2. sato) analysoitiin erikseen. Seuraavassa vaiheessa aineistoa analysoitiin versotyyppitasolla siten, että sadot ja kasvilajit analysoitiin erikseen. Malli oli sama kuin edellä, ainoastaan kasvilaji korvattiin versotyyppillä. Aineisto ei biologisista syistä johtuen ollut tasapainoinen, sillä ruokonadan toinen sato koostui ainoastaan VEG-versoista, ja korrellisten versojen osuus oli pieni myös ensimmäisessä sadossa. Sen sijaan timoteilla esiintyi kaikkia versotyyppisiä molemmissa sadoissa. Kolmannessa vaiheessa aineistoa tutkittiin lehti- ja korsifraktiotasolla. Tällöin aineistossa oli paljon aukkoja, koska näytemäärien pienuudesta johtuen näytteitä jouduttiin yhdistelemään eri keruujankohdista. Tämän vuoksi tilastollista mallia jouduttiin supistamaan usealla eri tavalla tilanteesta riippuen. Varianssianalyysin oletusten pettäessä pahoin käytettiin Friedmanin testiä. Irrallisen kuolleen solukon ja elävän solukon välisestä erosta esitetään vain keskiarvot ja keski- virheet. Lehtien ja kuolleen solukon osuuksien suhdetta nurmisadon D-arvoon tutkittiin korrelaatio- analyysillä.

2.3 Tulokset ja tulosten tarkastelu

Kasvukaudet poikkesivat toisistaan huomattavasti sääolosuhteiltaan: kasvukausi 2006 oli varsin lämmin ja vähäsateinen kun taas 2007 oli keskilämpötilan puolesta normaali mutta sateinen. Lisäksi vuoden 2007 elokuu oli keskimääräistä lämpimämpi (Taulukko 2).

Taulukko 2. Kuukausittaiset keskilämpötilat ja sademäärät kasvukausina 2006 ja 2007 sekä pitkän ajan keskiarvot.

	Keskilämpötila (°C)			Sademäärä (mm)		
	2006	2007	1970-2000	2006	2007	1970-2000.
Touko	9.7	9.3	8.5	28.1	70.2	41.8
Kesä	15.7	14.4	14.3	35.4	36.7	65.6
Heinä	17.3	16.5	16.5	36.7	107.5	73.8
Elo	17.1	16.4	14.0	29.4	49.0	83.8
Syys	11.5	9.1	8.8	51.9	92.8	56.4
Touko-Syys	14.3	13.1	12.4	181.5	356.2	321.4

2.3.1 Timotein ja ruokonadan sadontuottokyky

Kuiva-ainesadon kehitys

Ensimmäisessä sadossa timotei ja ruokonata tuottivat yhtä suuret kuiva-ainesadot molempina vuosina (Kuva 1, Taulukko 1). Sato nousi niittoaikaa myöhästytettäessä ensimmäisen ja toisen niittoajan välillä 194–239 kg ka ha⁻¹ vrk⁻¹, mutta hieman hitaammin toisen ja kolmannen niittoajan välissä (76–141 kg ka ha⁻¹ vrk⁻¹). Kun kasvunopeus laskettiin lämpösummaa kohti, oli kasvu lähes lineaarista lämpösumman

selittäessä 92–99 % sadonlisäyksestä. Vuonna 2006 ensimmäisen sadon keskimääräinen kuiva-ainesatokertymä astepäivää kohti oli alhaisempi (timotei 11,4, ruokonata 12,3 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹) kuin vuonna 2007 (timotei 20,8; ruokonata 22,5 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹).

Myös toisessa sadossa kuiva-ainesato kasvoi niittoaikaa myöhästyttäessä, mutta nousu oli vain noin puolet verrattuna ensimmäisen sadon kasvuun (Kuva 1, Taulukko 2). Sato nousi niittoaikaa myöhästyttäessä ensimmäisen ja toisen niittoajan välillä n. 132–254 kg ka ha⁻¹ vrk⁻¹, mutta hieman hitaammin toisen ja kolmannen niittoajan välissä (87–150 kg ka ha⁻¹ vrk⁻¹). Kun kasvunopeus laskettiin lämpösummaa kohti, oli kasvu lähes lineaarista ja lämpösomma selitti sadonlisäyksestä 95–100 %. Toisessa sadossa timotein kuiva-ainesadon keskimääräinen kertymä astepäivää kohti (6,9 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹) oli lähes merkitsevästi alhaisempi kuin ruokonadan (7,1 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹).

Niittoaika oli ainoa selvästi merkitsevä ($p < 0,001$) sadon määrään vaikuttava tekijä molempina satokertoina, vuosina ja molemmilla lajeilla. Ruokonadalla näytti olevan taipumus ($p = 0,08$) tuottaa timoteita suurempi toisen korjuun sato.

Lineaariset sadonlisät molemmilla satokerroilla osoittivat, että havainnointijaksot osuivat kiivaan kasvustonkehityksen ajalle, sillä pitkälle kehittyneelle kasvustolle tyypillistä kasvun hidastumista ei vielä havaittu. Kuiva-ainesadon kertymä ensimmäisessä sadossa vuonna 2006 oli samaa tasoa kuin timoteinurminataseoksilla aikaisemmissa suomalaisissa kokeissa (Pulli 1980a; 10,0 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹, kun lämpösomman raja-arvo oli 0 °C ja Kuoppala ym. 2008; 9,3 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹), mutta vuoden 2007 kertymä oli noin kaksinkertainen. Kanadalaisissa tutkimuksissa (Bélanger & Richards, 1997, Bélanger ym. 2008) timotein ensimmäisen sadon kasvunopeudeksi on mitattu 12,5–13,2 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹. Kanadalaiset tulokset on saatu käyttämällä lämpösomman rajana 0 °C:ta, ja vertailukelpoinen vastaava kasvunopeus tässä kokeessa on timoteille 10,2 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹ ja ruokonadalle 11,0 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹ molempien vuosien keskiarvona. Siten molempien lajien keskimääräiset kasvunopeudet olivat hieman pienempiä kuin Kanadassa, mutta vuosittain eriteltynä ne olivat pienempiä vain vuonna 2006, sillä vuonna 2007 kasvunopeudet olivat selvästi suurempia.

Toisen sadon kasvunopeus astepäivää kohti oli vain noin puolet siitä mitä ensimmäisessä sadossa. Molempien vuosien keskiarvona se oli timoteilla 4,7 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹ ja ruokonadalla 5,0 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹, kun käytetään lämpösomman rajana 0 °C:ta. Siten jälkikasvun kasvunopeudet olivat hieman korkeampia kuin suomalaisilla timoteinurminataseoksilla on aikaisemmin havaittu [1,5–4,0 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹, kun lämpösomman raja-arvo oli 0 °C (Pulli 1980a), 2,8 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹ (Kuoppala ym. 2008)]. Kanadassa Bélanger ja Richards (1997) raportoivat timotein toisen sadon kasvunopeudeksi 7,9 kg ka ha⁻¹ °C vrk⁻¹, mutta heidän kokeessaan oli käytetty sadetusta, mikä kuvastanee ainakin osittain veden saannin merkitystä timotein toisen sadon muodostumisessa. Samaan viittaa se, että toisessa niitossa timotein kasvunopeus vaihteli vuosien välillä suhteellisesti enemmän kuin ruokonadan, joka kasvilajina on huomattavasti poudankestävämpi. Sen sijaan ensimmäisen sadon lähes kaksinkertainen kertymänopeus vuonna 2007 verrattuna vuoteen 2006 liittyy osittain myös toisen vuoden nurmen korkeampaan tuottopotentiaaliin, sillä tensiometrien mukaan vuodet erosivat kosteusoloiltaan toisistaan vasta juhannuksesta eteenpäin.

Koska kuivuus jatkui vuonna 2006 toisen sadon korjuuseen asti, olisi voinut olettaa, että vuosien välinen ero olisi ollut suurempi nimenomaan toisessa sadossa, mutta näin ei ollut. Edelleen, olisi voinut olettaa, että ruokonadan kasvunopeus kärsisi vähemmän kuivuudesta kuin timotei ja hieman tältä näyttääkin. Joka tapauksessa näyttää selvästi siltä, että ero timotein ja ruokonadan toisessa sadossa on syntynyt ennen ensimmäistä sadonkorjuupäivää, sillä sadon kertymänopeus tarkastelujaksolla on hyvinkin samaa tasoa, etenkin vuonna 2007. Aineistossa nurmen iän ja sään vaikutuksia ei pystytty tarkasti erottamaan ja siten tarkastelemaan erillisinä, mikä on nurmikokeille tyypillistä.

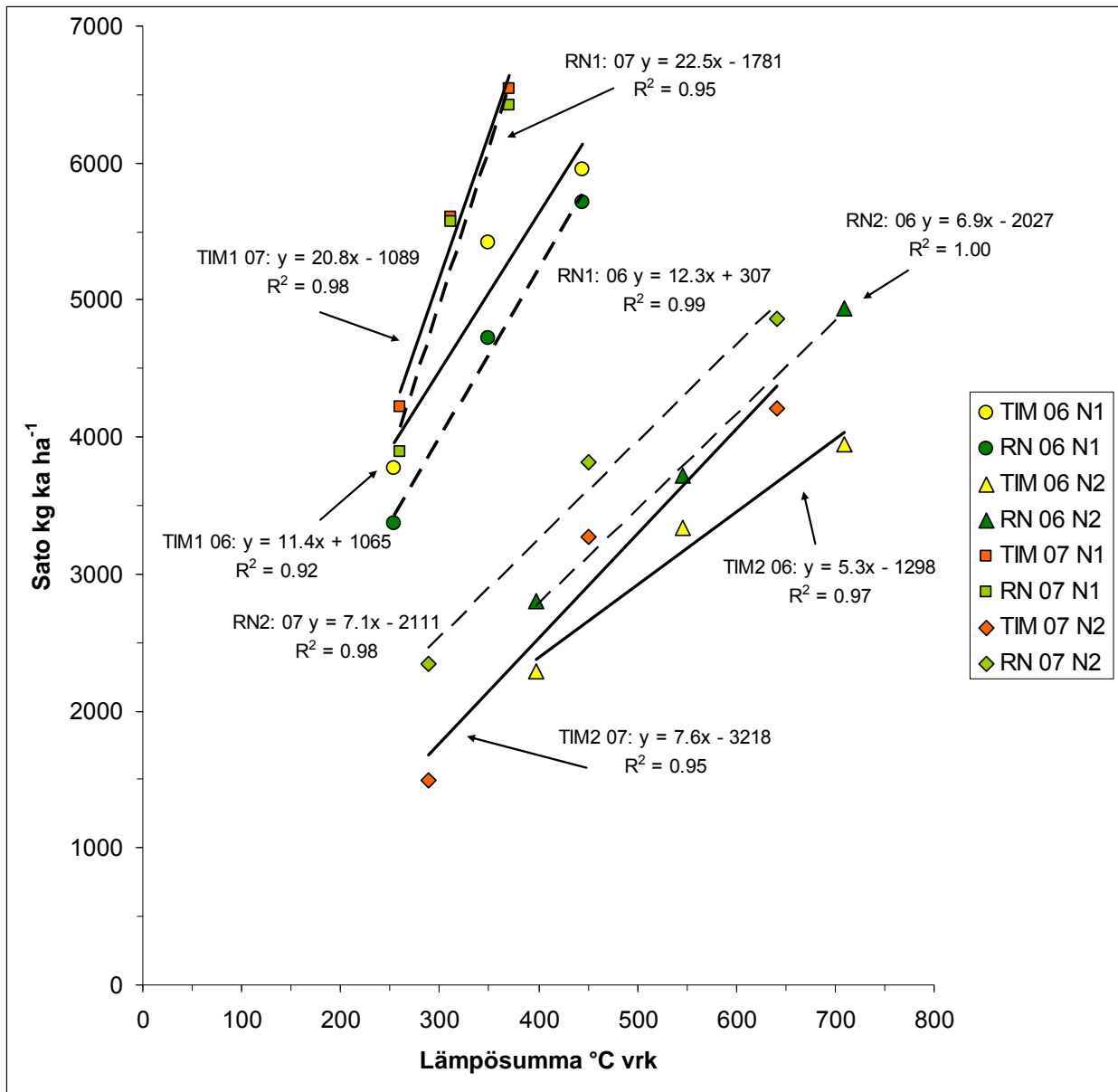
Taulukko 1. Timotein ja ruokonan määrälliset ja laadulliset erot ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

1. sato	2006						2007						P-arvo								
	Aika			Aika			Aika			Aika			V*L			V*A			V*L*A		
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2	3	SEM	Vuosi (V)	Laji (L)	Aika (A)	V*L	V*A	L*A	V*L*A		
Sato	Timotei	3778	5423	5953	5051	4220	5609	6545	5458	4220	5609	6545	247	0,18	0,13	<0,001	0,27	0,59	0,48	0,24	
(kg ka ha ⁻¹)	Ruokonata	3366	4722	5709	4599	3898	5569	6417	5295	3898	5569	6417									
Tiheys	Timotei	3063	2845	2545	2818	2415	2419	2426	2420	2415	2419	2426	390	0,56	0,097	0,46	0,51	0,48	0,79	0,98	
(kpl m ⁻²)	Ruokonata	3506	3026	2863	3131	3111	2893	2889	2964	3111	2893	2889									
Lehtien osuus (%)	Timotei	34	24	19	25	29	24	17	23	29	24	17	1,4	0,015	0,001	0,002	0,034	0,006	0,034	0,017	
	Ruokonata	58	54	50	54	48	51	35	44	48	51	35									
Kuolleiden osuus (%)	Timotei	13	17	15	15	22	12	10	15	22	12	10	1,9	0,16	0,13	0,57	0,15	0,032	0,12	0,17	
	Ruokonata	14	15	18	16	21	19	20	20	21	19	20									
Raakavaik.	Timotei	131	102	91	108	116	96	73	95	116	96	73	3,8	0,12	0,24	<0,001	0,31	0,094	0,056	0,88	
(g kg ⁻¹ ka)	Ruokonata	126	103	98	109	121	104	87	104	121	104	87									
Tuhka	Timotei	85	79	72	79	78	69	55	67	78	69	55	2,8	0,034	0,003	0,009	0,18	0,009	0,13	0,42	
(g kg ⁻¹ ka)	Ruokonata	110	111	108	110	102	95	84	94	102	95	84									
OAS	Timotei	717	663	636	672	736	708	693	712	736	708	693	5,0	0,006	0,003	<0,001	0,19	0,049	0,18	0,13	
(g kg ⁻¹ OA)	Ruokonata	744	707	681	711	768	744	719	744	768	744	719									
D-arvo	Timotei	657	610	590	619	678	659	654	664	678	659	654	6,0	0,005	0,037	0,003	0,43	0,021	0,42	0,35	
(g kg ⁻¹ ka)	Ruokonata	663	629	608	633	690	673	658	674	690	673	658									
NDF	Timotei	600	656	647	634	643	642	623	636	643	642	623	8,0	0,092	0,001	0,053	0,024	0,010	0,005	0,63	
(g kg ⁻¹ ka)	Ruokonata	516	560	594	557	582	577	593	584	582	577	593									
iNDF	Timotei	61	102	136	100	113	105	123	114	113	105	123	5,8	0,011	0,038	0,006	0,045	0,004	0,20	0,19	
(g kg ⁻¹ ka)	Ruokonata	47	71	86	68	111	97	116	108	111	97	116									
Ligniini	Timotei	32,3	41,5	47,7	40	42,2	37,2	41,0	40	42,2	37,2	41,0	1,5	0,11	0,003	0,024	0,038	0,017	0,11	0,018	
(g kg ⁻¹ ka)	Ruokonata	13,5	18,8	19,3	17	22,7	21,7	24,8	23	22,7	21,7	24,8									
iNDF:iigniini *	Timotei	1,9	2,5	2,9	2,4	2,7	2,8	3,0	2,8	2,7	2,8	3,0		0,026	0,006	0,037	0,87	0,042	0,27	0,98	
	Ruokonata	3,5	3,8	4,4	3,9	4,8	4,5	4,7	4,7	4,8	4,5	4,7									

* Käytetty logaritimuunnosta.

Taulukko 2. Timoten ja ruokonadan määrälliset ja laadulliset erot toisessa sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = myöhäinen kasvu- ja kehitysvaihe.

2. sato	2006										2007						
	Aika					Aika					P-arvo						
	1	2	3	ka	SEM	1	2	3	ka	SEM	Vuosi	Laji	Aika	V*L	V*A	L*A	V*L*A
Sato (kg ka ha ⁻¹)	2291	3342	3948	3194	244	1493	3274	4212	2993	244	0,40	0,076	<0,001	0,83	0,12	0,51	0,53
Ruokonata	2798	3718	4941	3819		2341	3818	4865	3675		0,008	0,75	0,15	0,28	0,082	0,25	0,016
Tiheys (kpl m ⁻²)	3841	2786	3087	3238	208	2037	1937	2026	2000	208	0,43	0,016	0,065	0,56	0,44	0,054	0,64
Ruokonata	2670	2733	3755	3053		2433	2022	1822	2093		0,84	0,93	0,086	0,34	0,098	0,43	0,11
Lehtien osuus (%)	47	41	31	40	2,9	43	45	34	41	2,9	0,052	0,11	<0,001	0,55	0,12	0,044	0,70
Ruokonata	50	53	51	51		52	57	54	54		0,13	0,008	0,001	0,51	0,15	0,47	0,25
Kuolleiden osuus (%)	22	24	20	22	3,1	32	12	17	20	3,1	0,015	0,24	0,17	0,032	0,12	0,32	0,51
Ruokonata	21	19	19	20		25	20	22	22		0,019	0,14	0,021	0,040	0,13	0,45	0,54
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	149	88	69	102	9,0	176	133	89	133	9,0	0,024	0,015	0,75	0,12	0,046	0,15	0,043
Ruokonata	107	80	70	86		150	127	90	122		0,030	0,29	0,073	0,44	0,069	0,34	0,21
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	99	80	64	81	3,4	96	77	63	79	3,4	0,84	0,93	0,086	0,34	0,098	0,43	0,11
Ruokonata	134	103	86	108		121	98	90	103		0,052	0,11	<0,001	0,55	0,12	0,044	0,70
OAS (g kg ⁻¹ OA)	653	662	672	662	9,2	682	719	676	692	9,2	0,13	0,008	0,001	0,51	0,15	0,47	0,25
Ruokonata	635	645	661	647		713	731	716	720		0,015	0,24	0,17	0,032	0,12	0,32	0,51
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	589	611	631	611	9,1	616	663	633	637	9,1	0,019	0,14	0,021	0,040	0,13	0,45	0,54
Ruokonata	557	583	607	583		629	660	652	647		0,024	0,015	0,75	0,12	0,046	0,15	0,043
NDF (g kg ⁻¹ ka)	584	567	539	563	8,8	588	616	631	612	8,8	0,030	0,29	0,073	0,44	0,069	0,34	0,21
Ruokonata	555	543	533	544		579	559	583	574		0,030	0,29	0,073	0,44	0,069	0,34	0,21
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	86	89	89	88	6,8	137	88	118	114	6,8	0,042	0,001	0,26	0,057	0,040	0,049	0,50
Ruokonata	89	86	83	86		115	98	103	105		0,042	0,001	0,26	0,057	0,040	0,049	0,50
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	34,2	33,6	33,9	34	1,2	30,3	39,0	38,0	36	1,2	0,41	0,012	0,030	0,032	0,003	0,11	0,62
Ruokonata	19,8	16,5	16,5	18		22,1	24,7	24,7	24		0,41	0,012	0,030	0,032	0,003	0,11	0,62
iNDF:ligniini	2,5	2,7	2,6	2,6	0,2	4,5	2,2	3,1	3,3	0,2	0,41	0,012	0,030	0,032	0,003	0,11	0,62
Ruokonata	4,5	5,3	5,0	4,9		5,2	4,0	4,2	4,5		0,41	0,012	0,030	0,032	0,003	0,11	0,62



Kuva 1. Timotein ja ruokonadan kuiva-ainesadon kertyminen ensimmäisessä ja toisessa sadossa vuosina 2006 ja 2007 lämpösumman ($>5\text{ }^{\circ}\text{C}$) funktiona. TIM = timotei (—); RN = ruokonata (---); N1 = ensimmäinen sato; N2 = toinen sato; 06 = 2006; 07 = 2007.

Lehtialaindeksin kehitys

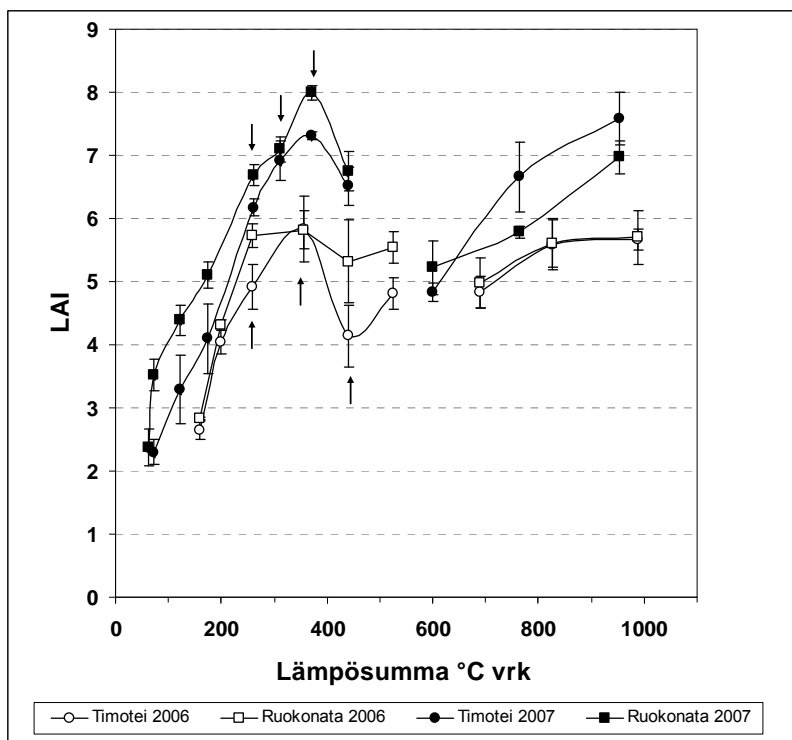
Lehtialaindeksi (LAI, *leaf area index*) kuvaa lehtien ja maan pinta-alojen suhdetta (m^{-2} lehteä m^{-2} peltoa). Bonesmo & Bélanger (2002) ovat esittäneet, että timotein alkukehityksen eksponentiaalinen kasvu siirtyy tasaisen, lineaarisen kasvun vaiheeseen LAI:n saavutettua arvon 1,15 ($\pm 0,1-2$). Toisaalta lehtimassan lisääntyessä varjostus kasvaa niin, että lehtien kuolema alkaa noin lämpösumman 260 °C vrk (kun 0 °C raja-arvona) paikkeilla, mistä lähtien lehtien kuolemisnopeus riippuu lämpötilasta (Bonesmo & Bélanger 2002).

Vuosien välinen ero korkeimmissa saavutetuissa lehtialaindeksissä ensimmäisen sadon kehityksen aikana oli selkeä (Kuva 2). Vuonna 2006 LAI jäi sekä timoteilla että ruokonadalla alle 6:n, todennäköisesti kuivuuden vuoksi: Erot lajien välillä eivät olleet useimmilla havaintokerroilla merkittäviä lukuun ottamatta myöhäisten niittoajankohtien kohdalle osunut LAI:n notkahdusta, joka näytti olleen timoteilla suurempi kuin ruokonadalla. Vuonna 2007 havaitut maksimit olivat timoteilla yli 7 ja ruokonadalla noin 8 ja lajierot näyttivät selkeämmiltä kuin edellisellä vuonna. Toisessa sadossa timotein ja ruokonadan LAI-kehitys oli täysin yhtenevä vuonna 2006, mutta vuonna 2007 timotei vaikutti tuottavan lehtialaa enemmän ja nopeammin kuin ruokonata.

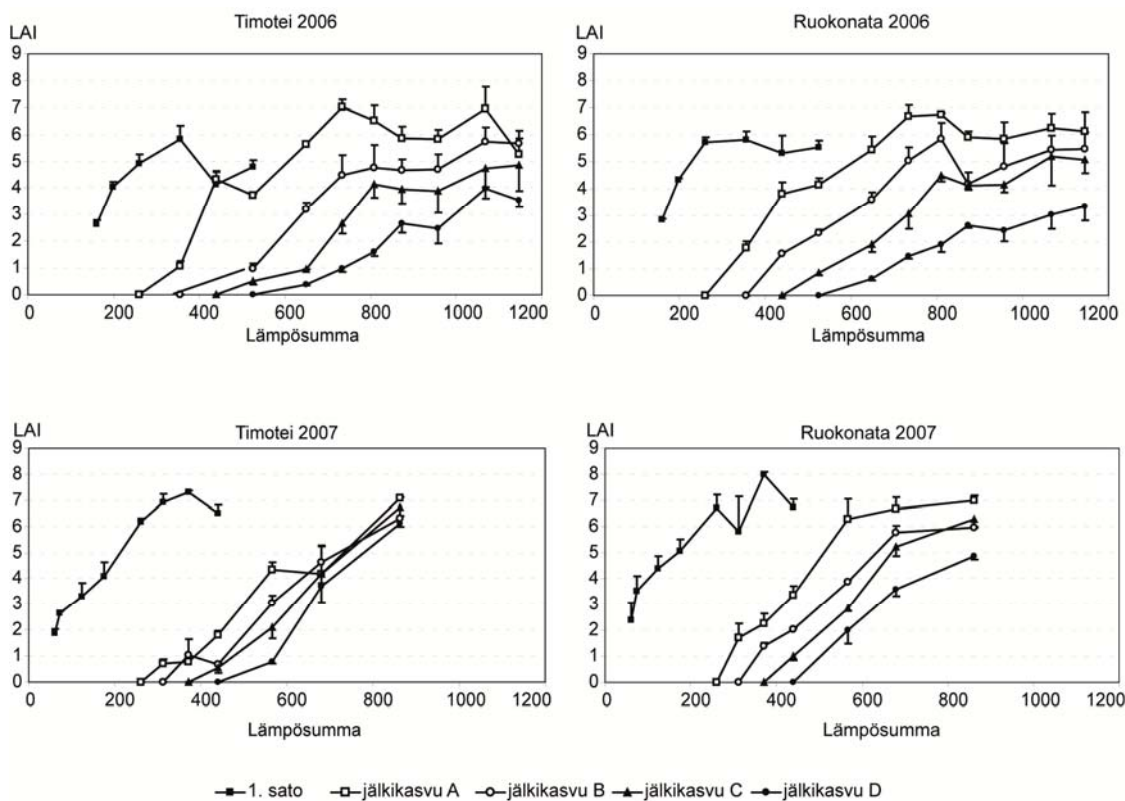
Jälkisadossa LAI:n kehitys lämpösumma-astetta kohti oli suhteellisen tasainen lajin sisällä riippumatta kasvuston kehitystasesta ensimmäisen niiton hetkellä (Kuva 3). Sen sijaan näiden eri aikoihin kehittymään lähteneiden jälkikasvujen saavuttamissa LAI-maksimeissa näytti olevan selviä eroja vuonna 2006 molemmilla lajeilla, mutta vuonna 2007 vastaava ero ei ollut selvä, etenkin timoteilla. Jälkikasvun LAI-mittaukset lopetettiin vuonna 2007 noin kolme viikkoa aiemmin kuin edellisellä vuonna eikä LAI-maksimia mahdollisesti ollut vielä saavutettu. Tulosten perusteella näyttäisi kuitenkin siltä, että myöhään ensimmäisessä sadossa niitettujen kasvustojen jälkikasvu ei pysty saavuttamaan yhtä korkeita lehtialaindeksijä tavanomaiseen toisen sadon korjuuhetkeen mennessä kuin aikaisten niittojen jälkikasvu.

LAI-tuloksia ei ole tarkasteltu tilastollisesti, mutta kevätkasvussa saavutetut maksimit alle 400 °C:ssa näyttäisivät ajoittuvan suurin piirtein samaan aikaan kuin Pullin suomalaisilla heinäurmillla raportoimat ajoitukset (noin 55 vrk kasvukauden alusta lämpösummassa 550 °C, kun raja-arvona on ollut 0 °C; Pulli 1980a, b). Tässä kokeessa myös kevätkasvun LAI-maksimit olivat vuonna 2007 samaa tasoa (LAI 8,5; Pulli 1980b), vuotta 2006 ei ehkä voida pitää vertailukelpoisena kuivuuden takia. Myös toisen sadon kehityksen aikaan LAI:t kohosivat tässä kokeessa vuonna 2007 lähes Pullin (1980a) havaitsemalle maksimitasolle välille 7 – 8 ja osuivat suunnilleen samaan aikaan kasvukautta lämpösummaerojen huomioimisen jälkeen.

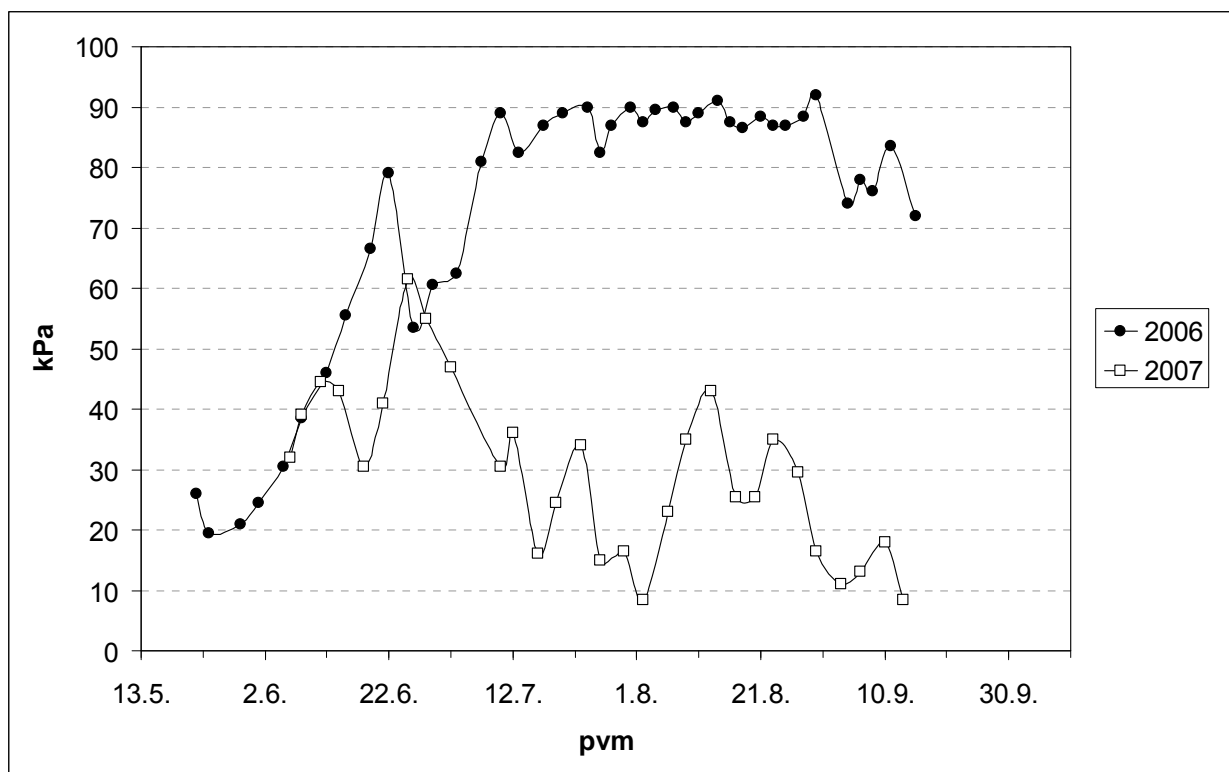
Kasvukausi 2006 oli ajoittain vähäsateinen ja helteinen (Kuva 4). Nurmien kasvun kannalta pahimmat kuivat ja kuumat kaudet sattuivat juuri ensimmäisen sadon niiton keskimääräisen korjuun jälkeisiin viikkoihin ja näkyivät selvästi nurmien kasvussa sekä myöhäisissä ensimmäisen sadon niitoissa että jälkikasvussa. Vuonna 2007 nurmet eivät kärsineet kuivuudesta tai helteestä, vaan etenkin heinäkuussa satoi runsaasti eikä hellepäiviä juuri kertynyt. Tämä näkyy erityisesti LAI:n kasvuna vielä elokuun alkupuolella, eikä heinäkuun 2006 tapaista selvää notkahdusta LAI-kehityksissä havaittu.



Kuva 2. Lehtialaindeksin (LAI) kehitys timoteilla ja ruokonadalla ensimmäisessä ja toisessa sadossa vuosina 2006 ja 2007 lämpösusman (>5 °C) funktiona. Ensimmäisen sadon niittoajankohdat (aikainen, keskimääräinen ja myöhäinen) on merkitty nuolilla (käyrien alapuoliset nuolet v. 2006 niittoajankohdat ja yläpuoliset nuolet v. 2007 niittoajankohdat). Toisen sadon tulokset ovat niittopäiviltä 4, 6 ja 8 viikkoa 1. sadon niiton jälkeen. Virhepalkit ilmaisevat keskivirheen.



Kuva 3. Lehtialaindeksin (LAI) kehitys timotein ja ruokonadan ensimmäisessä sadossa ja jälkikasvussa eri aikaan tehtyjen ensimmäisen sadon niittojen jälkeen lämpösusman (>5 °C) funktiona. Jälkikasvujen ensimmäisen sadon niittoajankohdat: A = aikainen, B = keskimääräinen, C = myöhäinen ja D = erittäin myöhäinen. Käyrien nollakohdat ilmaisevat ensimmäisen sadon niittohetken. Virhepalkit ilmaisevat ± 1 keskivirheen.



Kuva 4. Maan kosteutta kuvaavat tensiometrilukemat koealueella 20 cm syvyydessä vuosina 2006–2007. Mitä suurempi imupaine, sitä kuivempi maa.

Koko sadon versotiheys, lehti-korsisuhde ja kuolleen materiaalin pitoisuus

Ensimmäisessä sadossa timotein versotiheydellä oli taipumusta olla hivenen matalampi (15 %) kuin ruokonadalla, mutta muut tekijät kuten nurmen ikä eivät vaikuttaneet ensimmäisen sadon versotiheyteen (Taulukko 1). Kevätkasvun kokonaisversotiheydet olivat varsin lähellä Kanadassa havaittuja (tiheydet 1300 – 3500 versoa m⁻²; Bélanger 1996, Bélanger 1998), mutta nurmiheinillä yleensä raportoitua tiheyden laskua korrenkasvun alettua ei nyt havaittu selkeästi molempina vuosina (vrt. timotei Bélanger 1996 ja Bélanger 1998, englanninraiheinä Colvill & Marshall 1984). Ruokonadan versotiheydet vaikuttivat molemmilla satokerroilla samankaltaisilta kuin esimerkiksi Yhdysvalloissa ja Ranskassa raportoidut (Zarrough ym. 1983, Lafarge 2006). Toisessa sadossa lajien versotiheydet eivät poikenneet toisistaan, mutta vuoden 2007 toisen sadon versotiheys oli matalampi kuin edellisenä vuonna (Taulukko 2). Eroissa oli kuitenkin havaittavissa epäsäännöllisyyttä (vuosi × laji × aika -yhdysvaikutus $p = 0,016$). Toisen sadon versotiheydet timoteilla olivat huomattavasti pienempiä kuin Kanadassa (jopa 5000 versoa m⁻²; Bélanger 1998).

Toisin kuin useimmissa muissa kokeissa, tässä lehtenä on käsitelty vain elävä lehtilapa koko lehtilavan sijaan. Tästä ja runsaamman korsiosuuden aiheuttaneesta leikkuukorkeudesta johtuen kaikki havaitut lehtiosuudet (LWR, Leaf Weight Ratio) olivat matalampia kuin timoteilla ja ruokonadalla Suomessa tai kansainvälisesti aikaisemmin osoitetut (Nissinen ym. 2010, Kuoppala ym. 2008, Gustavsson & Martinsson 2004, Bélanger & McQueen 1998, Terry & Tilley 1964). Ensimmäisessä sadossa yli puolet ruokonadan sadosta koostui elävästä lehtilavasta, kun timoteilla vastaava osuus oli enimmilläänkin vain kolmasosan luokkaa. Ruokonadan LWR oli jatkuvasti merkitsevästi korkeampi kuin timotein ja se myös laski hitaammin kuin timotein lehtiosuus. Vuonna 2007 ensimmäisen sadon LWR oli molemmilla lajeilla merkittävästi pienempi kuin edellisenä vuonna; tämä saattaa viitata lehtevyyden vähenemiseen nurmen ikääntyessä. Myös toisessa sadossa ruokonata oli yhtä lehtevä kuin ensimmäisessä sadossa. Se oli edelleen merkittävästi lehtevämpi kuin timotei, mutta ero oli pienempi ja selittyi osittain eroilla lajien versotyypikoostumuksissa. Timotei oli toisessa sadossa noin kaksi kertaa lehtevämpi verrattuna ensimmäiseen satoon (LWR keskimäärin 40 %), mutta LWR oli huomattavasti matalampi kuin aiemmat skandinaaviset havainnot ovat osoittaneet (Kuoppala ym. 2008, Gustavsson & Martinsson 2004).

Kuollutta solukkoa ensimmäisessä sadossa oli noin 15 %; osuus oli kutakuinkin samansuuruinen molemmilla lajeilla, mutta se muuttui ajan funktiona eri tavoin vuosina 2006 ja 2007. Toisessa sadossa kuolleen solukon osuus oli korkea (keskimäärin noin 20 % kuiva-aineesta), eivätkä koetekijät vaikuttaneet tähän merkittävästi lukuun ottamatta tendenssiä kuolleen materiaalin osuuden pienenemiseen toisen sadon niittoaikaa myöhästyttäessä. Tämä tuli näkyviin etenkin timoteilla vuonna 2007. Sinänsä tämä on mielenkiintoinen havainto, sillä nurmen kasvumalleissa solukoiden kuoleman oletetaan käynnistyvän noin lämpösummassa 260 °C vrk (raja-arvo 0 °C) ja riippuvan enimmäkseen olemassa olevasta lehtialasta ja lämpötilasta, joka on yleensä toisen sadon kehityksen aikaan korkeimmillaan (Bonesmo & Bélanger 2002), joten kuolleen materiaalin kertymisen voisi olettaa olevan nopeaa. Kuolleen solukon osuuden väheneminen selittyy sillä, että kasvustoon on samaan aikaan kasvanut muuta tuoretta solukkoa (mm. kortta) ja osa kuolleesta lehdestä myös varisee irti versoista. Visuaalisen arvion perusteella kuolleesta materiaalista suuri osa oli kuollutta lehtisolukkoa, vaikka kyseessä olisivat olleet korrelliset versot.

Lehtien kuoleman on esitetty kerryttävän valtaosan vegetatiivisen kehitysvaiheen kuolleesta materiaalista (Woodward 1998), mutta nyt saatujen tulosten perusteella lehdet tuottavat pääosan kuolleesta solukosta myös kortta tuottavassa kasvustossa. Nurmen kasvumalleja kehitettäessä on arvioitu, että laidunastetta pidemmälle kehittyvissä nurmissa jopa 50 % maanpäällisestä kuiva-aineesta saattaa kuolla kasvujakson aikana (Romera ym. 2009), vaikkakin osa tästä varisee eikä siten tule mukaan satoon (Bonesmo & Bélanger 2002).

2.3.2 Timotein ja ruokonadan sadon ravitsemuksellinen arvo

Ensimmäisessä sadossa lajit poikkesivat raakavalkuaispitoisuutta lukuun ottamatta toisistaan ravitsemuksellisen arvon suhteen (Taulukko 1). Raakavalkuistasot olivat vuosien keskiarvona molemmilla lajeilla melko alhaisia, noin 100 g kg⁻¹ ka paikkeilla ensimmäisen sadon tavanomaiseen niittoaikaan. Ne olivat selkeästi matalampia kuin 70–100 kg ha⁻¹ tyypeä saaneiden timotei-, ruokonata- ja timoteinurminatakasvustojen raakavalkuaispitoisuudet yleensä (esim. Nissinen ym. 2010, Niemeläinen ym. 2001, useat N-lannoituskoesarjat MTT:llä). Vaikka lajien välillä oli selvä ero lehtevyydessä, oli raakavalkuaisen taso sama ja jopa raakavalkuaispitoisuuden alenemisnopeus niittoaikaa myöhästyttäessä oli sama. Sen sijaan raakavalkuaispitoisuuden aleneminen oli vuonna 2007 lähes merkittävästi nopeampaa kuin vuonna 2006 (Vuosi × aika p = 0,094).

Ruokonadan tuhkapitoisuus, OAS ja D-arvo olivat ensimmäisessä sadossa hieman korkeampia kuin timotein (Taulukko 1; Kuva 5, D-arvon kehitys). Ero OAS:n osalta oli selvästi suurempi, mutta ruokonadan korkeampi kivennäis- eli tuhkapitoisuus pienensi lajien välistä eroa D-arvossa. Vuosien välillä havaittiin selvät tasoerot: kuivana vuonna 2006 tuhkapitoisuudet olivat korkeammat ja sekä OAS että D-arvo alhaisempia kuin vuonna 2007. Timotein OAS oli vuosien keskiarvona aikaisimmassa niitossa hieman matalampi kuin Pohjois-Suomessa on vastaavalla kehitystasolla havaittu, mutta niittoa myöhästyttäessä timoteinurmi säilytti sulavuutensa Pohjois-Savossa paremmin (Nissinen ym. 2010). Kyseisessä kolmivuotisessa tutkimuksessa Rovaniemellä timotein OAS muuttui -8,4 g kg ka⁻¹ vrk⁻¹, kun muutos Pohjois-Savossa oli -4,4 g kg ka⁻¹ vrk⁻¹ (v. 2006 ja 2007 keskiarvo). Nissisen ym. (2010) tutkimuksessa ei ollut ruokonataa eikä raportoitu tuhka- tai D-arvotuloksia, joten vertailua näihin ei voida tehdä.

Timotein ensimmäisen sadon NDF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet olivat ruokonadan vastaavia korkeammat mutta iNDF:ligniiini-suhte oli alhaisempi. Ligniini-pitoisuus nousi niittoaikakohtaa myöhästyttäessä molemmilla lajeilla vuonna 2006, mutta oli seuraavana vuonna noin 10 g kg⁻¹ ka korkeammalla tasolla jo nuorena kasvussa pysyksen suhteellisen vakiona koko ensimmäisen sadon niittoperiodin ajan. Timotein NDF-pitoisuus nousi vähemmän kuin ruokonadalla – tähän vaikutti myös vuosi. Vuonna 2007 iNDF-pitoisuudet ja iNDF:ligniiini-suhteet olivat molemmilla lajeilla korkeammat kuin vuonna 2006.

Korjuuajan vaikutus ensimmäisen sadon rehuarvoon oli tyyppillinen: tuhka, OAS ja D-arvo laskivat (D-arvon kehitys, Kuva 5) ja vastaavasti NDF- ja iNDF-pitoisuudet nousivat. Poikkeuksen muodosti timotein laskeva NDF-pitoisuus kasvuston vanhetessa vuonna 2007. Niittoa myöhästyttäessä iNDF:ligniiini-suhte suureni eli jokainen gramma ligniiniä sitoi yhä enemmän NDF-kuitua sulamattomaan muotoon. D-arvo aleni nopeammin vuonna 2006 (keskiarvot yli kasvilajien -4,4 g kg ka⁻¹ vrk⁻¹) kuin vuonna 2007 (-2,0 g kg ka⁻¹ vrk⁻¹); ero tasoittui hieman tarkasteltuna astepäivää kohti (-0,32 vs. 0,26 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹; Kuva 5).

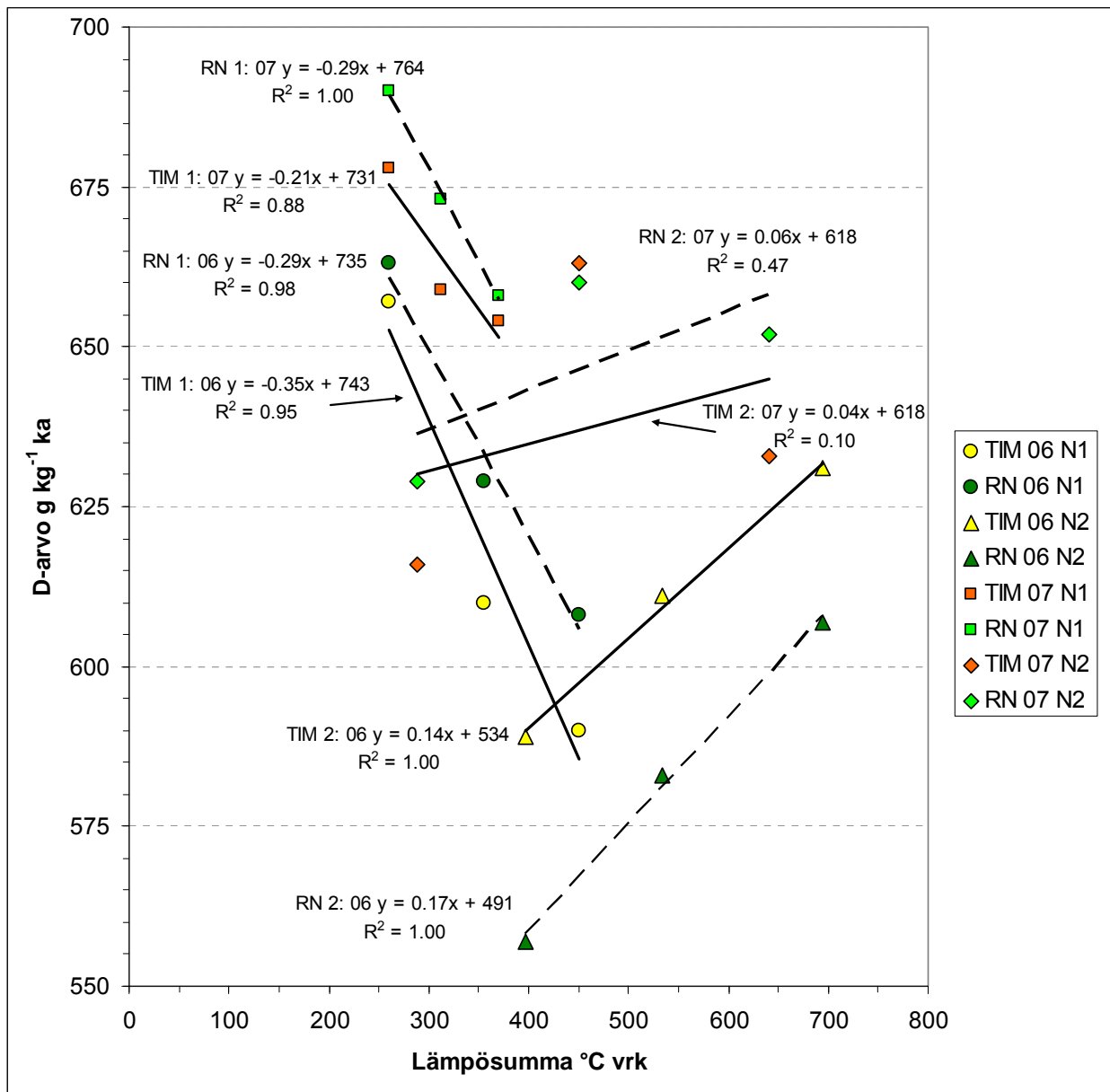
Toisessa sadossa timotein raakavalkuaispitoisuus laski voimakkaammin kuin ruokonadan (Taulukko 2). Lisäksi kuivana vuonna 2006 raakavalkuaispitoisuudet jäivät kaikkiaan mataliksi verrattuna kasvuston

saamaan typpilannoitustasoon ja Suomessa tavanomaisesti nurmiheinillä raportoituihin tasoihin (esim. Nissinen ym. 2010, Niemeläinen ym. 2001, useat N-lannoituskoesarjat MTT:llä). Toisessa sadossa raakavalkuaispitoisuudet olivat ensimmäistä satoa korkeampia vain lyhyen aikaa jälkikasvun alussa ja laskivat hyvin nopeasti toisen sadon ensimmäisen (4 vkoa ensimmäisen sadon niitosta) ja toisen (6 vkoa ensimmäisen sadon niitosta) niittoajan välillä.

Ruokonadan tuhkapitoisuus oli toisessa sadossa 2,4–2,7 g kg⁻¹ korkeampi kuin timotein, mutta pitoisuuden lasku oli molemmilla lajeilla yhtä nopeaa (Taulukko 2). Vuoden 2006 toisen sadon OAS ja D-arvot olivat huomattavasti (OAS 52 g kg⁻¹ ka ja D-arvo 45 g kg⁻¹ ka) matalammat kuin vuonna 2007. Vuosien keskiarvoja tarkasteltaessa voitiin havaita, että timotein OAS oli selvästi (69–110 g kg ka) matalampi tässä kokeessa kuin Pohjois-Suomessa (Nissinen ym. 2010), mutta myös sulavuuden lasku oli alle puolet hitaampaa. Ruokonadalla vuonna 2007 havaitut D-arvot olivat hyvin lähellä jälkikasvun 2–4 –lehtiasteella kasvihuoneessa todettuja (638–644 g kg⁻¹ ka; Donaghy ym. 2008).

Erikoista oli se, että vuonna 2006 toisen sadon OAS ja D-arvo nousivat niittoaikaa myöhästyttäessä lämpösummaan nähden täysin lineaarisesti, kun taas vuonna 2007 OAS ja D-arvo nousivat ensin ja sitten laskivat (Kuva 5). Nämä muutokset tapahtuivat melko samalla tavalla molemmilla kasvilajeilla ja havaittu sulavuuden paranemisen voi ajatella selittyvän pitkälti uusien sulavien versojen muodostumisella. Lajit kuitenkin poikkesivat sinänsä toisistaan: vuonna 2006 timotein OAS ja D-arvo olivat hieman korkeammat kuin ruokonadan ja vuonna 2007 tilanne oli päinvastainen.

Myös toisessa sadossa timotein NDF- ja ligniinipitoisuudet olivat selvästi korkeammat kuin ruokonadan, mutta eroa iNDF-pitoisuudessa ei ollut (Taulukko 2). Timotein iNDF:lignini-suhde oli alhaisempi kuin ruokonadan, ja ero oli erityisen selkeä vuonna 2006. Toisin kuin ensimmäisessä sadossa, kuitupitoisuuksien kehitys oli epäsymmetristä sekä vuosien välillä että niittoajankohtien välillä tarkasteltuina. Vuonna 2006 NDF-pitoisuus laski molemmilla lajeilla, mutta iNDF- tai ligniinipitoisuudet eivät kohonneet toisen sadon niittoaikaa myöhästyttäessä. Vuonna 2007 NDF- ja ligniinipitoisuus kohosi timoteilla ja laski ruokonadalla, kun taas ruokonadan NDF laski ja ligniinipitoisuus nousi. Molempien lajien ligniinipitoisuus nousi ja iNDF-pitoisuudet laskivat ensin ja kohosi sitten uudelleen.



Kuva 5. Timotein ja ruokonadan D-arvon ($\text{g kg}^{-1} \text{ka}$) kehittyminen 1. ja 2. sadossa vuosina 2006 ja 2007 lämpösumman ($>5^\circ\text{C}$) funktiona. TIM = timotei (—); RN = ruokonata (---); N1 = 1. sato; N2 = 2. sato; 06 = 2006; 07 = 2007.

Timotein ja ruokonadan sadon kivennäisaineiden kokonaispitoisuus ja -suhteet

Ensimmäisessä sadossa lajit erosivat toisistaan merkitsevästi tai lähes merkitsevästi kaikkien kivennäisaineiden paitsi kuparipitoisuuksien osalta (Liite 1). Ruokonadan Ca-, Cl-, K-, Mg-, Na-, ja S-pitoisuudet olivat merkitsevästi korkeampia ja Mn-pitoisuus lähes merkitsevästi korkeampi kuin timotein ja vastaavasti sen P-pitoisuus (sekä Fe ja Zn) oli pienempi kuin timotein. Useimpien kivennäisten pitoisuus ei muuttunut niittoajan myötä, mutta Cl, K, P, ja S-pitoisuudet alenivat. Fe-pitoisuus puolestaan nousi ja Na-pitoisuus käyttäytyi epälineaarisesti.

Ravannesuhteista K:N-suhde oli ruokonadalla korkeampi kuin timoteilla. Molempien lajien K:N-suhde nousi niittoaikaa myöhästytettäessä, mutta kationi-anionitasapainon (DCAD) muutos riippui vuodesta; yleensä suhde aleni ajan funktiona. Yleisesti kivennäisainepitoisuudet olivat hyvin samanlaisia molempina vuosina lukuunottamatta ruokonadan korkeaa Ca-pitoisuutta vuonna 2006.

Toisessa sadossa lajien väliset erot olivat hieman pienemmät kuin ensimmäisessä sadossa (Liite 2). Nyt ruokonadan Cl-, K-, Mg-, Na-, ja S-pitoisuudet sekä hivenistä Mn-pitoisuus olivat korkeammat kuin timotein ja vastaavasti sen P-pitoisuus (sekä Fe ja Zn) oli alempi kuin timotein. Nuorella asteella myös Ca-pitoisuus oli korkeampi kuin timoteilla, mutta niittoa myöhästytettäessä tilanne muuttui päinvastaiseksi.

Yleensä pitoisuudet laskivat ajan funktiona. Poikkeuksen muodostivat Ca, Mn ja Zn. Timotein Ca- ja Mn-pitoisuudet laskivat, mutta ruokonadan eivät. Tulokset osoittavat, että kasvilajilla on huomattava vaikutus rehun kivennäiskoostumukseen.

Kasvin K:N -suhde kuvaa kasvin kaliuminottoa ja timotei-nurminatanurmen optimaalinen K:N -suhde on likimain 1 (Saarela 1998, Virkajärvi ym. 2012). Ruokonadan K:N-suhde (1,26–2,06) oli aina korkeampi kuin timotein (0,78–1,56) ja se nousi niittoaikaa myöhästyettäessä, joskin nousunopeus vaihteli lajien ja vuosien välillä. Tämä osoittaa ruokonadan selvästi voimakkaampaa kaliuminottoa. Samoin ruokonadan DCAD oli jatkuvasti korkeampi kuin timotein, erityisesti ero oli suuri vuonna 2007. Lajiero näkyi myös siinä, että ruokonadan DCAD etupäässä nousi, kun taas timotein DCAD laski niittoaikaa myöhästyettäessä.

Kationi-anionitasapainon ollessa voimakkaan positiivinen lisääntyy sekä poikimahalvausriski että ns. subkliinisen poikimahalvauksen (ts. huono poikiminen⁷) todennäköisyys. Suomessa ei juurikaan ole määritetty rehun Cl- ja S- pitoisuuksia, joten kationi-anionitarkastelut ovat harvinaisia (Tauriainen 2001, Pelletier 2008). Saatujen tulosten perusteella asiaa kannattaisi selvittää tarkemmin, sillä havaitut kationi-anionisuhteet ylittävät annetun suosituksen 290 mmol_c kg⁻¹ ka (Pelletier ym. 2008) etenkin 1. niitossa ja etenkin ruokonadalla. Toisessa niitossa suhde on selvästi alhaisempi, etenkin timoteilla vuonna 2007.

Kuolleen solukon ravitsemuksellinen arvo

Koska hankkeen alussa havaittiin, että kuolleen solukon määrä nurmessa voi olla varsin huomattava, päätettiin analysoida myös sen rehuarvo. Lehdissä oleva kiinnittynyt kuollut solukko (eli lehtivihreänsä menettänyt, kuihtunut solukko) ja irrallaan oleva kuollut solukko analysoitiin erikseen. Kerranteet ja niittoajat sadonkorjuukerran ja kasvilajin sisällä yhdistettiin, joten havaintojen lukumäärä oli 7–11 kumpaakin satoa kohti. Näiden havaintojen keskiarvoja voidaan verrata elävän solukon havaintojen keskiarvoihin, joiden takana on siis huomattavasti enemmän havaintoja (Taulukko 3).

Taulukko 3. Elävän solukon, kiinnittyneen kuolleen ja irrallisen kuolleen solukon kemiallinen koostumus 1. ja 2. sadossa vuosina 2006–2007. Keskiarvot yli kasvilajien, vuosien sekä niittoaikojen.

1. sato

	Elävä solukko		Kiinnittynyt kuollut solukko		Irrallinen kuollut solukko	
		SEM		SEM		SEM
n	97–109		8–11		8	
Raakavalk.	108	4,7	80	3,4	92	2,0
Tuhka	81	1,8	92	5,0	118	20,4
OAS	715	6,2	703	7,6	635	6,7
D-arvo	656	5,2	638	7,7	560	11,1
NDF	591	7,9	676	12,8	674	18,6
iNDF	84	5,0	163	16,7	224	18,4
Ligniini	29,6	1,2	38,7	2,7	47,8	4,2
iNDF:ligniini	3,2	0,2	4,5	0,6	4,8	0,4

2. sato

	Elävä solukko		Kiinnittynyt kuollut solukko		Irrallinen kuollut solukko	
		SEM		SEM		SEM
n	63–80		8–9		7–8	
Raakavalk.	113	6,8	76	6,5	84	4,0
Tuhka	78	2,6	86	5,9	106	14,0
OAS	726	5,2	628	7,8	538	11,3
D-arvo	669	4,3	574	9,8	469	20,7
NDF	548	7,2	675	15,2	681	17,3
iNDF	69	3,8	174	16,5	263	11,9
Ligniini	23,8	1,3	35,6	1,9	49,8	2,2
iNDF:ligniini	3,7	0,3	4,9	0,4	5,2	0,4



Kuva 6 a) Timoteikasvustoa toisessa sadossa. Vasemmalta irrallinen kuollut solukko, GEN-versot, ELONG-versot ja VEG-versot. 6 b) Kuollutta solukkoa kasvuston alaosissa. Kuvat: Perttu Virkajärvi/MTT.

Tulosten mukaan versoissa edelleen kiinnittyneenä olevan kuolleen solukon tuhka-, NDF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet ja iNDF:lignini-suhde olivat korkeammat kuin elävässä solukossa. Vastaavasti kiinnittyneen kuolleen solukon raakavalkuaispitoisuus, OAS sekä D-arvo olivat matalammat kuin elävän solukon. Näiden rehuarvomuutosten suunta pysyi samana, kun solukon kuihtuminen eteni ja kuollut solukko irtosi versosta. Poikkeuksena tästä oli kuihtuvan kiinnittyneen solukon raakavalkuaispitoisuus, joka oli molemmissa sadoissa matalampi kuin irrallisessa kuolleessa solukossa. Erityisesti toisessa sadossa kuolleiden solukoiden D-arvot olivat matalia ja vastaavasti iNDF-pitoisuudet olivat lähes moninkertaisia elävän solukon keskiarvoon verrattuna.

2.3.3 Timotein ja ruokonadan versotyypien osuus ja morfologia

Versotyypit erosivat toisistaan lähes kaikkien määritettyjen morfologisten ominaisuuksien osalta timotein molemmissa sadoissa sekä ruokonadan ensimmäisessä sadossa. Ruokonadan toinen sato sisälsi vain VEG-versoja, joten lajin versotyypien välistä vertailua ei voitu tehdä.

Versotyypien osuudet ja tiheydet kasvustossa

Ensimmäisessä sadossa timotein kuiva-ainesato koostui lähes täysin aitokorrellisten versojen tuottamasta massasta – VEG-massaosuus oli vain 0–5 % (Liite 3). GEN-versojen massaosuus oli selvästi suurempi kuin ELONG-versojen massaosuus (54–81 % vs. 15–44 %). Vuodet olivat erilaisia: siinä missä vuonna 2006 ELONG-versojen massaosuus kasvoi ajan myötä, se pieneni vuonna 2007. Vastaavasti GEN-versojen osuus kuiva-aineesta aleni vuonna 2006 ja nousi vuonna 2007. Vuosivaikutus pitää sisällään sekä nurmen iän että vuosien väliset sääerot.

Ruokonadan versojakauma poikkesi selvästi timotein versojakaumasta: VEG-versot tuottivat kaikkina havaintokertoina selvästi suurimman osan sadosta – alimmillaankin niiden massaosuus oli 60 % (Liite 4). ELONG-versoja esiintyi hyvin vähän. GEN-versot tuottivat satoa selvästi enemmän vuonna 2007; silloin niiden massaosuus myös kasvoi enemmän niittoaikaa myöhästytettäessä. Keskimäärin GEN-massaosuus oli 7 % vuonna 2006 ja 23 % v. 2007.

Versotyypiosuuksia on tarkasteltu myös lukumääräsuhteissa tiheyksinä (kpl m⁻²). Lukumääräisesti timotein ensimmäisessä sadossa oli eniten molempia aitokorrellisia versoja, noin 900–1200 kpl m⁻² kumpaakin versotyyppiä. Eri vuosina versotiheydet kuitenkin muuttuivat eri tavoin, sillä vuonna 2006 timotein ELONG-versojen tiheys kasvoi samalla kun GEN-versojen pieneni, ja vuonna 2007 muutokset olivat päinvastaisia. VEG-versotiheydet timoteilla olivat huomattavan korkeita verrattuna niiden massaosuuksiin ja VEG-versotiheys laski kasvuston varttuessa molempina vuosina. Osittain versotiheyksien muutokset johtuivat luonnollisista kehitysprosesseista, kun VEG-versot kehittyivät ELONG-versoiksi ja toisaalta osa visuaalisesti ELONG-versoiksi luokitelluista yksilöistä onkin osoittautunut myöhemmin kukkiviksi. Todennäköisesti VEG-versoja myös kuoli, sillä versojen kilpaillessa valosta pienten versojen todennäköisyys kuolla on suurin.

Ruokonadalla ensimmäinen sato koostui myös tiheydeltään pääosin VEG-versoista (noin 2400–3300 kpl m⁻²) ja GEN-versotiheydet olivat pieniä: vuonna 2006 GEN-versoja oli keskimäärin 50 kpl m⁻² ja vuonna

2007 205 kpl m⁻². Tulos on linjassa Lafargen (2006) havaintojen kanssa, sillä GEN-versojen muodostuminen näytti yleistyvän vanhemmissa ruokonatanurmista ja lisäksi kumuloituvan vuosien mittaan samoihin kohtiin kasvustossa. Ruokonadan VEG-versojen tiheys aleni ensimmäisen sadon niittoa myöhästyttäessä. Ruokonadan VEG-versojen tiheys oli ensimmäisessä sadossa 5–11-kertainen timoteihin verrattuna.

Toisessa sadossa tilanne oli selvästi muuttunut: aluksi VEG-versot muodostivat suurimman massaosuuden (80–88 %) timotein sadosta, mutta myöhemmin niittoajankohtina ELONG-versot tuottivat pääosan sadosta (45–63 %) (Liite 5). Timotein GEN-versojen sadontuotto-kyky oli toisessa sadossa pieni (0–15 %). VEG-versojen osuus tiheydestä oli timoteilla aina suurin (68–98 %), mutta osuus laski niittoa myöhästyttäessä. Lukumääräisesti GEN-versoja esiintyi hyvin vähän (< 50 kpl m⁻²), mutta ELONG-versojen lukumääräosuus oli merkittävä (7–37 %), ja se oli sitä suurempi mitä myöhemmin sato korjattiin. Toisessa sadossa ruokonadan VEG-versojen tiheys nousi vuonna 2006, mutta laski vuonna 2007. Ruokonadan VEG-versojen tiheys oli toisessa sadossa noin 1,3-kertainen timoteihin verrattuna.

Versotyypin koko sekä lehtien ja kuolleen solukon osuus

Timotein ensimmäisen sadon GEN-versot olivat selvästi suurimpia, niiden paino kasvoi kasvuston varttuessa ja niillä oli alhainen lehtien sekä kiinnittyneen kuolleen osuus. VEG-versot olivat puolestaan pienimpiä, ja niiden lehden sekä kiinnittyneen kuolleen solukon osuus oli korkein. ELONG-versot asettuivat näiden väliin. Timotein eri versoja (pääverso vs. sivuversot) pelto-oloissa vertaillaessa japanilaisessa kokeessa on korrellisilla versoilla havaittu hieman suurempia versopainoja kuin tässä kokeessa, mutta esimerkiksi sivuversoina kehittyvien kvaternääristen vegetatiivisten versojen koko oli siinä samaa luokkaa kuin nyt havaitut VEG-versopainot (Emoto & Ikeda 2005). Kyseisessä kokeessa kasvustoa kuitenkin sadettiin, mikä on saattanut vaikuttaa yksittäisten versojen kokoon.

Ensimmäisessä sadossa ruokonadallakin GEN-versot olivat suurimpia ja ELONG-versot toiseksi suurimpia. Vaikka ruokonadan VEG-versot olivat lajin pienimpiä, niiden keskipaino (195 mg ka verso⁻¹) oli huomattavasti suurempi kuin timotein VEG-versojen (noin 30 mg ka verso⁻¹). Lisäksi ruokonadan VEG-versojen paino lisääntyi ensimmäisen sadon niittoa myöhästyttäessä selvästi, kun taas timotein VEG-versojen keskipaino aleni lähes merkitsevästi ($VT \times Aika; = 0,052$). Myös ruokonadalla lehtien osuus oli GEN-versoilla alin ja VEG-versoilla korkein, mutta kiinnittyneen kuolleen osuus oli sama kaikilla versotyypeillä.

Versokohtainen paino oli myös timotein toisessa sadossa GEN-versoilla korkein ja VEG-versoilla alin. Toisessa sadossa kaikkien timotein versotyypin versokohtainen paino oli molempina vuosina suurempi kuin ensimmäisessä sadossa. Koska vuonna 2006 kasvuston kokonaisversotiheys oli toisessa sadossa suurempi kuin ensimmäisessä, olisi voinut ajatella myös kokonaissadon olevan suurempi, mutta nimenomaan tässä näkyy versotyypijakauman suuri vaikutus satoon: toinen sato koostui varsin pitkään tiheästi kasvavista suhteellisen pienistä VEG-versoista, jotka osin korvautuivat keskikokoisilla ELONG-versoilla. Suurin ero satokertojen välillä oli VEG-versoissa, joiden paino timotein toisessa sadossa oli 2,6-kertainen ensimmäisen sadon painoihin verrattuna. Ruokonadan toinen sato koostui ainoastaan VEG-versoista (Liite 6). Tämän havainnon mukaan ruokonadalla ei siis ollut kenttäoloissa merkittävää kukinnan induktion translokaatiota, joka on havaittu nurminadalla (Havstad ym. 2004). Ruokonadan VEG-versojen yksilöpaino nousi toisen sadon niittoa myöhästyttäessä noin 20 %.

Tässä kokeessa havaitut ruokonadan versopainot olivat jopa yli kymmenen kertaa pienempiä kuin kasvihuoneessa kasvaneiden 1–2-lehtiasteella kokonaisina korjattujen versojen painot (Donaghy ym. 2008).

Toisessa sadossa lehtien ja kuolleen osuus oli korkein timotein VEG-versoilla ja alhaisin GEN-versoilla. VEG- sekä ELONG-versojen lehtiosuus oli hieman suurempi ja GEN-versoilla alempi toisessa sadossa verrattuna ensimmäiseen satoon. Timotein toisen sadon kuolleen osuus käyttäytyi samoin kuin lehtien osuus. Ruokonadan VEG-versojen lehtiosuus laski hieman toisen sadon niittoa myöhästyttäessä ollen kuitenkin kokonaisuudessaan samaa tasoa kuin ensimmäisessä niitossa. Sen sijaan kuolleen solukon osuus oli ruokonadan toisessa niitossa korkeampi kuin ensimmäisessä niitossa, mutta se ei kuitenkaan kasvanut niittoa myöhästyttäessä kuten timoteilla.

Versotyypin vaikutus ruokinnalliseen arvoon ensimmäisessä sadossa

Timotein ensimmäisessä sadossa kaikki versotyyppien ruokinnallista arvoa kuvaavat parametrit poikkesivat selvästi toisistaan (Liite 7). VEG-versojen raakavalkuais- ja tuhkapitoisuus, OAS ja D-arvo olivat korkeimmat ja NDF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet sekä iNDF:ligniiini-suhde versotyypeistä matalimmat. Timotein GEN-versoissa ominaisuudet olivat VEG-versoihin nähden päinvastaiset ja ELONG-versojen arvot sijoittuivat näiden välille. Ensimmäisessä sadossa timotein ELONG- ja GEN-versot poikkesivat keskimäärin toisistaan melko vähän OAS:n, D-arvon sekä ligniinipitoisuuden osalta.

Timotein ensimmäisen sadon eri versotyyppien ominaisuuksien muutosnopeudet poikkesivat toisistaan siten, että yleensä VEG-versojen muutosnopeus oli pienin tai muutos oli jopa toisensuuntainen kuin muilla versotyypeillä. GEN- ja ELONG-versojen välinen ero oli usein pienempi kuin VEG- ja ELONG-versojen, mutta GEN-versojen D-arvon lasku oli selvästi nopeampaa kuin ELONG- tai VEG-versojen. Aikaisimpana korjuuhetkenä GEN-versojen D-arvo oli molempina vuosina korkein. Koska VEG-versojen tuhkapitoisuus oli korkein ja GEN-versojen matalin, versotyyppien väliset erot D-arvossa olivat pienemmät kuin orgaanisen aineksen sulavuudessa, mutta samansuuntaiset.

Raakavalkuais-, ja tuhkapitoisuudet sekä OAS ja D-arvo laskivat ja vastaavasti NDF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet nousivat timotein ensimmäisen sadon niittoaikaa myöhästyettäessä. GEN- ja ELONG-versojen iNDF:ligniiini-suhde nousi, kun taas VEG-versojen iNDF:ligniiini-suhteen muutokset olivat epälineaarisia ja eri vuosina erilaisia. Vuosien väliset erot olivat merkittävät: vuoden 2007 OAS ja D-arvo olivat selvästi korkeammat kuin vuonna 2006. Hieman yllättäen myös iNDF-pitoisuus oli suuntaa antavasti korkeampi vuonna 2007, samoin iNDF:ligniiini-suhde.

Myös ruokonadan versotyyppit poikkesivat toisistaan ensimmäisessä sadossa lukuun ottamatta iNDF:ligniiini-suhdetta (Liite 8). Sen sijaan korjuuaika ei vaikuttanut suoraan kuten timoteilla, vaan sen vaikutus tuli useimmiten esiin yhdysvaikutusten kautta. Vain raakavalkuaispitoisuus, OAS ja D-arvo laskivat systemaattisesti korjuuaikaa myöhästyettäessä. Useammin muutosnopeus oli riippuvainen versotyyppistä (aika \times versotyyppi $p < 0,10$; raakavalkuais-, tuhka- sekä NDF-pitoisuus). Kuten timoteilla, olivat ruokonadan OAS ja D-arvo vuonna 2007 korkeammat kuin vuonna 2006. Sen lisäksi myös yhdysvaikutus vuosi \times aika \times versotyyppi vaikutti parametrien arvoihin tilastollisesti merkitsevästi: esimerkiksi vuonna 2006 ruokonadan VEG-versojen OAS ja D-arvo alenivat eniten niittoaikaa myöhästyettäessä, kun taas vuonna 2007 GEN-versojen OAS ja D-arvo alenivat eniten. Ruokonadalla iNDF:ligniiini-suhteen vaihtelu oli suhteellisen vähäistä (välillä 3,3–5,0), eikä vaihtelu ollut säännöllistä.

Lajien välillä havaittiin selkeitä eroja erityisesti versotyyppien kuitupitoisuuksissa ja -ominaisuuksissa. Esimerkiksi ruokonadan ensimmäisen sadon iNDF:ligniiini-suhde oli jatkuvasti selvästi korkeampi kuin timotein: tämä näytti johtuvan pitkälti ruokonadan versojen matalista ligniinipitoisuuksista sekä etenkin korrellisten versojen huomattavan korkeista iNDF-pitoisuuksista. Sen sijaan lajien eri versotyyppien NDF-pitoisuudet eivät poikenneet toisistaan yhtä dramaattisesti. Lisäksi ruokonadan raakavalkuaispitoisuudet osoittautuivat timoteita matalammiksi.

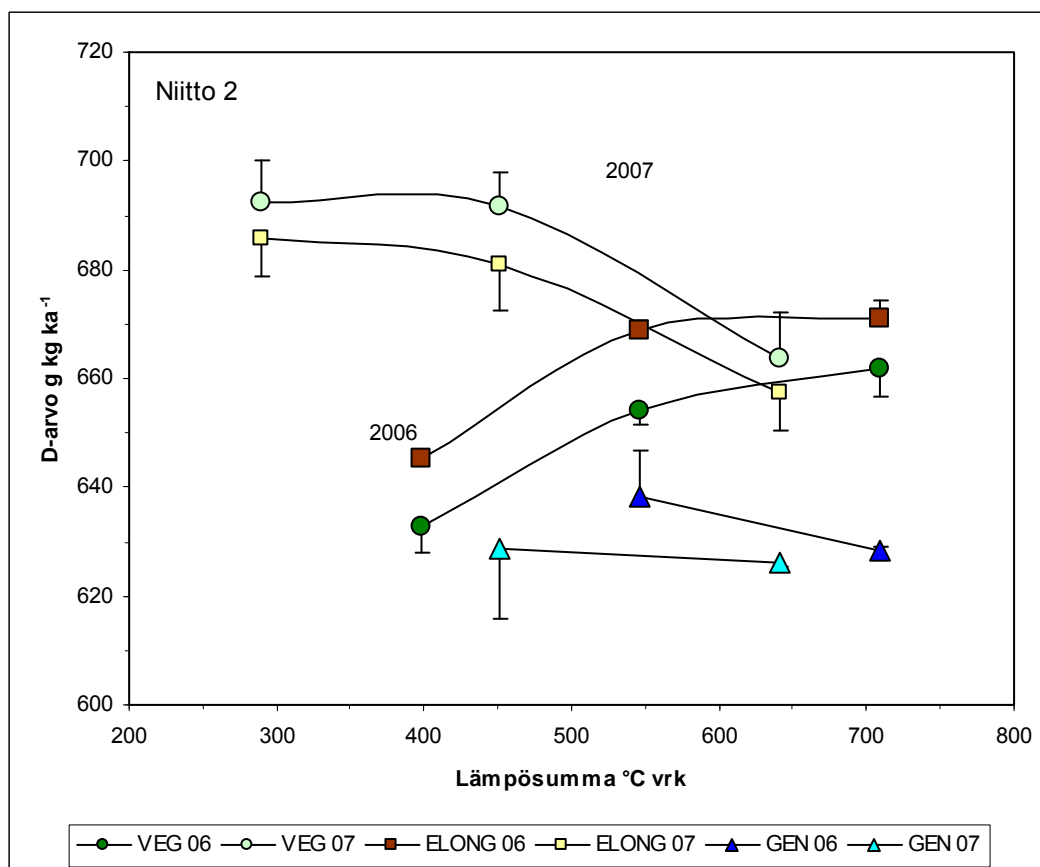
Versotyypin vaikutus ruokinnalliseen arvoon toisessa sadossa

Kuten ensimmäisessä sadossa, myös timotein toisessa sadossa versotyyppit poikkesivat toisistaan kaikkien mitattujen parametrien osalta (Liite 9). Versotyyppien väliset erot riippuivat usein myös vuodesta (raakavalkuaispitoisuus, OAS, D-arvo, NDF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet sekä iNDF:ligniiini-suhde) tai vuosi \times aika -yhdysvaikutuksesta (raakavalkuais- ja ligniinipitoisuudet ja iNDF:ligniiini-suhde). Timotein VEG-versojen raakavalkuais- ja tuhkapitoisuus sekä OAS olivat aina korkeimmat ja vastaavasti iNDF- ja ligniinipitoisuudet alhaisimmat. Toisaalta GEN-versoilla oli alhaisin raakavalkuais- ja tuhkapitoisuus sekä OAS ja D-arvo. ELONG-versot sijoittuivat näiden ääripäiden väliin, mutta eri tavalla kuin ensimmäisessä sadossa. Huomattavaa on, että OAS:n ja D-arvon (sekä osin NDF-pitoisuuden) osalta timotein ELONG-versot muistuttivat toisessa sadossa selvästi enemmän VEG-versoja kuin GEN-versoja: esimerkiksi ELONG-versojen D-arvo oli keskimäärin 37 g kg ka⁻¹ parempi kuin GEN-versojen. ELONG-versojen D-arvo oli vuonna 2006 jopa parempi kuin VEG-versojen (+13 g kg ka⁻¹), mutta vuonna 2007 hieman alhaisempi (ero -7 g kg ka⁻¹). ELONG-versojen laatuominaisuuksilla voi nähdä olevan painoarvoa nimenomaan toisessa sadossa, sillä ne muodostivat pääosan kuiva-ainesadosta aivan varhaista niittoaikaa lukuun ottamatta.

Kuten odotettua, timotein raakavalkuais- ja tuhkapitoisuus sekä OAS laskivat ja vastaavasti iNDF- ja ligniinipitoisuus sekä iNDF:ligniini-suhde pääsääntöisesti nousivat toisen sadon niittoaikaa myöhästyttäessä. Kuitenkin vuoden ja niittoaajan yhdysvaikutus oli merkitsevä, joten niittoaajan vaikutus oli useimmiten erilainen eri vuosina. Esimerkiksi vuonna 2006 timotein VEG-versojen OAS ja D-arvo sekä ELONG-versojen D-arvo peräti nousivat niittoaikaa myöhästyttäessä, kun vuonna 2007 nämä sulavuudet laskivat (Kuva 7). Samalla NDF-pitoisuus laski, kun taas vuonna 2007 OAS ja D-arvo laskivat normaalisti (ELONG-versojen NDF-pitoisuus pysyi vakiona). Vuosien välinen ero oli selvä: vuonna 2007 ruokinnallinen arvo oli kauttaaltaan parempi kuin vuonna 2006 (raakavalkuais- ja tuhkapitoisuudet, OAS, D-arvo) mutta myös NDF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet sekä iNDF:ligniini-suhde olivat yllättävästi korkeammat. Erityisen suuri vuosiero oli timotein GEN-versojen NDF- ja iNDF-pitoisuuksissa (+23 % ja +89 %) sekä iNDF:ligniini-suhteessa (+51 %).

Ruokonadan toisessa sadossa kasvuston koostuessa yksinomaan VEG-versoista huomio kiinnittyy siihen, ettei niittoaajalla ollut sanottavaa merkitystä: vain raakavalkuais- ja tuhkapitoisuudet laskivat säännönmukaisesti ajan myötä (Liite 10). Hieman yllättävästi vuonna 2007 ruokonadan iNDF:ligniini-suhde aleni toisen sadon niittoaikaa myöhästyttäessä. Myös vuosierot olivat pienemmät kuin timoteilla, mutta ruokinnallinen arvo oli vuonna 2007 edellistä vuotta parempi (OAS, D-arvo). Toisaalta ligniinipitoisuus oli korkeampi ja iNDF-pitoisuuden ollessa samaa tasoa luonnollisesti iNDF:ligniini-suhde oli alhaisempi vuonna 2007.

Toisessa sadossa timotein ja ruokonadan VEG-versot näyttivät poikkeavan toisistaan siten, että ruokonadan raakavalkuaispitoisuus, OAS, D-arvo ja ligniinipitoisuudet olivat pienemmät ja vastaavasti iNDF-pitoisuus ja iNDF:ligniini-suhde suuremmat kuin timoteilla.



Kuva 7. Timotein versotyyppien D-arvon kehitys toisessa sadossa lämpösomman (>5 °C) funktiona vuosina 2006 ja 2007. Pystyjana ± 1 ANOVA SEM.

2.3.4 Timotein ja ruokonadan versotyyppien korsi- ja lehtifraktioiden kemiallinen koostumus

Korsifraktiot ensimmäisessä sadossa

Tässä tutkimuksessa korsifraktio koostuu aitokorrellisten ELONG- ja GEN-versojen kohdalla paitsi varsinaisesta aitokorresta, myös aitokorreen kiinnittyneistä lehtitupista. VEG-versojen korsi on käytännössä pelkkää lehtituppea eli pseudokortta. Timoteilla ELONG- ja GEN-aitokorret muodostivat suurimman osan (keskimäärin 50–60 %) maanpäällisestä kuiva-ainesadosta ensimmäisessä sadossa, joten niiden laadullisen ominaisuudet vaikuttavat voimakkaasti koko sadon laatuun. Ruokonadalla korsi muodosti noin kolmasosan maanpäällisestä kuiva-ainesadosta ensimmäisessä sadossa.



Kuva 7 a) Timotein lehti-, korsi- ja kuollut solukko-fraktiot ensimmäisessä sadossa. Korsi sisältää lehtitupen. 7 b) Ruokonadan korsi-, lehti- ja kuollut solukko-fraktiot ensimmäisessä sadossa. Korsi koostuu käytännössä ainoastaan lehtitupista. Kuvat: Perttu Virkajärvi/MTT.

Timotein osalta korsista saatiin ensimmäisessä sadossa riittävästi näytteitä vain aitokorrellisista ELONG- ja GEN-versoista. Nämä poikkesivat toisistaan vain raakavalkuais- ja tuhkapitoisuuden osalta siten, että ELONG-korsien pitoisuudet olivat korkeammat kaikkina havaintopäivinä kuin GEN-korsien (Liite 11). ELONG-korsien iNDF-pitoisuus oli vuonna 2006 matalampi, mutta vuonna 2007 hivenen korkeampi kuin GEN-korsien. Versotyyppien välinen ero iNDF:ligniini-suhteessa oli verrattain pieni, mutta suhde oli lähes merkitsevästi korkeampi ELONG-korsissa. Vuoden 2007 D-arvo ja OAS olivat molempien versotyyppien korsissa huomattavasti korkeammat kuin 2006, vaikka NDF- ja iNDF-pitoisuuksissa ei ollut eroa. Tosin vuoden 2006 iNDF-pitoisuuden lisääntyminen oli huomattavasti nopeampaa kuin vuonna 2007. Sinänsä niittoaikaa myöhästytettäessä aitokorsifraktiossa tapahtuneet muutokset olivat tyypilliset ja vuoden vaikutus samankaltainen kuin mitä oli havaittavissa koko sadossa. Vuosien ja versotyyppien keskiarvona ELONG- ja GEN-korsien OAS muuttui $-0,63 \text{ g kg}^{-1} \text{ ka vrk}^{-1}$ ja säilyi siten selvästi korkeampana kuin Pohjois-Suomessa, missä timotein kaiken korsimateriaalin OAS-muutosnopeus oli ensimmäisessä sadossa keskimäärin $-10,6 \text{ g kg}^{-1} \text{ ka vrk}^{-1}$ (Nissinen ym. 2010).

Ruokonadan korsinäytteiden kemiallinen koostumus voitiin määrittää vain VEG-versojen pseudokorsista (Liite 12). Pseudokorren raakavalkuaispitoisuus (ja tuhkapitoisuus lähes merkitsevästi) laski odotetusti molempina vuosina. Vuonna 2006 korren OAS ja D-arvo laskivat odotetusti, kun taas 2007 ne eivät juuri laskeneet tarkastelujakson aikana. Samantyyppinen vuosien välinen ero näkyy myös ruokonadan pseudokorren NDF-pitoisuuden muutoksissa, sillä vuonna 2006 NDF-pitoisuus kohosi, mutta laski vuonna 2007. Yleisellä tasolla vuodet poikkesivat toisistaan siten, että vuoden 2007 OAS, D-arvo sekä iNDF- ja ligniinipitoisuus olivat kaikki korkeampia kuin vuonna 2006.

Kun verrataan tarkasteltavien lajien pääasiallisten ensimmäisen sadon korsisolukoiden eli timotein ELONG- ja GEN-korsien sekä ruokonadan VEG-korsien eroja, nähdään, että ruokonadan pseudokorsien OAS ja D-arvo olivat huomattavasti korkeammat kuin timotein ELONG- ja GEN-aitokorsien. Vastaavasti ruokonadan VEG-korsien NDF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet olivat selvästi alemmat. Tästä huolimatta ruokonadan pseudokorren iNDF:ligniini-suhde oli huomattavasti korkeampi kuin timotein aitokorsien.

Lehtifraktiot ensimmäisessä sadossa

Tässä tutkimuksessa lehtifraktio käsittää pelkän elävän, yhteyttämiskuntoisen lehtilavan, sillä lehtien kuollut solukko on eroteltu omaksi fraktiokseen. Lehtituppi kuuluu korsifraktioon, eikä siten ole lehtifraktiossa mukana. Timotein ensimmäisestä sadosta noin neljäsosa oli tätä elävää lehteä. Ruokonadalla lehtifraktio oli merkittävin ensimmäisen sadon yksittäinen sadonosa, sillä se muodosti noin puolet kuiva-ainekertymästä.

Timotein eri versotyyppeiden lehtifraktiot jouduttiin yhdistämään ensimmäisessä sadossa yli niittopäivien ja vuosien, eikä VEG-lehtiä kertynyt riittävästi näytteeksi. Suppean aineiston perusteella näyttää, että ELONG-lehtien NDF- ja ligniinipitoisuus sekä lähes merkitsevästi myös iNDF-pitoisuus olivat korkeampia kuin GEN-lehtien (Liite 13). Muita eroja versotyyppeiden lehtien välillä ei havaittu. Timotein aitokorrellisten versojen lehden raakavalkuaispitoisuus, OAS ja D-arvo olivat selvästi korkeammat kuin korressa, ja lehtien OAS oli myös hieman korkeampi kuin Pohjois-Suomessa (Nissinen ym. 2010), mutta ero johtunee pääosin kuolleen solukon erottelusta NURFYS-kokeessa. Korren ja lehden ligniinipitoisuudet olivat samaa tasoa, mutta lehti sisälsi merkittävästi vähemmän NDF- ja iNDF-kuitua kuin korsi. Erityisen suuria erot olivat sulamattoman kuidun kohdalla: korren iNDF-pitoisuus ja iNDF:ligniiini-suhde olivat noin nelinkertaisia lehden verrattuna.

Ruokonadan lehtifraktioita voitiin analysoida vain VEG-versoista, mutta toisaalta tulokset saatiin jokaisesta näytteenottoajasta ja kaikista kerranteista (Liite 15). Lehtien raakavalkuaispitoisuus, OAS ja D-arvo laskivat ja vastaavasti NDF- ja iNDF-pitoisuudet nousivat sekä iNDF:ligniiini-suhde suureni niittoaikaa myöhästyttäessä. Ligniiini- ja tuhkapitoisuuden muutokset olivat epäsäännöllisiä. Lehtien D-arvossa oli merkittävä ero: kuivana ja lämpimänä vuonna 2006 lehtien D-arvo laski niittoaikaa myöhästyttäessä voimakkaasti - D-arvo 607 g kg^{-1} ka viimeisellä niittohetkellä, mikä on hyvin alhainen D-arvo lehdille (Rinne & Nykänen 2000). Vuonna 2007 lasku oli maltillisempaa, sillä viimeisenä niittoaikana lehtien D-arvo oli yhä 663 g kg^{-1} ka. Kuten timoteillakin, ruokonadan lehtien raakavalkuaispitoisuus oli korkeampi kuin pseudokorren. Sen sijaan lehti ei vaikuttanut pseudokortta sulavammalta. Kuidun osalta ruokonadan lehti ja pseudokorsi erosivat siinä, että lehden iNDF-pitoisuus ja iNDF:ligniiini-suhde olivat matalammat kuin korressa.

Ruokonadan VEG-lehtien raakavalkuaispitoisuus, D-arvo ja ligniinipitoisuus olivat selvästi alemmat kuin timotein ELONG- ja GEN-lehtien; vastaavasti ruokonadan VEG-lehtien tuhka- ja iNDF-pitoisuudet sekä iNDF:ligniiini-suhde olivat korkeampia kuin timotein lehdissä. Erityisen suuri ero oli iNDF:ligniiini-suhteessa. Molempien lajien lehtien NDF-pitoisuus ja OAS olivat kutakuinkin samaa tasoa.

Korsifraktiot toisessa sadossa

Myös toisessa sadossa timotein näytemateriaalia kertyi niukasti, joten niittoajat ja vuodet oli järkevintä yhdistää, jotta eri versotyyppeiden ominaisuuksia voitiin verrata keskenään (Liite 14). VEG-korsien raakavalkuais- ja tuhkapitoisuudet sekä OAS ja D-arvo olivat korkeimmat ja GEN-korsien matalimmat. Verrattuna Pohjois-Suomesta saatuihin tuloksiin (Nissinen ym. 2010) oli timotein korren OAS tässä kokeessa selkeästi matalampi koko toisen sadon kehityksen ajan, sillä Rovaniemellä kaiken korsimateriaalin keskimääräinen OAS pysyi koko ajan yli 720 g kg^{-1} ka. Vastaavasti VEG-korsien iNDF- ja ligniinipitoisuudet olivat alimmat ja GEN- tai ELONG-korsien korkeimmat. Korren NDF-pitoisuudessa tai iNDF:ligniiini-suhteessa ei ollut eroja versotyyppeiden välillä. Merkille pantavaa oli, että toisessa sadossa timotein VEG- ja ELONG-korsien D-arvot olivat hyvin samaa tasoa, mutta GEN-korsien D-arvo oli selvästi näitä alempi.

Ruokonadan sato koostui toisessa sadossa ainoastaan VEG-versoista. Niiden korsien raakavalkuais- ja tuhkapitoisuudet laskivat ajan myötä, mutta OAS pysyi lähes vakiona (Liite 16). Sen sijaan D-arvo nousi selvästi molempina vuosina. Myös ligniinipitoisuus nousi niittoaikaa myöhästyttäessä ja selvemmin vuonna 2007 kuin vuonna 2006. Ruokonadan VEG-korsien iNDF-pitoisuus ei juuri muuttunut niittoaikaa myöhästyttäessä. Se oli varsin korkea vuonna 2006 ja noin 50 % alempi vuonna 2006. Vuosien välinen ero näkyi myös ruokonadan VEG-korsissa: vuoden 2007 tuhka- NDF-, ja ligniinipitoisuus sekä OAS (ja D-arvo lähes merkitsevästi) olivat kaikki korkeammat kuin vuonna 2006, kun taas raakavalkuais- ja iNDF-pitoisuudet olivat samalla tasolla molempina vuosina. Myös iNDF:ligniiini-suhde oli korkeampi vuonna 2006.

Kun tarkasteltiin timotein ja ruokonadan toisen sadon VEG-versojen korsifraktioiden eroja, havaittiin, että timotein raakavalkuais-, NDF- ja ligniinipitoisuudet olivat korkeammat ja toisaalta iNDF-pitoisuus sekä iNDF:ligniiini-suhde alhaisemmat kuin ruokonadan vastaavat (Liite 17). Sen sijaan tuhkapitoisuudessa, OAS:ssa ja D-arvossa ei ollut eroja lajien välillä.

Lehtifraktiot toisessa sadossa

Timotein VEG- ja ELONG-versojen lehtifraktiot olivat toisessa sadossa koostumukseltaan lähes samankaltaisia (Liite 18). Selvimät erot olivat ligniinipitoisuudessa ja iNDF:ligniiini-suhteessa: aitokorrellisten ELONG-versojen lehdet sisälsivät enemmän ligniiniä, mutta niiden iNDF:ligniiini-suhde oli kuitenkin alhaisempi kuin VEG-lehtien. Sinänsä VEG- ja ELONG-lehtien raakavalkuais- ja ligniinipitoisuudet sekä D-arvo olivat korkeammat kuin korsien ja vastaavasti NDF- ja iNDF-pitoisuudet sekä iNDF:ligniiini-suhde olivat alemmat. Ero lehti- ja korsifraktioiden välillä oli selvästi suurempi ELONG-versoilla kuin VEG-versoilla. Toisen sadon timoteilehtien OAS oli tässä kokeessa noin 30–50 g kg⁻¹ ka matalampi kuin timoteilla Rovaniemellä (Nissinen ym. 2010)

Ruokonadan VEG-lehtien raakavalkuais- ja tuhkapitoisuus laskivat jonkin verran toisen sadon niittoaikaa myöhästytettäessä ja OAS laski lähes tilastollisesti merkittävästi (Liite 19). Lehtien D-arvo ja NDF-pitoisuus sekä iNDF:ligniiini-suhde pysyivät kutakuinkin samalla tasolla koko toisen sadon kehityksen ajan. Vuonna 2006 lehtien iNDF-pitoisuus pysyi lähes vakiona, mutta nousi selvästi vuonna 2007. Yli-päätänsä vuonna 2007 tuhkapitoisuus, OAS ja D-arvo olivat korkeammat kuin vuonna 2006 ja vastaavasti iNDF-pitoisuus (iNDF:ligniiini-suhde lähes merkitsevästi) oli matalampi kuin vuonna 2006.

Kun verrattiin ruokonadan toisen sadon VEG-versojen lehti- ja korsifraktioita, havaittiin, että lehtien raakavalkuais- ja tuhkapitoisuudet olivat korkeammat kuin korsien, mutta yllättävästi korsien OAS ja D-arvo olivat korkeammat kuin lehtien. Lehtien NDF- ja ligniinipitoisuus olivat korkeammat kuin korsien vuonna 2006, mutta vuonna 2007 tilanne oli päinvastainen. Ruokonadan toisen sadon korren iNDF-pitoisuus ja iNDF:ligniiini-suhde olivat aina korkeammat kuin lehtien.

Verrattaessa timotein ja ruokonadan VEG-versoja toisiinsa, havaittiin, että timotein lehdet olivat ravitsemukselliselta arvoltaan (raakavalkuaispitoisuus, OAS, D-arvo) parempia kuin ruokonadan lehdet, mutta ruokonadan korsifraktion D-arvo oli korkeampi kuin timotein (Liitteet 20 ja 17). Toisaalta ruokonadan korsien iNDF-pitoisuus oli varsin korkea ja niiden iNDF:ligniiini-suhde keskimäärin kaksinkertainen timoteihin verrattuna.

Eri versotyyprien lehti- ja korsifraktioiden D-arvon muutokset

Koko kasvuston D-arvo laski molempina vuosina ensimmäisessä sadossa sekä timoteilla (-0,21– -0,35 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹) että ruokonadalla (noin -0,29 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹) ja nousi hieman toisessa sadossa (v. 2006 keskimäärin 0,15 ja vuonna 2007 ja vuonna 2007 0,052 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹) lämpösummakertymään nähden. D-arvon muutosta lämpösumman funktiona tarkasteltiin myös versotyyprien ja versotyyprien kasvosien tasolla.

Timotein ensimmäisessä sadossa GEN-versoissa sekä korren että lehtien D-arvo aleni molempina vuosina tilastollisesti merkitsevästi (Kuva 8). GEN-korren D-arvon lasku oli kaikista kasvosista nopeinta, keskimäärin muutos oli yli -0,5 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹ (vuonna 2006 -0,56 ja vuonna 2007 -0,48 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹; $p < 0,02$). GEN-versojen lehden D-arvo laski noin -0,15 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹ ($p < 0,06$) molempina vuosina. Koska GEN-versot olivat vallitseva versotyyppi timotein ensimmäisessä sadossa, voidaan niiden olettaa olevan voimakkain yksittäinen koko sadon D-arvoon vaikuttava satokomponentti. D-arvo aleni myös ELONG-korsissa -0,18 – -0,38 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹ ja lehdissä -0,08 – -0,15 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹, mutta muutos oli tilastollisesti merkitsevä ($p < 0,001$) vain vuonna 2006. Ruokonadalla D-arvon aleneminen ensimmäisessä sadossa näytti liittyvän molempina vuosina D-arvon laskuun VEG-versojen lehdissä (-0,36 – -0,41 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹, $p < 0,04$) sekä vuonna 2006 myös VEG-korsissa (-0,20 g kg ka⁻¹ °C vrk⁻¹, $p < 0,01$). Vuonna 2007 ruokonadan VEG-korsien D-arvo nousi, mutta muutos ei ollut merkitsevä.

Toisen sadon D-arvon kehitys näyttäytyi kasvosafraktioittain tarkasteltuna varsin monimutkaisena molemmilla lajeilla. Kasvustossa oli komponentteja, joiden D-arvot sekä kohosivat että laskivat. Useimpien kasvosien kohdalla tilanne oli kuitenkin se, että rinnakkaisia näytteitä ei saatu kaikkina niittoaikoina, joten havaintojen määrä jäi pieneksi (usein vain yksi analyysinäyte) ja muutosten paikkansapitävyys epävarmoiksi. Timoteilla merkitseviksi muutoksiksi havaittiin ainoastaan timotein ELONG-korren sulavuus-

den kohoaminen vuonna 2006 ($0,14 \text{ g kg ka}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C vrk}^{-1}$, $p 0,04$) ja VEG-lehden D-arvon lasku vuonna 2007 ($-0,13 \text{ g kg ka}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C vrk}^{-1}$; $p < 0,01$). Ruokonadalla merkitseväksi D-arvon muutokseksi havaittiin ainoastaan VEG-korren D-arvon kohoaminen vuonna 2006 ($0,18 \text{ g kg ka}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C vrk}^{-1}$; $p < 0,001$).

2.4 Yhteenveto

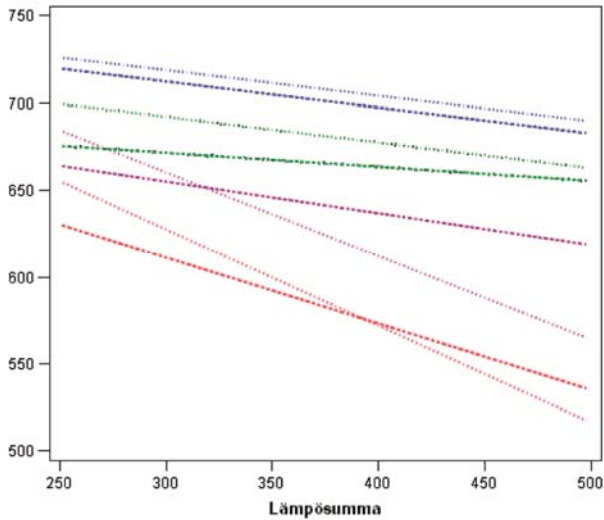
Timotei ja ruokonata poikkesivat sadon ominaisuuksiltaan ja kasvutavaltaan lähes kaikissa suhteissa (versotyypijakauma, vernalisaation vaikutus, kukinta, sadon morfologia sekä rehuarvo). Kasvilajeilla on selvä ero iNDF:ligniniin-suhteessa: ruokonadalla yksi gramma ligniniä sitoo selvästi enemmän NDF:ää sulamattomaan muotoon kuin timoteilla. Ensimmäisessä niitossa molemmat lajit tuottivat keskimäärin yhtä suuren sadon mutta toisessa niitossa ruokonadan nopea jälkikasvu tuli esille, etenkin kuivana vuonna 2006. Koska kokonaiskuiva-ainesadot olivat lähes samansuuruisia, on tämä vahva näyttö heinäkasvilajien joustavista sadontuottoprosesseista. Lajierot tulisi ottaa huomioon paremmin yleisiä ohjeita annettaessa.

Timotein pituuskasvunsa aloittaneiden mutta silti kasvupisteeltään vegetatiivisten, mutta aitokortta tuottavien ELONG-versojen suuri osuus on sinänsä merkittävä havainto: tutkimuksemme on ensimmäinen työ, jossa tämän versotyypin osuus ja rehuarvot on kvantitatiivisesti määritetty. Juuri ELONG-versotyyppi on suurin komponentti timotein toisessa sadossa. Niinpä tutkimuksemme osoittaa, että timoteilla versotyyppi oli oleellinen sadontuottokyvyn kannalta. Ruokonadan sato koostui lähes täysin VEG-versoista sekä ensimmäisessä että toisessa sadossa.

Timotein versotyypit erosivat selvästi toisistaan: GEN-versot olivat massaltaan painavimpia, niillä oli alhaisin lehtien ja kuolleen solukon osuus mutta korkein lehtien nettokasvunopeus sekä korkein eloonjäämisprosentti ensimmäisen niiton jälkeen. Toisaalta niiden D-arvo oli alhaisin ja iNDF-pitoisuus korkein. VEG-versot olivat pienimpiä, niillä oli korkein lehtien ja kuolleen solukon osuus, matalin lehtien nettokasvunopeus ja heikoin eloonjäämisprosentti ensimmäisen niiton jälkeen. VEG-versojen D-arvo oli korkein ja vastaavasti iNDF-pitoisuus matalin. ELONG-versot olivat ominaisuuksiltaan näiden välissä.

Timotei, 1. sato

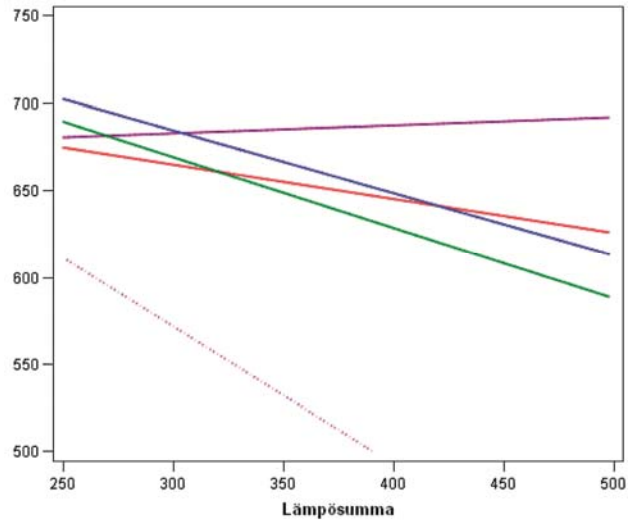
D-arvo



--- Korsi ELONG 2006 - - - Korsi ELONG 2007 ... Korsi GEN 2006
... Korsi GEN 2007 - - - Lehti ELONG 2006 - - - Lehti ELONG 2007
... Lehti GEN 2006 ... Lehti GEN 2007

Ruukonata, 1. sato

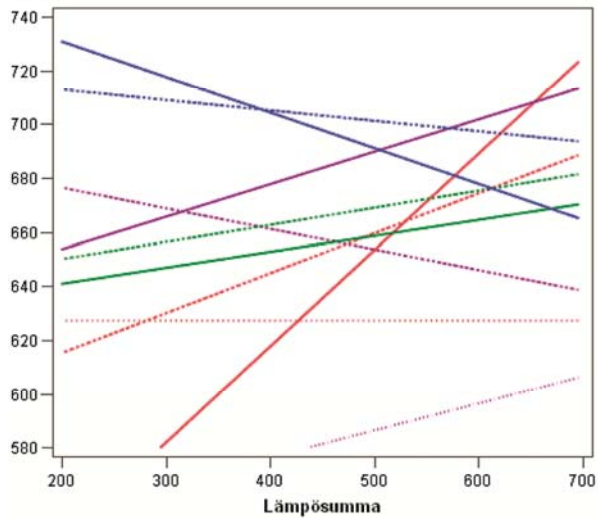
D-arvo



... Korsi GEN 2007 - - - Korsi VEG 2006
- - - Korsi VEG 2007 - - - Lehti VEG 2006
- - - Lehti VEG 2007

Timotei, 2. sato

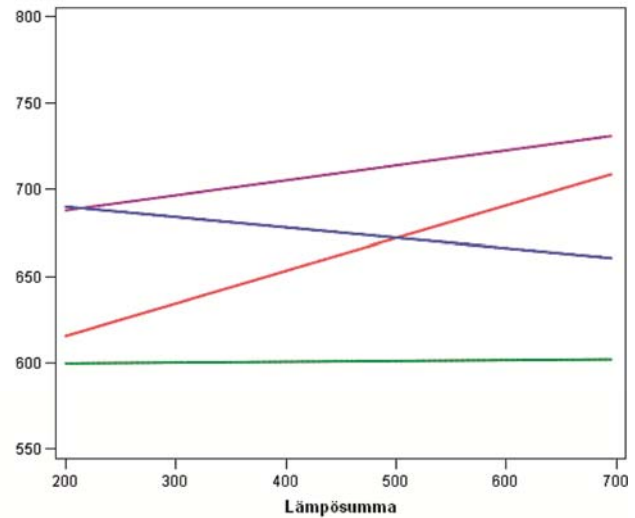
D-arvo



--- Korsi ELONG 2006 - - - Korsi ELONG 2007 ... Korsi GEN 2006
... Korsi GEN 2007 - - - Korsi VEG 2006 - - - Korsi VEG 2007
- - - Lehti ELONG 2006 - - - Lehti ELONG 2007 - - - Lehti VEG 2006
- - - Lehti VEG 2007

Ruukonata, 2. sato

D-arvo



- - - Korsi VEG 2006 - - - Korsi VEG 2007 - - - Lehti VEG 2006 - - - Lehti VEG 2007

Kuva 8. Korsien ja lehtien D-arvon kehitys kasvuun vaikuttaneen lämpösunnan funktiona.

2.5 Kirjallisuus

- Bélanger, G. 1996. Morphogenetic and structural characteristics of field-grown timothy cultivars differing in maturity. *Canadian Journal of Plant Science* 76: 277-282.
- Bélanger, G. 1998. Morphogenetic characteristics of timothy grown with varying N nutrition. *Canadian Journal of Plant Science* 78: 103-108.
- Bélanger, G. & McQueen, R.E. 1998. Analysis of the nutritive value of timothy grown with varying N nutrition. *Grass and Forage Science* 53: 109-119.
- Bélanger, G. & Richards, J.E. 1997. Growth analysis of timothy grown with varying N nutrition. *Canadian Journal of Plant Science* 77: 373-380.
- Bélanger, G., Tremblay, G.F. & Mongrain, D. 2008. Yield and nutritive value of the spring growth of an ageing timothy sward. *Canadian Journal of Plant Science* 88: 457-464.
- Bonesmo, H. & Bélanger, G. 2002. Timothy yield and nutritive value by the CATIMO model: I. Growth and nitrogen. *Agronomy Journal* 94: 337-345.
- Colvill, K.E. & Marshall, C. 1984. Tiller Dynamics and Assimilate Partitioning in *Lolium-Perenne* with Particular Reference to Flowering. *Annals of Applied Biology* 104: 543-557.
- Donaghy, D.J., Turner, L.R. & Adamczewski, K.A. 2008. Effect of defoliation management on water-soluble carbohydrate energy reserves, dry matter yields, and herbage quality of tall fescue. *Agronomy Journal* 100: 122-127.
- Emoto, T. & Ikeda, H. 2005. Appearance and development of tillers in herbage grass species 2. Timothy (*Phleum pratense* L.). *Grassland Science* 51: 45-54.
- Gustavsson, A.M. & Martinsson, K. 2004. Seasonal variation in biochemical composition of cell walls, digestibility, morphology, growth and phenology in timothy. *European Journal of Agronomy* 20: 293-312.
- Havstad, L., Aamlid, T., Heide, O.M., Junttila, O. 2004. Transfer of flower induction stimuli to non-exposed tillers in a selection of temperate grasses. *Acta Agriculturae Scandinavica Sect. B, Soil and Plant Science* 54:23-30.
- Jing, Q., Bélanger, G., Baron, V., Bonesmo, H., Virkajärvi, P., Young, D. 2012. Regrowth simulation of the perennial grass timothy. *Ecological Modelling* 232: 64-77.
- Kuoppala, K., Rinne, M., Nousiainen, J. & Huhtanen, P. 2008. The effect of cutting time of grass silage in primary growth and regrowth and the interactions between silage quality and concentrate level on milk production of dairy cows. *Livestock Science* 116: 171-182.
- Kärkönen, A., Laakso, T., Tapanila, T., Korhonen, P., Joki-Tokola, E., Virkajärvi, P., Isolahti, M., Saranpää, P. 2012. Lignin analyses in timothy (*Phleum pratense*) clones of different digestibility. *Proceedings of XVI International Silage Congress*. Hämeenlinna, Finland. (submitted) .
- Lafarge, M. 2006. Reproductive tillers in cut tall fescue swards: differences according to sward age and fertilizer nitrogen application, and relationships with the local dynamics of the sward. *Grass and Forage Science* 61: 182-191.
- Niemeläinen, O., Jauhiainen, L. & Miettinen, E. 2001. Yield profile of tall fescue (*Festuca arundinacea*) in comparison with meadow fescue (*F. pratensis*) in Finland. *Grass and Forage Science* 56: 249-258.

- Pelletier, S., Bélanger, G., Tremblay, G. F., Virkajärvi, P., Allard, G. 2008. Timothy mineral concentration and derived indices related to cattle metabolic disorders: A review. *Canadian journal of plant science* 88, 6: 1043-1055.
- Pulli, S. 1980a. Growth factors and management technique used in relation to the developmental rhythm and yield formation pattern of a pure grass stand. *Journal of the Scientific Agricultural Society of Finland* 52: 281-330.
- Pulli, S. 1980b. Growth factors and management technique used in relation to the developmental rhythm and yield formation pattern of a forage stand. *Journal of the Scientific Agricultural Society of Finland* 52: 185-214.
- Rinne, M., Nykanen, A. 2000. Timing of primary growth harvest affects the yield and nutritive value of timothy-red clover mixtures. *Agricultu. Food Sci. Finland* 9, 121-134.
- Romera, A.J., McCall, D.G., Lee, J.M. & Agnusdei, M.G. 2009. Improving the McCall herbage growth model. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 52: 477-494.
- Saarela, I., Huhta, H., Salo, Y., Sippola, J., Vuorinen, M. 1998. Kaliumlannoituksen porraskokeet 1977-1994. Maatalouden tutkimuskeskuksen julkaisuja. Sarja A 42: 41 p
- Simon, U., and B.H. Park. 1981. A descriptive scheme for stages of development in perennial forage grasses. s. 416–418. Teoksessa: J.A. Smith and V.W. Hays (Toim.) *Proceedings of the 14th International Grassland Congress*. Lexington, Kentucky, USA. Liitteet.
- Tauriainen, S. 2001. Dietary cation-anion balance and calcium and magnesium intake of the dry cow. University of Helsinki, Department of Animal Science, Publication 57 (Academic dissertation) Helsinki 54 p.
- Terry, R.A. & Tilley, J.M.A. 1964. The digestibility of the leaves and stems of perennial ryegrass, cocksfoot, timothy, tall fescue, Lucerne and sainfoin, as measured by an in vitro procedure. *Grass and Forage Science* 19:363-372.
- Woodward, S.J.R. 1998. Quantifying different causes of leaf and tiller death in grazed perennial ryegrass swards. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 41: 149-159.
- Zarrouh, K.M., Nelson, C.J. & Coutts, J.H. 1983. Relationship between Tillering and Forage Yield of Tall Fescue .1. Yield. *Crop Science* 23: 333-337.
- Virkajärvi, P., Isolahti, M., Hyrkäs, M., Sihto, U., Rätty, M., Kauppila, R. 2012. Maan reservikalium ja nurmien kaliumlannoitus. In: Toim. Nina Schulman ja Heini Kauppinen. *Maataloustieteen Päivät 2012, 10.-11.1.2012 Viikki, Helsinki : esitelmät, posterit*. Suomen maataloustieteellisen seuran tiedote 28: 7 p.

3 Versotyypin vaikutus timotein ja ruokonadan lehtien kasvuun ja kehitykseen

Maarit Hyrkäs¹⁾, Perttu Virkajärvi¹⁾ ja Kirsi Pakarinen¹⁾

¹⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Halolantie 31 A, 71750 Maaninka, etunimi.sukunimi@mtt.fi

3.1 Johdanto

Nurmikasvuston massan ja ruokinnallisen arvon muutokset johtuvat yksittäisten versoyksilöiden ominaisuuksista ja kehityksestä kasvustossa. Tässä luvussa esitellään tuloksia, joita varten havainnoitiin yksittäisten timotei- ja ruokonataversojen kasvua ja kehitystä ensimmäisen ja toisen niiton välisenä aikana. Tämä tehtiin merkitsemällä koeruuduille eri versotyyppejä edustavia versoja juuri ennen ensimmäisen sadon korjuuta. Tavoitteena oli selvittää, miten kasvilajit ja niiden versotyypit poikkeavat toisistaan kasvurytmiltään ja muilta ominaisuuksiltaan.

3.2 Aineisto ja menetelmät

3.2.1 Havainnot ja mittaukset

Vuosina 2006–2008 versoja merkittiin edellisessä luvussa kuvatun kenttäkokeen ylimääräruuduille, joille annettiin myös vuonna 2008 samanlainen lannoitus kuin aiempina vuosina. Syksyllä 2008 perustettiin uudet koeruudut samoilla lajikkeilla ilman suojaviljaa. Nurmivuonna 2009 nämä ruudut saivat ensimmäiselle sadolle 90 kg ha⁻¹ N, 13,5 kg ha⁻¹ P ja 22,5 kg ha⁻¹ K sekä toiselle sadolle 100 kg ha⁻¹ N. Vuonna 2009 versoja merkittiin näille ruuduille. Jokaisen versotyypin (VEG, ELONG, GEN) pääversoja merkittiin sekä timoteiltä että ruokonadalta 9–12 kpl juuri ennen ensimmäisen sadon niittoa. Merkintä tehtiin käyttämällä värikkäitä rautalankalengkejä versojen tyvellä sekä merkkitikkuja versojen läheisyydessä. Ruokonataruuduille merkittiin käytännössä vain VEG- ja GEN-versoja, sillä ELONG-versojen löytäminen oli harvinaista. Vuonna 2006 ELONG-versoja ei merkitty kummallekaan kasvilajille, koska niiden tunnistaminen kasvustosta ei ollut vielä harjaantunutta eikä versotyypin merkityksestä vielä ollut riittävästi näyttöä. Merkityt versot leikattiin poikki 7 cm korkeudelta ja tämän jälkeen ruudut niitettiin 7 cm:n sänkeen.

Etenkin ruokonadalla merkityt VEG-pääversot, joiden kasvupiste sijaitsi niittokorkeutta alempana, jatkoivat yleensä kasvuaan myös toisessa sadossa. Mikäli jo ensimmäisessä sadossa kasvanut merkitty verso ei jatkanut kasvuaan, mutta sen sivusilmusta kehittyi uusi tytärverso, valittiin tämä havainnoitavaksi versoksi. Tästä johtuen tässä aineistossa käytetään havainnoituista versoista käsitteitä *emoverso* (ensimmäisen sadon verso) ja *tytärsivuverso* (toisen sadon verso) sekä joissakin tapauksissa *sivuverso*, jolla tarkoitetaan ensin havaitun tytärversion ohelle kehittynyttä toista tytärversoa. Osa merkityistä versoista ei jatkanut kasvuaan ollenkaan toisessa sadossa. Lisäksi osa versoista kuoli kesken havaintojakson epäluonnollisella tavalla, jolloin niitä ei otettu mukaan tarkasteluun. Taulukossa 1 esitetään, kuinka monen verson havainnoista käytetty aineisto koostuu.



Kuva: Kirsi Pakarinen/MTT

Versoja käytiin havainnoimassa noin kerran viikossa toisen sadon kehityksen ajan. Kunkin verson lehdet yksilöitiin merkitsemällä aluksi nuorin täysin kehittynyt lehti myrkyttömällä tussilla. Uusi lehti merkittiin, kun edellinen merkkilehti alkoi kuolla. Havainnointikerroilla merkittiin ylös verson kunkin lehden kehitysaste ja saatiin selville versojen elävien ja kuolleiden lehtien lukumäärät. Lisäksi voitiin laskea verson samaan aikaan elossa olevien lehtien maksimimäärä sekä astepäivien ($^{\circ}\text{C}$ vrk) määrä, joka keskimäärin tarvittiin yhden uuden lehden syntymiseen (fyllokroni). Koska myös verson jokaisen lehden kokonaispituudet mitattiin ja määritettiin kuolleen solukon pituudet tai osuudet, päästiin näiden mittojen avulla tutkimaan elävän lehtisolukon määrää (TLLL, *tiller living leaf length*, mm) ja lehtien nettokasvunopeutta (TLERnet, *tiller leaf elongation rate*, mm vrk⁻¹). TLLL laskettiin summaamalla verson kaikkien lehtien elävän solukon pituudet yhteen kullakin ajanhetkellä. Nettokasvunopeus eli TLERnet saatiin vähentämällä tästä summasta edellisen havaintokerran summa ja jakamalla havainnointikertojen välisellä ajalla. TLERnet ilmaisee elävän lehtisolukon pituuden muutosta, ja voi siten olla myös negatiivinen. Kun verso on kokonaan kuollut, sekä TLLL että TLERnet ovat nollia.

Versotyypin välisiä eroja tutkittiin kahdesta eri näkökulmasta. Alkuperäisen merkitsemistavan ja pitkän havainnointiajan ansiosta toiseen satoon kehittyneet versot voitiin jakaa versotyypiluokkiin joko ensimmäisen sadon emoversojen versotyypin tai havainnoitavien toisen sadon tytärversojen viimeisen havaintokerran tyyppin mukaan. Näillä kahdella tarkastelutavalla on seuraavat keskeiset erot: 1) emoverso-tarkastelulla voidaan hahmottaa sitä, kuinka ensimmäisen sadon verson kehitysaste (mm. kärkikasvupisteen sijainti ja verson koko) vaikuttaa verson jälkikasvukykyyn; 2) tytärverso-tarkastelulla hahmotetaan se, millaisia vaikutuksia tietyksi versotyypiksi kehittymisellä toisessa sadossa on verson ja sen solukoiden elinvoimaisuuteen ja kilpailukykyyn kasvustossa.

Ajan mittana käytettiin sekä luonnollisia vuorokausia että astepäiviä eli kasvuun vaikuttanutta tehoisaa lämpösummaa ($^{\circ}\text{C}$ vrk; vuorokausien keskilämpötilojen summa, jossa keskilämpötiloista on vähennetty 5 astetta). Koska tarkastelussa oli toisen sadon kasvuston kehitys, joka alkoi ensimmäisen sadon niittöpäivästä, asetettiin ensimmäisen sadon niittöpäivän kasvuun vaikuttaneeksi lämpösummaksi 0°C vrk.

Taulukko 1. Analysoinnissa käytettyjen versojen lukumäärät. Timoteilla emoverson mukaan luokitellussa aineistossa ei voitu käyttää kaikkia versoja, sillä versojen merkintää ei tehty samalla tavalla joka vuosi.

Versotyyppi- luokitus		Timotei				Ruokonata			
		VEG	ELONG	GEN	Yht.	VEG	ELONG	GEN	Yht.
Emoverson kehitysasteen mukaan	2006	8	0	0	8	11	0	0	11
	2007	2	4	7	13	9	0	1	10
	2008	3	4	5	12	11	0	4	15
	2009	1	11	11	23	12	2	4	18
	Yht.	14	19	23	56	43	2	9	54
Tytärverson kehitysasteen mukaan	2006	11	10	0	21	11	0	0	11
	2007	9	2	2	13	10	0	0	10
	2008	10	2	0	12	15	0	0	15
	2009	23	9	2	34	17	1	0	18
	Yht.	53	23	4	80	53	1	0	54

3.2.2 Tilastollinen käsittely

Elävien lehtien maksimimäärien ja fyllokronien laskemiseen käytettiin SAS:n Mixed-proseduuria. Koska aineisto ei ollut tasapainoinen (ks. Taulukko 1), aineisto analysoitiin kahdella eri mallilla. Kasvilajien välistä eroa analysoitiin mallilla, jossa kiinteinä vaikutuksina olivat vuosi ja kasvilaji sekä näiden yhdysvaikutus. Timotein versotyypin välistä eroa tutkittaessa käytettiin vastaavanlaista mallia, jossa kasvilaji korvattiin versotyypillä.

Nettokasvunopeuden ja elävän lehtisolukon yhteispituuden analysointiin ja kuvien piirtämiseen käytettiin R-ohjelmistoa (www.R-project.org). Muuttujia kuvattiin parametrittömästi lokaalin regression (*loess*, *locally weighted scatterplot smoothing*), avulla (Cleveland 1979, Cleveland & Devlin 1988). Jokaisen versotyypin hajontakuviin sovitettiin loess-tasoituskäyrä. Käyrä muodostuu pisteistä (x_i, \hat{y}_i) , jotka

saadaan sovittamalla regressiosuora jokaisen pisteen x_i , $i = 1, \dots, n$ naapurustossa, ja valitsemalla \hat{y}_i :n arvoksi sovitetun suoran arvo pisteessä x_i . Suorat sovitettiin painotetun pienimmän neliösumman menetelmällä siten, että lähimpänä sijaitsevia pisteitä painotettiin eniten. Pisteinä x_i käytettiin lämpösumma-asteita yhden asteen välein. Naapuruston suuruutta sääteleväksi tasoitusparametriksi valittiin $f = 0,5$, joka tarkoittaa puolta havaintopisteistä. Poikkeavien havaintojen vaikutuksen vähentämiseksi käytettiin lokaalin regression robustia versiota.

Elävän lehtisolukon pituuksien tasoituskäyristä tarkasteltiin käyrän maksimia ja sitä vastaavaa lämpösummaa eli maksimikohtaa. Nettokasvunopeuden tapauksessa tarkasteltiin lisäksi nollakohtaa, joka kuvaa hetkeä, jolloin kuolemisnopeus ylittää kasvunopeuden. Hajonta selvitettiin *bootstrapin* ja luottamusvälien avulla. Bootstrap perustuu uusien otosjoukkojen muodostamiseen alkuperäisestä satunnaisen ja palauttavan otannan avulla (Efron & Tibshirani 1993). Nyt muodostettiin 1000 uutta versojen joukkoa, joissa joidenkin versojen havaintopisteet saattoivat esiintyä useamman kerran ja toiset puuttua kokonaan. Näihin joukkoihin sovitettiin loess-käyrät, jolloin saatiin 1000 maksimia, maksimikohtaa ja nollakohtaa. Nämä järjestettiin suuruusjärjestykseen.

Luottamusvälien laskemiseen käytettiin kahta parametritonta menetelmää. *Prosenttipistemennetelmällä* 95 %:n luottamusvälit saatiin valitsemalla 25:s ja 975:s arvo suuruusjärjestyksessä olevista maksimeista, maksimikohdista ja nollakohdista. *BC_a-menetelmässä* määritettiin kahden korjauskertoimen avulla, monnnetko arvot poimitaan (Efron & Tibshirani 1993, s.184–188). Jos korjauskertoimet ovat nolliä, saadaan täsmälleen sama luottamusväli kuin prosenttipistemennetelmällä. Taulukoissa esitetään BC_a-menetelmällä lasketut luottamusvälit aina, kun niiden laskeminen oli mahdollista.

Versotyypin välisten erojen selvittämiseksi laskettiin maksimien, maksimikohtien ja nollakohtien väliset erotukset ELONG-VEG, GEN-ELONG ja GEN-VEG jokaiselle bootstrap-otokselle. Näin saaduille 1000 erotuksen joukoille laskettiin luottamusvälit prosenttipistemennetelmällä. Jos nolla ei kuulunut välille, pääteltiin että versotyypin välillä on tilastollisesti merkitsevä ero maksimin, sitä vastaavan lämpösumman tai nollakohdan ajoittumisessa. Laskennassa ja kuvien piirtämisessä käytetty R-koodi esitellään tarkemmin tätä aihetta käsittelevässä *pro gradu*-työssä (Hyrkäs 2010).

3.3 Tulokset ja tulosten tarkastelu

3.3.1 Kasvun jatkaminen ja emo- ja tytärversojen versotyypit

Kaikki merkityt versot eivät jatkaneet kasvuaan itse tai tytärversojen kautta toisessa sadossa. Yksi timotein ja ruokonadan välinen selkeä ero oli se, että osa ruokonadan ensimmäisen sadon versoista (eli emoversoista) jatkoivat itse kasvuaan myös toisessa sadossa eikä sivusilmuista syntyvien tytärversojen muodostus ollut voimakasta, kun taas timotein jälkikasvu oli havaintojen perusteella poikkeuksetta peräisin sivusilmuista muodostuneista tytärversoista. On huomattava, että niittohetkellä kasvustossa on myös GEN- ja ELONG-emoversojen tytärversoja, jotka ovat vegetatiivisessa kasvuvaiheessa. Kokeen aikana tehtiin havainnot, että nämä versot saattoivat jatkaa kasvuaan niiton jälkeen, vaikka merkityt VEG-emoversot eivät näin tehneetkään.

Toiseksi lajit erosivat toisistaan siinä, mitkä emoversotyypit tuottivat versoja toiseen satoon. Erityisen vähäistä kasvu toisessa sadossa oli ruokonadan GEN-emoversoilla, kun taas timotein GEN-emoversoista lähes kaikki jatkoivat kasvuaan tytärversojen kautta toisessa sadossa (Taulukko 2). VEG-emoversojen kohdalla tilanne oli päinvastainen: ruokonadan ensimmäiseen satoon kehittyneet VEG-emoversot jatkoivat itse kasvuaan lähes aina, mutta timoteilla tytärversojen kautta kasvua jatkaneiden VEG-versojen osuus oli alle puolet. Ruokonadan toisessa sadossa esiintyi käytännössä vain VEG-versotyyppiä, kun taas timoteilla myös ELONG-tytärversotyypin osuus oli merkittävä. Timotein toisessa sadossa esiintyi myös GEN-tytärversotyyppiä, joita pystyivät tuottamaan vain GEN-emoversot.

Taulukko 2. Emoversojen ja niiden jälkeläisten selviytyminen sekä emo- ja tytärversojen versotyypit vuosina 2006–2009. Tytärversojen versotyypit ovat viimeiseltä havainnointikerralta, jolloin verso oli elossa. Jos verso kuoli epäluonnollisesti kesken havaintojakson, sen toisen sadon versotyyppiä ei ole esitetty.

	Emoverson versotyyppi 1. sadossa	Merkittyjen versojen lkm	Kasvua jatka- neet*	Versotyyppi 2. sadossa		
				VEG	ELONG	GEN
Timotei	VEG	35	43 %	26 %	14 %	0 %
	ELONG	32	66 %	50 %	6 %	0 %
	GEN	32	94 %	47 %	16 %	6 %
Ruokonata	VEG	48	90 %	90 %	0 %	0 %
	ELONG	3	67 %	33 %	33 % **	0 %
	GEN	47	19 %	19 %	0 %	0 %

* Emoverso jatkoi itse kasvuaan tai tuotti tytärverson.

** Emoverso jatkoi kasvuaan, siksi myös toisessa sadossa ELONG.

Tulos on erittäin merkittävä juuri Suomen ja laajemmin pohjoisten leveysasteiden timotei- ja säilörehuvaltaista nurmituotantoa ajatellen: tähän asti arvio niiton vaikutuksista timotein versojen elämään on noudatellut yleistä nurmiteoriaa, jonka mukaan ensimmäisen sadon vegetatiiviset versot ovat niiton tapahtuessa paremmassa kilpailuasemassa säilyttäessään kärkikasvupisteensä vahingoittumattomana ja voidessaan siten jatkaa kasvuaan suoraan ilman tarvetta tuottaa uutta versoa sivusilmuista (esim. Davies 1988, Moser & Jennings 2007, Virkajärvi 2004). Ruokonadalla teoria pitää paikkansa: ensimmäiseen satoon kehittyneet VEG-versot pystyvät kasvamaan suoraan niiton jälkeen (90 % versoista; ks. myös kuva 3 luvussa 2: lehtialan kehitys niiton jälkeen). Sen sijaan timotein ensimmäisen sadon VEG-versojen heikko jälkikasvukyky on uusi havainto ja näyttää, ettei niiden osuuden lisääminen esimerkiksi jalostuksen keinoin ole kannattavaa silloin, kun kasvuston annetaan ennen niittoa kehittyä säilörehuasteelle ja LAI on korkea (esim. > 5–6 kuten tässä aineistossa). Sen sijaan vegetatiivisten versojen rooli on tärkeä silloin, kun LAI on niittohetkellä matala (< 2–3), esimerkiksi toistuvasti laidunnettavissa nurmissa (Virkajärvi ym. 2003).

Se, että timoteilla vain GEN-emoversojen tytärversot pystyivät kehittymään toisessa sadossa GEN-asteelle voi johtua useammasta seikasta: 1) kukinnan induktion siirtymisestä pääversosta tytärversoon (Havstad ym. 2004), 2) isojen versojen tytärversojen kasvuunlähtöedellytykset ovat paremmat kuin pienten versojen (Sugiyama 1995), 3) versojen genotyypit poikkeavat kasvuston sisällä, koska nurmikasveilla lajike on kasvipopulaatio eikä perimältään yhtenäinen (Erkkilä ym. 2010), tai 4) GEN-versoilla on ollut parempi mikrohabitaatti (Lafarge 2006). Näistä hypoteeseista neljäs vaihtoehto tuntuu hyvin lannoitetuilla, suhteellisen tiheillä viljellyillä nurmilla epäuskottavalta. Joka tapauksessa myös Lafargen (2006) tutkimuksissa näkyi selvä vuosien välinen positiivinen korrelaatio generatiivisten ruokonadan versojen spatiaalisessa vaihtelussa. Joka tapauksessa kolmen ensiksi mainitun seikan vaikutukset ovat luultavasti todennäköisimmät. Näistä ensimmäisen tutkiminen kuitenkin vaatisi käytännössä kasviyksilöiden tuhoamisen näytteenottoa varten jossain vaiheessa toisen sadon kasvun aikana, joten induktion siirtymisen todentaminen voisi olla vaikeaa. Sen sijaan ensimmäiseen satoon kehittyneiden versojen kasvuunlähtöedellytyksien selvittäminen olisi mahdollista, esimerkiksi jatkamalla tutkimusta eri versotyyppien varastohiilihydraattien ja vegetatiivisten varastoproteiinien määrien selvityksellä (esim. Virkajärvi 2004).

Pelto-oloissa viljellyltä timoteilta saatuja vastaavia tuloksia on ollut vaikea löytää, mikä viittaa siihen, että tässä esitellyt tulokset emoverson vaikutuksesta toisen sadon kasvuun ovat ensimmäisiä lajissaan.

3.3.2 Elävien lehtien maksimimäärä ja fyllokroni

Lehtien ilmestymisnopeutta ja maksimimääriä haluttiin tarkastella versotyypeittäin. Ruokonadan toinen sato koostui pelkistä VEG-versoista, joten versotyyppitarkastelu voitiin tehdä vain timoteilla. Toisen sadon ehtien ilmestymiseen ja lukumäärään liittyvien parametrien voidaan ajatella olevan seurausta joko ensimmäisen sadon versotyyppistä (emoversosta) tai toisen sadon kehityksen aikana vallitsevista kasvu- ja kilpailuolosuhteista, joten versotyyppien välinen tarkastelu oli syytä tehdä molemmista näkökulmista.

Elävien lehtien maksimimäärä

Kasvilajien ja versotyyppeiden välillä havaittiin selkeitä eroja siinä, miten monta lehteä ne tuottavat elinajanaan ja kuinka moni niistä on yhtä aikaa elossa toisen sadon kehittyessä. Timotein toisen sadon versoissa oli maksimissaan keskimäärin 4,3 elävää lehteä kerrallaan, kun taas ruokonadalla vain 3,1 (Taulukko 3). Elävien lehtien maksimimäärä myös vaihteli vuosien välillä, mutta esimerkiksi nurmen ikääntyessä niiden määrän havaittiin vähenevän lineaarisesti vain timoteilla (noin -0,45 elävää lehteä v^{-1} , r^2 0,87).

Tytärversojen (eli verson lopputilan) mukaan luokiteltuna timotein VEG-tytärversoilla oli vähiten eläviä lehtiä kerrallaan (Taulukko 4). Koska ruokonatakasvusto koostui käytännössä pelkistä VEG-versoista, voitiin lajien VEG-versotyyppejä vertailla keskenään. Timotein ja ruokonadan VEG-versot vaikuttivat ylläpitävän suurin piirtein yhtä montaa elävää lehteä toisessa sadossa. Hieman yllättävästi timotein GEN-tytärversoilla eläviä lehtiä oli eniten, ELONG-tytärversotyyppi jäi VEG- ja GEN-tytärversojen väliin. Koska tiedetään, että ELONG-versojen kasvupiste pysyy vegetatiivisessa, lehtiä tuottavassa tilassa koko ajan, olisi voinut olettaa niiden pystyvän tuottamaan ja pitämään elossa suuremman määrän lehtiä yhtäaikaaisesti kuin GEN-versojen, joiden kasvupiste voi tuottaa vain rajallisen määrän uusia lehtiä erilaistuttuaan kukinnan tuottavaksi.

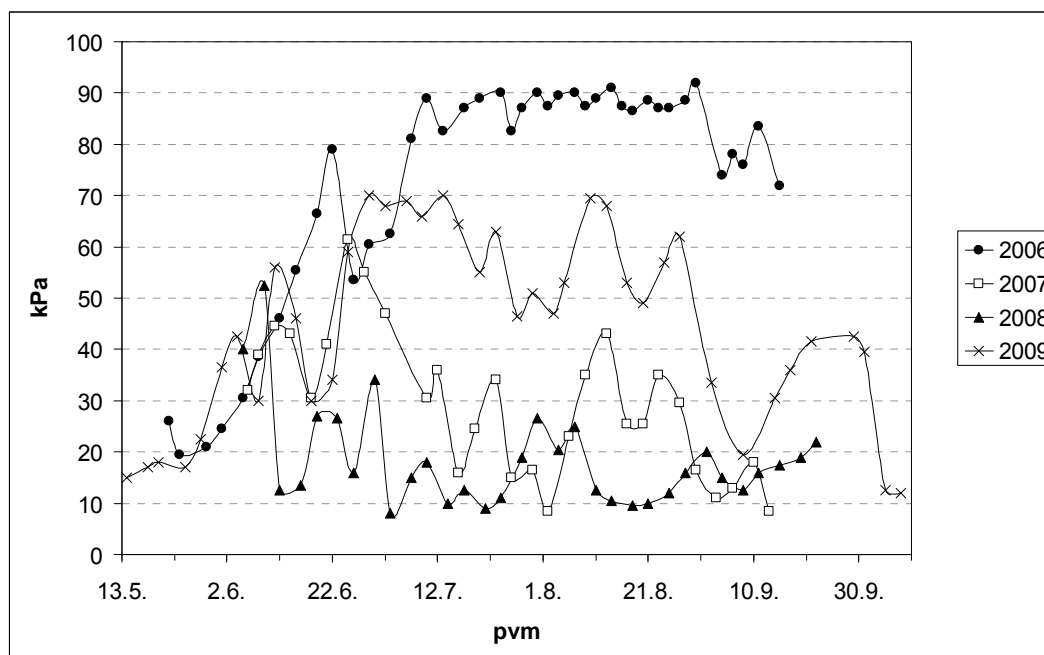
Virkajärven & Järvenrannan (2001) mukaan timotein syysniitossa elävien lehtien lukumäärä oli 5,8 eli melko lähellä tässä tutkimuksessa havaittua (ELONG-versoilla 5,3). Ruokonadan lehtiluku (3,1) näyttäisi jäävän pienemmäksi kuin nurminadan (4,2; lajike Kalevi; Virkajärvi & Järvenranta 2001), vaikka tulosten vertaaminen yli kokeiden onkin epävarmaa. Donaghy ym. (2008) ovat raportoineet ruokonadan voivan tuottaa jälkikasvussa viisikin lehteä, mutta tulokset ovat kasvihuonekokeesta eikä lehtien kuihtumis- tai kuolemisastetta ollut ilmeisesti määritetty. Englanninraiheinän jälkikasvussa on todettu keskimäärin kolme yhtäaikaaisesti elävää lehteä (mm. Romera ym. 2009).

Tytärversion versotyypin mukaan luokiteltuna timotein elävien lehtien maksimilukumäärä pysyi hyvin tasaisena eri vuosien välillä. Koska koko timotein koko havaintoaineistossa huomattiin elävien lehtilukumäärän hienoinen väheneminen nurmen ikääntyessä, viittaa tämä siihen, että lehtiä joko kuolee vanhoissa timoteinurmista enemmän tai aitokorrellisten, enemmän lehtiä tuottavien versojen osuus laskee toisessa sadossa vanhoissa nurmissa. Tässä tutkimuksessa saatujen tulosten perusteella kuolleiden lehtien lukumäärä ja siten myös kaikkien lehtien maksimimäärä näyttäisi ennemminkin laskevan ikääntyvissä nurmissa (tuloksia ei esitetty), mutta kuolleiden lehtien havainnointikirjauksiin sisältyy epävarmuuksia. Sen sijaan korrellisten versojen suhteellisen osuuden lasku on nähtävissä tytärversion versotyypin mukaan luokitellussa yhteenvedossa (Taulukko 1, korrellisten osuuden muutos tytärversoaineistossa -11 % v^{-1} r^2 0,75).

Fyllokronit

Timotein ja ruokonadan fyllokronissa havaittiin selkeät erot vuosien ja lajien välillä (Taulukko 3). Ruokonadan fyllokroni oli huomattavasti pidempi kuin timoteilla, eli uusia lehtiä syntyi hitaammin. Toisen sadon fyllokroni oli molemmilla lajeilla selvästi suurempi ensimmäisenä nurmivuonna 2006 kuin seuraavina vuosina 2007–2008. Koska vuoden 2009 havainnot olivat jälleen ensimmäisen vuoden nurmesta eikä vuoden 2006 tyyppisiä suuria fyllokroniarvoja enää havaittu, ovat v. 2006 pitkät fyllokronit todennäköisesti seurausta ensimmäisen sadon niiton jälkeen koetusta pitkittyneestä kuivasta jaksosta (ks. Kuva 1) eivätkä nurmen nuoresta iästä.

Tytärversojen (eli verson lopputilan) mukaan luokiteltuna timotein VEG-tytärversoilla oli pisin fyllokroni (Taulukko 4). Hieman yllättävästi timotein GEN-tytärversoilla lehtiä syntyi nopeimmassa tahdissa. VEG- ja ELONG-tytärversojen fyllokronien vuosien väliset erot viittaavat myös siihen, että lehtien ilmestymisen saattaisi nopeutua ikääntyvien timoteinurmien toisessa sadossa (-13 °C vrk^{-1} , r^2 0,52), mutta havaintojen vähäisyyden takia päätelmä on epävarma. Emoversojen versotyypin mukaan jaoteltuna tilanne ei ole yhtä selkeä: timotein GEN-emoversojen tytärversoilla oli eniten eläviä lehtiä, mutta fyllokronissa ei ollut merkitsevää eroa.



Kuva 1. Maan kosteuskäyrät koalueelta 20 cm syvyydestä. Vuosi 2006 oli koevuosista kuivin.

Fyllokronien keskiarvoja tulkitessa on syytä ottaa huomioon se, että yleensä ensimmäisten lehtien välinen fyllokroni on aina pienempi kuin sitä seuraavien (Skinner & Nelson 1995, Duru & Ducrocq 2000). Osa tästä on havainnointiepätarkkuuden aiheuttamaa: koska uusi lehti havaitaan vasta sen ilmestyttyä aiemmin ilmestyneiden lehtien sisältä ja lehtilukumäärän kasvaessa myös lehtituppien pituus kasvaa, näyttää uuden ilmestyvän lehden kasvu lehtitupen läpi vievän enemmän aikaa (Skinner & Nelson 1995). Tässä julkaisussa fyllokronit on laskettu käyttäen 5 °C kynnsarvoa, joka on Suomessa vallitseva tapa. Jotta tuloksia voidaan verrata kansainväliseen kirjallisuuteen, on ne laskettava käyttäen 0 °C kynnsarvoa. Näin saadaan timotein keskimääräiseksi fyllokronin pituudeksi 134 °C vrk ja ruokonadan fyllokronin pituudeksi 334 °C vrk. Timotein osalta kirjallisuus näyttää melko yhtenevältä saatujen tulosten kanssa, sillä fyllokronin pituuden on raportoitu olevan Suomessa syyskasvussa 103 °C vrk (lajike Tarmo; Virkajärvi & Järvenranta 2001) ja Kanadassa kevätkasvussa 82–131 °C vrk (lajike Farol; Bélanger 1996).

Tässä kokeessa havaittu ruokonadan fyllokroni oli huomattavasti suurempi kuin kasvihuoneessa kasvatetun ruokonadan fyllokroni (0 °C:n raja-arvoa käytettäessä alle 200 °C vrk) esimerkiksi Donaghyn ym. (2008) mukaan, tai kuin Durun ja Ducrocqin (2000) koiranheinällä tai Virkajärven ja Järvenrannan (2001) nurminadalla havaitsemat. Valitettavasti suoraa nurminadan ja ruokonadan tai ruokonadan ja koiranheinän vertailua ei liene tehty. Aikaisemmin Suomessa määritetty nurminadan fyllokroni oli 185 °C vrk (lajike Kalevi, syyskasvu; Virkajärvi & Järvenranta 2001). Pelto-olosuhteissa Uudessa-Seelannissa englanninraiheinän fyllokronit ovat olleet samaa tasoa (169 °C vrk; Romera ym. 2009). Koiranheinän osalta hajonta on kovin suuri: Durun ja Ducrocqin (2000) Ranskassa suoritetun tutkimuksen mukaan koiranheinän fyllokroni vaihteli jälkikasvussa välillä 71–301 °C vrk, kun sillä huomioitiin viisi ilmestynyttä lehteä. Kolmen ensimmäisen jälkikasvussa ilmestyneen lehden fyllokronit olivat Durun ja Ducrocqin tutkimuksessa välillä 71–152 °C ja fyllokronien pituus kasvoi koiranheinällä merkittävästi nimenomaan neljännen ja viidennen lehden kohdalla.

Tässä kokeessa typpilannoitusvajeen ei voi epäillä vaikuttaneen fyllokronituloksiin, sillä toisen sadon saamat typpilannoitusmäärät ovat olleet kasvun kannalta riittäviä. Varsinaisia typpilannoituksen raja-arvoja ei ole fyllokronin suhteen tietävästi määritetty ainakaan ruokonadalle (Bartholomew & Williams 2006). Sen sijaan erityisesti kesän 2006 ja mahdollisesti myös kesän 2009 kuivuus on pidentänyt fyllokronia. Bartholomew ja Williams (2006) ovat havainneet fyllokronien pidentyneen kuivuusstressissä enemmän ruokonadalla kuin italianraiheinällä, mutta palautuneen tai jopa lyhentyneen stressin hellitettyä.

Koska sekä timotein elävien lehtien maksimimäärät että erityisesti fyllokronit näyttävät riippuvan enemmän itse toisen sadon versotyypistä kuin ensimmäisen sadon emoversotyypistä, voidaan ajatella, että toisen sadon kehitysjakson olosuhteet vaikuttavat verson lehtien kehitykseen enemmän kuin emoverson antamat kasvuunlähtöedellytykset. Tämä vaikuttaa loogiselta: esimerkiksi varjostus vaikuttaa pienten

VEG-versojen kehitykseen ja aitokorrellisiksi kehittyvät versot pystyvät hyödyntämään lehtientuottokapasiteettinsa täydellisemmin.

Taulukko 3. Timotein ja ruokonadan samaan aikaan elossa olevien lehtien maksimilukumäärä ja fyllokronin pituus. Fyllokroni = verson elinaikana (tai lippulehden kehittymiseen mennessä) kertynyt lämpösumma / verson tuottamien lehtien lkm.

		Elävien lehtien maksimilkm	Fyllokroni (°C vrk)	n
Timotei	2006	4,5	121	21
	2007	4,2	91	13
	2008	3,8	81	12
	2009	4,9	92	34
	ka	4,3	96	
Ruokonata	2006	2,7	388	11
	2007	3,4	167	10
	2008	2,7	177	15
	2009	3,7	198	16
	ka	3,1	233	
SEM		4,9	13,5	
P-arvot	Vuosi	0,013	<0,001	
	Kasvi	<0,001	<0,001	
	Vuosi*Kasvi	0,61	<0,001	

Taulukko 4. Timotein versotyypin samaan aikaan elossa olevien lehtien maksimilukumäärä ja fyllokronin pituus. Fyllokroni=verson elinaikana (tai lippulehden kehittymiseen mennessä) kertynyt lämpösumma/verson tuottamien lehtien lkm.

Timotei		Luokitus tytärverson mukaan			Luokitus emoverson mukaan		
		Elävien lehtien maksimilkm	Fyllokroni (°C vrk)	n	Elävien lehtien maksimilkm	Fyllokroni (°C vrk)	n
VEG	2006	3,6	136	11	4,8	119	8
	2007	3,3	102	9	3,0	105	2
	2008	3,5	85	10	3,7	89	3
	2009	4,3	97	23	4,0	125	1
	ka	3,7	105		3,9	109	
ELONG	2006	5,4	104	10	-	-	0
	2007	5,0	79	2	3,5	94	4
	2008	5,0	63	2	2,8	83	4
	2009	5,9	88	9	4,1	90	11
	ka	5,3	84		3,4	89	
GEN	2006	-	-	0	-	-	0
	2007	7,5	51	2	5,0	85	7
	2008	-	-	0	4,6	75	5
	2009	7,5	59	2	4,6	95	11
	ka	7,5	55		4,7	85	
SEM		0,84	19,9		4,6	24	
P-arvot	Vuosi	0,51	0,001		0,16	0,13	
	Versotyyppi	<0,001	0,002		0,006	0,22	
	Vuosi*Versotyyppi	0,96	0,71		0,50	0,84	

3.3.3 Lehtien nettokasvunopeus

Lehtien nettokasvunopeus (TLERnet) kuvaa yksittäisen verson yhteyttämiskoneistona toimivan elävän lehtisolukon pituuden muutosta. Useissa raportoiduissa tutkimuksissa on havainnointu lähinnä lehtisolukon kasvunopeutta (LER, *leaf elongation rate*) välittämättä siitä, pysyykö se elävänä vai alkaako se kuihtua.

Siten tässä esitetyt TLERnet-arvot eivät ole suoraan verrattavissa kaikkiin lehden pituuskasvua käsitteleviin tuloksiin. Lisäksi tässä on käytetty ajan kuvaamiseen vuorokausia astepäivien sijaan.

Lehtien nettokasvunopeutta tutkittiin jakamalla versot jälleen sekä emo- että tytärverson mukaan versotyyppiluokkiin. Molemmille kasvilajeille sovitettiin loess-käyrät versotyypeittäin (Taulukko 5 ja Kuva 2). Timoteilla oli havaintoja kaikista versotyyppiluokista, mutta ruokonadalla ei ollut ollenkaan GEN-tytärversoja. ELONG-versotyyppiä ei tarkasteltu ruokonadan osalta aineiston pienuuden vuoksi (1–2 versoa).

Timotein VEG-tytärversojen lehtien maksiminettokasvunopeus oli korrellisia tytärversoja alhaisempi (22 mm vrk⁻¹ vs. ELONG-tytärversot 32 ja GEN-tytärversot 47 mm vrk⁻¹). Timotein ja ruokonadan VEG-tytärversoilla on yhtäsuuret TLERnet-maksimit, mikä on mielenkiintoinen havainto, koska muutoin timotein ja ruokonadan VEG-versojen erot ovat ilmeiset (mm. versojen koko, eloonjäämisprosentti, osuus kasvustossa). Timoteilla havaitut TLERnet-maksimit olivat samankaltaisia kuin Virkajärven ja Järvenrannan (2001) tulokset toisen sadon timoteilla (27,3 mm vrk⁻¹, versotyyppiä ei eroteltu), sen sijaan tämän kokeen havaintojen perusteella ruokonata näytti muistuttavan enemmän nurminataa (18,8 mm vrk⁻¹). Duru ja Ducrocq (2000) ovat havainneet samansuuntaisia, joskin suuruudeltaan vähäisempiä eroja koiranheinän vegetatiivisten ja generatiivisten versojen lehtien nettokasvussa kevätsadossa. Koiranheinäversoja ei ollut eroteltu versotyypeittäin enää kesän tai syksyn jälkikasvuissa, joten tulokset eivät ole hyvin vertailukelpoisia.

Luokiteltaessa toisen sadon timoteiversoja emoverson versotyyppin perusteella jälkeläisten kohdalla ei ollut merkitseviä eroja, vaikka lehtien nettokasvunopeuksien maksimien suuruusjärjestys olikin sama (VEG ≤ ELONG ≤ GEN). Ruokonadalla GEN-emoversojen tytärversot kasvoivat hyvin heikosti, mikä näkyi aiemmin alhaisena kasvua jatkaneiden osuutena ja tässä hyvin alhaisena nettokasvunopeuden maksimina (8 mm vrk⁻¹). Nämä molemmat havainnot viittaavat siihen, että ruokonataverson erilaistuminen kukkivaksi ensimmäisessä sadossa verottaa merkittävästi sen jälkikasvupotentiaalia.

Riippumatta kasvilajista tai versotyyppistä versot saavuttivat lehden maksiminettokasvunopeutensa suunnilleen samaan aikaan 250–260 astepäivän kohdalla (> 5 °C). Koska ruokonata on yleisesti tunnettu timoteita nopeammasta jälkikasvustaan, on tulos hieman yllättävä. Molemmilla lajeilla saadut tulokset osuvat hämmästyttävän samaan kuin havainnot Tarmo-timoteilla Virkajärven ja Järvenrannan tutkimuksessa (2001; kun ko. tuloksensa muutetaan > 5 °C lämpösummiksi). Sen sijaan Duru ja Ducrocq (2000) havaitsivat koiranheinän saavuttavan kesän jälkikasvussa lehtien maksiminettokasvunopeutensa hyvin pian (alle viikko niitosta) jälkikasvun alkamisesta, mutta syksyn jälkikasvussa noin kahden viikon päähän toisesta niitosta. Siten koiranheinän kolmas satokerta näyttää muistuttavan timoteita ja ruokonataa enemmän kuin sen toinen sato.

TLERnet-nollakohdan avulla voidaan määrittää se hetki, jolloin verson lehtien solukkuolema on yhtä nopeaa kuin uuden syntymisen. Nollakohdan saavuttamisen jälkeen versoon alkaa kertyä merkittäviä määriä kuollutta solukkoa, ja verson kilpailukyky ja rehuarvo alkaa heiketä. Nollakohdan sijainnissa oli suuri ero kasvilajien välillä. Ruokonadalla kuolemisnopeus ylitti kasvunopeuden vasta 600 astepäivän jälkeen. Koska havaintojen tekeminen lopetettiin samoihin aikoihin, ruokonadan tulokset tältä osin ovat vain suuntaa antavia. Timotei saavutti TLERnet-nollakohdan selvästi ruokonataa aiemmin 390–470 °C vrk:n kohdalla. Lisäksi timotein VEG-tytärversojen kuolemisnopeus ylitti kasvunopeuden korrellisia tytärversoja aiemmin. TLERnet-nollakohdan ajoitus osui VEG-versojen osalta samoihin aikoihin kuin Tarmo-timotein koko kasvuston TLERnet-nollakohta Virkajärven ja Järvenrannan (2001) mukaan, mutta ELONG- ja GEN-versojen osalta tätä myöhemmäksi. Virkajärven ja Järvenrannan tutkimuksessa ei eroteltu versotyyppiä, mutta dissektoinnin mukaan versot olivat syyssadossa pääasiassa vegetatiivisia (Virkajärvi & Järvenranta 2001). Koiranheinän voi olettaa saavuttavan TLERnet-nollakohtansa timoteita ja ruokonataa myöhemmin, sillä kesän jälkikasvussa sen on havaittu tapahtuvan vasta noin 40–65 päivää ensimmäisen sadon niitosta ja hieman alle 60 päivää toisen sadon niiton jälkeen (Duru & Ducrocq 2000).

Tässä tarkasteltu TLERnet on verson lehtien pituuskasvunopeuden (LER) ja lehtien kuolemisnopeuden (LSR, *leaf senescence rate*) erotus. Näistä verson LER etenkin lehtevillä lajeilla vaikuttaa voimakkaasti sadontuottookykyyn, koska samaan aikaan kasvavien lehtien lukumäärä on rajallinen ja kortta muodostuu vähän. Typenpuutteen on havaittu rajoittavan ruokonadan LER:iä erityisesti hidastamalla solunjakautumista ja vähentämällä pituutta kasvavien solujen lukumäärää (Rademacher & Nelson 2001). Tässä koikeessa kasvusto ei todennäköisesti ole kärsinyt typenpuutteesta, joten havaittujen versotason LER-tulosten pitäisi kuvastaa normaalia lehdenkasvupotentiaalia. Jos lehden pituuskasvua pilkootaan pienem-

piin kokonaisuuksiin, on siihen vaikuttavan solunjakautumisnopeuden havaittu riippuvan varsinkin lämpötilasta, mutta lehtisolujen pituuskasvun (ja fyllokronin) perustuvan useille muille tekijöille (mm. McMaster ym. 2003).

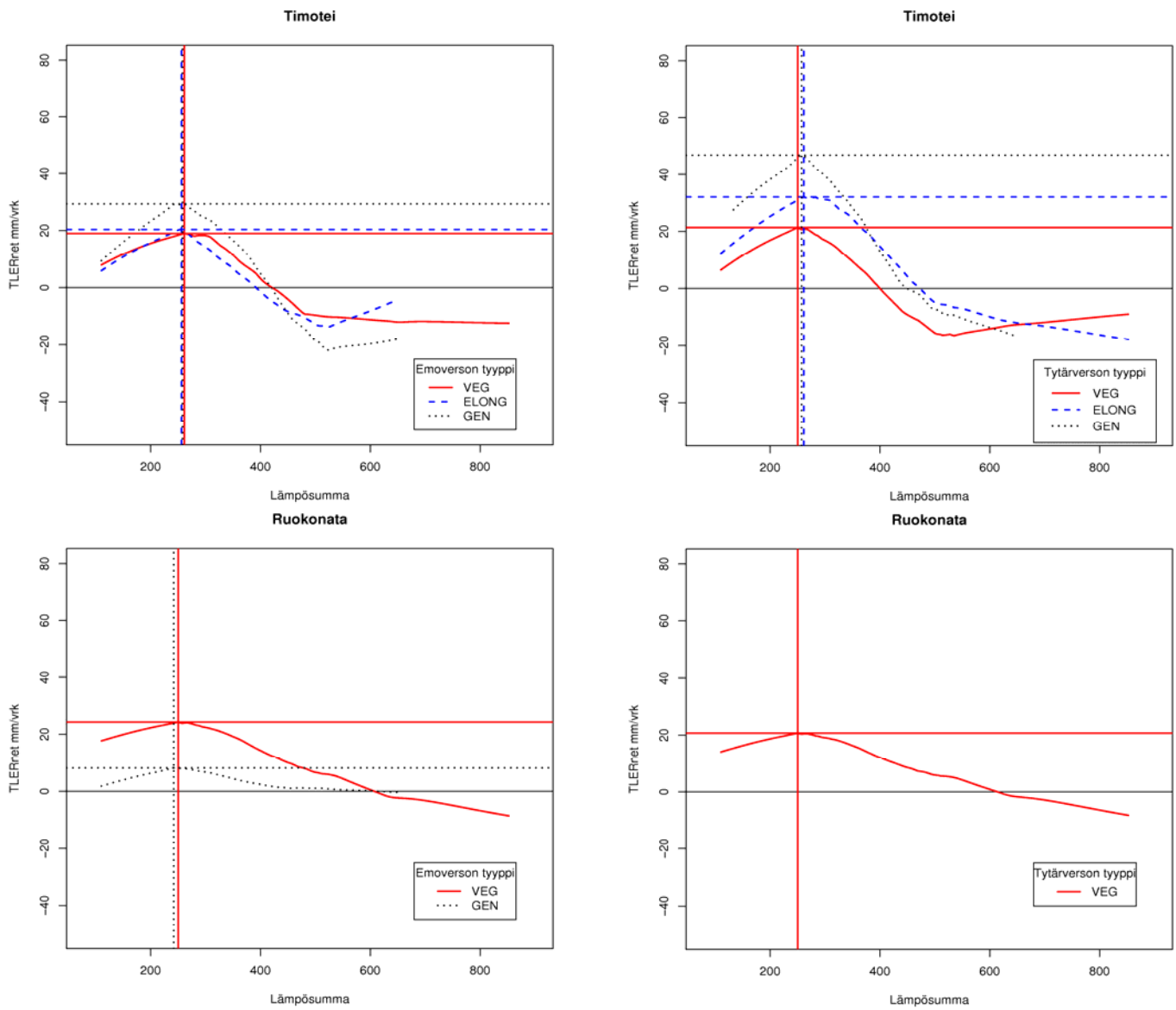
Verson lehtien nettokasvun toinen tekijä, lehtisolukon kuolema muodostuu sekä ns. tavanomaisesta fysiologisesta solukkokuolemasta että kiihdyttävistä tekijöistä. Lehtikuolemien on havaittu kiihtyvän kasvukaudella paitsi niiton, tallauksen tai laidunnuksen seurauksena, myös varjostuksen, ravinnepuutosten ja tauti- tai tuholaisvaurioiden takia (Woodward 1998). Tässä kokeessa ravinnepuutokset ja tallaus eivät ole todennäköisesti vaikuttaneet tuloksiin, eikä itse niiton vaikutuksia ole erikseen tarkasteltu. Joitakin visuaalisia havaintoja lehtilaikkutaudeista tehtiin, mutta useimmiten fysiologinen solukkokuolema oli jo käynnistynyt ennen tätä. Kuivuutta kohtalaisesti sietävillä lajeilla kuten englanninraiheinällä kuivuuden ei katsota lisäävän lehtikuolemaa, ennen kuin kasveille käyttökelpoisen veden osuus kenttäkapasiteetista alittaa 20 %, mutta tämän jälkeen kuihtumisnopeus kohoaa nopeasti noin kolminkertaiseksi (Romera ym. 2009). Tässä kokeessa timotei on luultavasti poudanarkana lajina kärsinyt kuivuudesta ainakin vuonna 2006, mikä on saattanut lisätä lehtien kuolemisnopeutta ja pienentää TLERnet-arvoja. Koska vuosia ei ole eroteltu, eivät nämä erot tule esiin.

Useilla peltokasveilla on havaittu mutanttikantoja, joilla lehdet eivät menetä lehtivihreänsä ja osoita kuihtumisen merkkejä samaan tapaan kuin tavanomaiset kannat. Osassa näistä stay-green-mutanteista myös yhteyttämiskyky säilyy (toiminnalliset *sgr*-mutantit). Tiettävästi pohjoisissa oloissa menestyviltä nurmiheinälajeilta on tähän mennessä löydetty vain yhteyttämiskykyä normaalisti menettäviä (ei-toiminnallisia) stay-green-mutanteja, mutta esimerkiksi vehnällä ja maissilla myös toiminnallisia mutantteja on havaittu. (Hörtensteiner 2009.) Tällaisen toiminnallisen *sgr*-mutantin löytäminen tai sellaisen kehittäminen bioteknisiin keinoin voisi olla käännteentekevää nurmikasvien kasvuille.

Taulukko 5. Lehtien nettokasvunopeuden (TLERnet) maksimit, maksimikohtat ja nollakohtat 95 %:n luottamusväleeseen (BC_a-menetelmällä). Samalla kirjaimella merkityt eivät poikkea toisistaan erotuksille laskettujen luottamusvälien perusteella. Ruokonadan nollakohtat ovat vain suuntaa antavia, sillä useat versot eivät saavuttaneet nollakohtaa havainnointijakson aikana.

		Luokitus tytärversion mukaan		Luokitus emoversion mukaan	
		Loesskäyrän maksimi/ maksimikohta	95 % luottamusväli	Loesskäyrän maksimi/ maksimikohta	95 % luottamusväli
Timotei					
TLERnet (mm/vrk)	VEG	22 a	[18;25]	19 a	[11;24]
	ELONG	32 b	[28;35]	20 a	[14;27]
	GEN	47 b	[31;56]	29 a	[23;35]
Lämpösumma (°C vrk) maksimikohta	VEG	258 a	[240;261]	261 a	[171;310]*
	ELONG	261 a	[257;305]*	256 a	[242;261]
	GEN	258 a	[246;259]	258 a	[242;261]
nollakohta	VEG	399 a	[377;417]	421 a	[355;459]
	ELONG	473 b	[455;492]	391 a	[343;419]
	GEN	449 b	[416;607]	420 a	[396;444]
Ruokonata					
TLERnet (mm/vrk)	VEG	21	[18;23]	24 b	[21;26]
	GEN			8 a	[4;12]
Lämpösumma (°C vrk) maksimikohta	VEG	250	[242;268]*	250 a	[242;272]
	GEN			242 a	[237;355]
nollakohta	VEG	≥ 613	[561;725]	≥ 606 a	[550;714]
	GEN			≈ 611 a	[110;651]

* Luottamusväli prosenttipistemenetelmällä.



Kuva 2. Lehtien nettokasvunopeus (TLERnet) ajan funktiona: loess-tasointuskäyrät ja niiden maksimit ja maksimikohdat.

3.3.4 Elävän lehtisolukon yhteispituus

TLLL kuvaa versojen yhteyttävän lehtisolukon pituutta. Elävän lehtisolukon yhteispituuden (TLLL) maksimit ja maksimikohdat määritettiin vastaavalla tavalla kuin nettokasvunopeuden tapauksessa (Taulukko 6). Teoriassa TLLL-maksimikohta ja TLERnet-nollakohta kuvaavat samaa asiaa, mutta mittausteknisistä syistä TLERnet-nollakohdat saavutettiin yleensä myöhemmin kuin TLLL-maksimikohdat.

Timotein toisen sadon tytärversoilla järjestys oli selkeä: VEG-versoilla oli vähiten elävää lehtisolukkoa ja GEN-versoilla eniten. Kun luokittelu tehtiin emoverson mukaan, nähdään, että ELONG-emoversojen jälkeläisten lehtisolukon maksimimäärä oli GEN-emoversojen jälkeläisiä alhaisempi, kun taas VEG-emoversojen jälkeläiset eivät poikenneet muista. Kaiken kaikkiaan TLLL:n kohdalla luokittelulla on suuri merkitys: tytärversojen mukaan luokiteltuna versotyypin väliset erot ovat suuret, mutta emoversoluokittelun mukaan luokiteltuna erot ovat huomattavasti pienemmät. Tämä kuvaa jälleen toisen sadon kasvuolosuhteiden merkitystä sille, millaiseksi yksittäisen timoteiverson kehityskaari muodostuu.

Ruokonadan tulokset olivat jälleen vain suuntaa antavia, mutta toiseen satoon muodostuneiden VEG-versojen TLLL oli varsin korkea ja muistutti enemmän timotein korrellisten versojen arvoja kuin timotein VEG-versoja. Ruokonadalla ensimmäisen sadon versotyypin vaikutus toisen sadon kehitykseen oli selvin nimenomaan TLLL:n kohdalla: VEG-emoversojen jälkeläisten lehtisolukon määrä oli toisessa sadossa selkeästi suurempi kuin GEN-emoversojen jälkeläisillä.

Lajien väliset erot näkyivät siten, että ruokonadalla VEG-emoversojen jälkeläisillä oli selvästi enemmän lehtisolukkoa kuin timotein vastaavilla versoilla; GEN-emoversojen jälkeläisillä tilanne oli päinvastainen. Näin ollen ensimmäisen sadon generatiivinen kehitysaste näyttää olevan eduksi timotein jälkikasvun elinvoimaisuudelle, mutta rajoittavan ruokonadan kasvua toisessa sadossa.

Elävän lehtisolukon maksimimäärän saavuttamisajankohdissa oli suuri ero kasvilajien välillä. Timotei saavutti maksimin noin 360–420 astepäivän kohdalla, mutta ruokonata vasta 600 °C vrk:n jälkeen. Timotein versotyypin välillä oli eroa vain VEG- ja ELONG-tytärversojen kohdalla siten, että ELONG-versot saavuttivat maksiminsa myöhemmin. Ensimmäisen sadon emoversotyypillä ei ollut lainkaan vaikutusta TLLL-maksimin saavuttamisajankohtaan kummallakaan lajilla.

Timotein osalta toisen sadon ELONG-tytärversojen TLLL-maksimi oli hyvinkin samaa tasoa kuin Tarmo-timotein TLLL syyskasvussa (noin 700 mm) ja myös maksimin ajoitus osuu hyvin lähelle (noin 370 °C vrk; > 5 °C) Virkajärven ja Järvenrannan (2001) tutkimuksessa julkaistuja arvoja. Ruokonadan TLLL näyttäisi olevan hieman korkeampi kuin nurminadan (650 mm, lajike Antti; Virkajärvi & Järvenranta 2001).

Taulukko 6. Elävän lehtisolukon yhteispituuden (TLLL) maksimit ja maksimikohdat 95 %:n luottamusväleineen. Samalla kirjaimella merkityt eivät poikkea toisistaan erotuksille laskettujen luottamusvälien perusteella. Ruokonadan maksimit ja maksimikohdat ovat vain suuntaa antavia, sillä useat versot eivät ehtineet saavuttaa maksimia havainnointijakson aikana.

		Luokitus tytärversion mukaan		Luokitus emoverson mukaan	
		Loesskäyrän maksimi/ maksimikohta	95 % luotta- musväli	Loesskäyrän maksimi/ maksimikohta	95 % luotta- musväli
Timotei					
TLLL (mm)	VEG	460 a	[398;521]	427 ab	[295;536]
	ELONG	747 b	[664;808]	388 a	[304;492]
	GEN	1139 c	[1024;1515]	646 b	[534;790]
Lämpösumma (°C vrk) maksimikohta	VEG	368 a	[363;378]	392 a	[308;527]
	ELONG	408 b	[388;434]	359 a	[315;368]
	GEN	419 ab	[357;632]	373 a	[365;421]
Ruokonata					
TLLL (mm)	VEG	> 756	[651;890]	> 836 b	[721;960]
	GEN			≥ 222 a	[120;384]
Lämpösumma (°C vrk) maksimikohta	VEG	> 630	[549;637]	> 623 a	[539;632]
	GEN			≥ 651 a	[355;651]

3.4 Yhteenveto

Lehtien kasvulla on nurmikasveille suuri merkitys: ne toimivat yhteyttämiskoneistona ja muodostavat lisäksi merkittävän osan sadosta etenkin toisessa niitossa. Lehtevillä lajeilla nurmikasviyksilön sadontuotokyky pohjautuu pitkälti juuri lehtien pituuteen, mutta myös lehtien leveydellä ja paksuudella on merkitystä. Esimerkiksi lyhytlehtiset ruokonatalajikkeet pystyvät kompensoimaan sadontuottoaan kasvattamalla jonkin verran lehden poikkileikkauspinta-alaa (Rademacher & Nelson 2001). Näitä arvoja ei tässä ko-
keessa kuitenkaan määritetty.

Käytännön kannalta on oleellista, että tämän aineiston avulla kasvilajien ja versotyyppien väliset tasoerot toisen sadon lehtien kehityksessä saatiin määritettyä kvantitatiivisesti. Koko nurmisadon kasvua ja kuolemista tasoituskäyrät eivät suoraan kuvaa, sillä aineistossa ei ole havainnoitu niitä versoja, jotka alkoivat kehittyä myöhemmin havainnointijakson aikana. Tästä huolimatta tulosten perusteella voidaan arvioida, milloin solukkojen kuoleminen alkaa ja kiihtyy toisen sadon kasvustossa, sillä hetki tiedetään nyt ensimmäisten versojen osalta.



Kuva: Perttu Virkajärvi/MTT

Timotei ja ruokonata poikkesivat toisistaan merkittävästi niin laji- kuin versotyypitasollakin tarkasteltuna. Ruokonata tuotti lukumääräisesti vähemmän lehtiä kuin timotei, sen fyllokroni oli selvästi pidempi ja lehtisolukon kuolemisnopeus ylitti kasvunopeuden huomattavasti myöhemmin kuin timoteilla, mutta toisaalta TLLL-maksimi ei ollut pienempi. Ruokonadalla ELONG-versotyyppi oli kaikkiaan hyvin harvinaisen ja toisessa sadossa havaittiin vain VEG-versotyyppiä. Timoteilla toisessa sadossa esiintyi kaikkia versotyyppisiä.

Timotein VEG-tytärversoilla oli vähiten elossa olevia lehtiä kerrallaan ja pisin fyllokroni, ne kasvoivat hitaimmin, tuottivat vähiten lehtisolukkoa ja alkoivat kuolla ensimmäisinä. GEN-versoilla tilanne oli päinvastainen, vaikkakaan ero ELONG-versoihin ei aina ollut tilastollisesti merkitsevää. Tämä osoittaa korrellisten versojen hyvän kilpailukyvyn kasvustossa. Ruokonadalla VEG-versojen TLERnet-maksimi oli sama kuin timotein VEG-versoilla, ja ne tuottivat elävää lehtisolukkoa suurin piirtein saman verran kuin timotein ELONG-versot. Ruokonadan lehtisolukko kehittyi hitaammin ja säilyi elävänä pidempään kuin timoteilla.

Ensimmäisen sadon emoverson mukaan luokiteltuna timotein versotyyppien erot tasoittuvat, sillä jokaisen versotyypin kohdalla enemmistö sen jälkeläisistä päätyi VEG-versoluokkaan. GEN-versojen jälkeläistuotto oli tehokkain, sillä lähes kaikki merkityistä versoista tuottivat tytärversion toiseen satoon. Nämä tytärversot tuottivat eniten lehtiä sekä lukumääräisesti että TLLL-maksimin mukaan. Timotein ensimmäisen sadon VEG-versoista vain 40 % jatkoi kasvuaan. Sen sijaan ruokonadan VEG-emoversoista suurin osa jatkoi kasvuaan myös toisessa sadossa. Lisäksi ruokonadan GEN-versoista vain joka viides tuotti tytärversion, ja näiden versojen kasvuvauhti oli hyvin hidas ja lehtisolukon määrä alhainen.

Timotein ja ruokonadan toisen sadon versonkehityksen osalta tässä tutkimuksessa saatiin varsin merkittävä havainto: yleisen nurmikasvien kasvuteorian mukaisesti ensimmäisen sadon vegetatiiviset versot voivat jatkaa kasvuaan toisessa sadossa, sillä niiden kasvupisteet säilyvät koskemattomina niitossa. Teoria sopii hyvin ruokonadalle, mutta timotei poikkeaa tästä täysin. Kasvilajeilla on siis perustavaa laatua oleva ero versojen ominaisuuksissa. Näyttää siltä, ettei VEG-versojen korkean osuuden tavoittelu ensimmäisessä sadossa ole järkevää timoteilla sen enemmän ensimmäisen kuin toisen sadon kasvua ajatellen, mutta ruokonadan toisen sadon kehitys hyötyy siitä.

3.5 Kirjallisuus

- Bartholomew, P.W. & Williams, R.D. 2006. Effects of exposure to below-freezing temperatures, soil moisture content and nitrogen application on phyllochron in cool-season grasses. *Grass and Forage Science* 61: 146-153.
- Bélanger, G. 1996. Morphogenetic and structural characteristics of field-grown timothy cultivars differing in maturity. *Can. J. Plant. Sci.* 76:277-282.
- Cleveland, W.S. 1979. Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. *Journal of the American Statistical Association* 74:829-836.
- Cleveland, W.S. & Devlin, S.J. 1988. Locally weighted regression: An approach to regression analysis by local fitting. *Journal of the American Statistical Association* 83:596-610.
- Davies, A. 1988. The regrowth of grass swards. Teoksessa: Jones & Lazenby (Toim.): *The grass crop. The Physiological basis of production.* Chapman & Hall 1988. s. 86.
- Donaghy, D.J., Turner, L.R. & Adamczewski, K.A. 2008. Effect of defoliation management on water-soluble carbohydrate energy reserves, dry matter yields, and herbage quality of tall fescue. *Agronomy Journal* 100: 122-127.
- Duru, M. & Ducrocq, H. 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany* 85: 635-643.
- Efron, B. & Tibshirani, R.J. 1993. *An Introduction to the Bootstrap.* New York: Chapman & Hall.

- Havstad, L.T., Aamlid, T.S., Heide, O.M. & Junntila, O. 2004. Transfer of flower induction stimuli to non-exposed tillers in a selection of temperate grasses. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science* 54:23–30.
- Hyrkäs, M. 2010. Timotein versotyyppeiden kasvunopeuden ja lehtien yhteispituuden vertailu – lokaalin regression ja bootstrapin sovellus. Pro gradu –tutkielma, tilastotiede. Jyväskylän yliopisto, Matematiikan ja tilastotieteen laitos. 44 s.
- Hörtensteiner, S. 2009. Stay-green regulates chlorophyll and chlorophyll-binding protein degradation during senescence. *Trends in Plant Science* 14: 155-162.
- Lafarge, M. 2006. Reproductive tillers in cut tall fescue swards: differences according to sward age and fertilizer nitrogen application, and relationship with the local dynamics of the sward. *Grass and Forage Science* 61:182–191
- Erkkilä, M., Tanhuanpää, P. & Manninen, O.M. 2010. Nurmikasvien geneettinen tutkimus - haasteena timotei. In: Anneli Hopponen (toim.) Maataloustieteen Päivät 12.-13.1.2010, Viikki, Helsinki. Suomen Maataloustieteellisen seuran julkaisuja 26: 4 p.
- McMaster, G.S., Wilhelm, W.W., Palic, D.B., Porter, J.R. & Jamieson, P.D. 2003. Spring wheat leaf appearance and temperature: Extending the paradigm? *Annals of Botany* 91: 697-705.
- Moser, L.E., & J.A. Jennings. 2007. Grass and legume structure and morphology. Teoksessa: R.F. Barnes, C.J. Nelson, K.J. Moore, ja M. Collins. (Toim.). Forages. The Science of Grassland Agriculture. 6th ed., Vol II. Blackwell publishing. Ames, Iowa, USA. s. 15–35.
- Rademacher, I.F. & Nelson, C.J. 2001. Nitrogen effects on leaf anatomy within the intercalary meristems of tall fescue leaf blades. *Annals of Botany* 88: 893-903.
- Romera, A.J., McCall, D.G., Lee, J.M. & Agnusdei, M.G. 2009. Improving the McCall herbage growth model. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 52: 477-494.
- Skinner, R.H. & Nelson, C.J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllocron. *Crop Science* 35:4–10.
- Sugiyama, S. 1995. The relationship between growth and development of vegetative shoots in genotypes of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Annals of Botany* 76:553–558.
- Virkajärvi, P. & Järvenranta, K. 2001. Leaf dynamics of timothy and meadow fescue under Nordic conditions. *Grass and Forage Science* 56:294–304.
- Virkajärvi, P. 2003. Effects of defoliation height on regrowth of timothy and meadow fescue in the generative and vegetative phases of growth. *Agricultural and Food Science in Finland* 12: 177-193.
- Virkajärvi, P. 2004. Growth and utilization of timothy - meadow fescue pastures. Doctoral Dissertation. University of Helsinki. Department of Applied Biology. Section of Crop Husbandry. Publication 19: 56 p.
- Woodward, S.J.R. 1998. Quantifying different causes of leaf and tiller death in grazed perennial ryegrass swards. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 41: 149-159.

4 Kukinnan säätely

Mervi Seppänen¹⁾, Kirsi Pakarinen²⁾.

¹⁾Helsingin yliopisto, Maataloustieteiden laitos, Latokartanonkaari 5, 00014 Helsingin yliopisto, etunimi.sukunimi@helsinki.fi;

²⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Halolantie 31 A, 71750 Maaninka, etunimi.sukunimi@mtt.fi

4.1 Johdanto

Kukinta ja siihen liittyvät anatomiset muutokset kasviyksilöissä säätelevät nurmiheinien kasvustorakennetta hyvin voimakkaasti. Osa versoista muodostaa aitokorren ja kukinnan, mutta etenkin toisessa sadossa suuri osa versoja jää vegetatiiviseen tai vegetatiiviseen elongoituvaan kasvuvaiheeseen. Nurmiheinillä kukintaan virittyminen tapahtuu kullekin lajille tyypillisesti ja omassa rytmissään. Useimmat monivuotiset nurmiheinät tarvitsevat kukintaan virittymiseen (eli kukinnan induktioon) vernalisaation eli kylmäkaraistumisen, jonka aikana kukinnanesto purkautuu. Lisäksi tarvitaan sopivat ympäristöolosuhteet, mm. tietty päivänpituus. Timotei on muista pohjoisessa menestyvistä nurmiheinistä poikkeava siinä, että sillä ei ole vernalisaatiovaatimusta, vaikkakin sen kukinta voimistuu sen seurauksena (Heide 1994).

Kukintaan virittymisen eli verson siirtymisen generatiiviseen vaiheeseen voi havaita visuaalisesti tarkastelemalla lehtitupen sisällä kehittyvää kärkikasvupistettä, mikä vaatii verson tuhoamista. Ulospäin kukintaan virittyminen on ilmeistä vasta kukinnan alkaessa turvota lippulehden tupessa. Kärkikasvupisteen silmin havaittavat muutokset sisältävät kukinnonaiheiden vaiheittaisen muodostumisen (ks. luku 1, kuva-sarja timotein kärkikasvupisteen erilaistumisesta) ja lehtien lukumäärän määräytymisen.

On myös päätelty, että aitokorren kasvu alkaa vasta kun kasvupiste on erilaistunut kukkivaksi (Moser & Jennings 2007), mutta ainakin timoteilla on havaintoja myös aitokorren muodostuksesta versoissa, joiden kasvupiste on vegetatiivisessa vaiheessa (Seppänen ym. 2010). Toisaalta kukkivissa versoissa aitokorren muodostuminen tapahtuu aina, joten generatiivisen verson kärkikasvupiste alkaa kohota maanpinnan tasolta ja nousee suhteellisen nopeasti nurmen leikkuukorkeuden yläpuolelle. Aitokorrenmuodostus alkaa sanella paitsi kehittyvän sadon määrää, myös sen laatua, kun korren soluseinät paksuuntuvat ja sen tukirakenteet lignifioituvat.

Kukinnalla ja kärkikasvupisteen tilalla on merkitystä myös jälkikasvun kannalta, sillä jälkikasvutapa riippuu kärkikasvupisteen säilymisestä niitossa tai laidunnuksessa. Kasvupisteensä säilyttävä verso voi jatkaa kasvuaan suoraan, mutta kärkikasvupisteensä menettänyt verso voi tuottaa jälkikasvua vain tyvisilmuista kehittyvien sivuversojen kautta.

Koska aitokorrenmuodostus ja kukintaan virittyminen liittyvät läheisesti sekä kuiva-ainesadon että rehu-laadun muodostumiseen, haluttiin NURFYS-hankkeessa selvittää näitä ilmiöitä tarkemmin. Timotei- ja ruokonatayksilöitä altistettiin kasvatustaapikokeissa erilaisille kylmäkaraistumisjaksoille ja lämpötiloil-le sekä päivänpituuksille ja tutkittiin, miten nämä ympäristökijät ja kasvin perimä vaikuttavat eri versotyypin muodostumiseen ja sitä kautta kasvustorakenteeseen (Seppänen ym. 2010). Koska kukintaan virittyminen ajoittuu ajallisesti lähelle korrenkasvun alkamista, tutkittiin myös kasvinsisäisten kukintaa säätelevien tekijöiden vaikutusta kasvuston rakenteeseen. Näistä tiettyjen geenien ilmentymisen, kasvi-hormoni gibberelliinin sekä kasvin iän ja koon tiedetään säätelevän kukinnan alkamista. (Kane ym. 2005, Greenup ym. 2009.) Tästä syystä timoteille ja ruokonadalle tehtiin myös gibberelliinikäsittelyitä ja määritettiin oletettujen kukkimiseen liittyvien geenien ilmenemistä. Lisäksi selvitettiin pelto-olosuhteissa kasvaneiden timotei- ja ruokonataversojen lehtien ja korsien eri kehitysvaiheissa tapahtuvia anatomisia muutoksia ja näiden yhteyttä kärkikasvupisteen kehitykseen.

4.2 Aineisto ja menetelmät

4.2.1 Kasvatustaikokeet timoteilla ja ruokonadalla

Vernalisaation vaikutusta timotein ja ruokonadan kukintaan sekä kylmänkestävyyteen tutkittiin kasvihuonekokeissa. Timoteita (lajikkeet Iki ja Tuure) ja ruokonataa (Retu) kasvatettiin kasvihuoneella kaksi viikkoa (20 °C, 12 tunnin päivänpituus) ennen siirtämistä kasvatustaikapeihin (Weiss Technik, Saksa) 0, 2, 10, 18, 20 viikon vernalisaatiokäsittelyyn (6 °C/4 °C, päivä/yö, 8 tunnin päivänpituus). Vernalisaatiokäsittelyn jälkeen kärkikasvupisteen kehitysaste määritettiin Sweetin ym. (1991) kehittämän asteikon mukaan ja kasvit siirrettiin kasvihuoneelle 16 tunnin päivänpituuteen. RNA-näytteitä kerättiin lehdistä ja kärkikasvupisteestä 7–28 vrk vernalisaation jälkeen ja kukkivien versojen määrän kehittymistä seurattiin 5–6 viikon ajan kunnes uusien versojen muodostuminen oli loppunut. Kylmänkestävyys mitattiin jälleenkasvutestillä heti vernalisaatiokäsittelyiden päätyttyä. Versojen elävyys arvioitiin asteikolla 1–5, jossa 1 = kuollut kasvi. Kylmätestin jälkeen lehtien, versojen ja kukintojen muodostumista seurattiin viikoittain.

Vernalisaatio geenien eristämistä varten tuotettiin alukkeet tunnetuille *Lolium perenne*, *L. temulentum* ja *Triticum aestivum* VRN1- ja VRN2-geeneille, ja saatujen sekvenssitietojen perusteella suunniteltiin timotein lajispesifiset alukkeet kvantitatiivista PCR-analyysiä (ABI7000, Foster City, USA) varten (Seppänen ym. 2010).

Timoteilla tutkittiin lisäksi päivänpituuden (16 tai 12 tuntia), gibberelliinihapon sekä genotyypin (lajikkeet Iki ja Tuure) vaikutusta eri versotyypin muodostumiseen.

4.2.2 Anatomiset näytteet pelto-olosuhteissa kasvaneista versoista

Näytteitä korsiin ja lehtien anatomisia analyysejä varten kerättiin luvuissa 2 ja 3 kuvatuilta peltokokeilta aikasarjana pääosin vuosina 2007 ja 2008 sekä ensimmäisestä että toisesta sadosta. Näytteenoton yhteydessä versojen kärkikasvupisteen kehitysaste määritettiin mikroskooppia (Euromex Microscopes, Arnhem, Alankomaat) käyttäen sovelletusti Sweetin ym. (1991) kehittämän asteikon mukaan ottaen käyttöön kolme uutta kehitysastetta: A12, helpeet pidentyneet kukanaiheiden korkeudelle; A13, kukanaiheet helpeiden peitossa ja kaleet pidentyneet niiden yläpuolelle; A14, kaleiden ulkopinnoilla oli erotettavissa lankamaisia rakenteita. Samalla mitattiin myös verson kokonaiskorkeus, korkeus ylimpään kielekkeeseen ja kärkikasvupisteeseen sekä korsiin solmuvälin pituus, josta anatominen näyte otettiin. Anatomisia analyysejä varten kerättiin 12–20 korsiinäytettä näytteenottokertaa kohti formaliini-alkoholi-etikkahappoliuokseen (FAA) ja ne dehydroitiin etanolisarjassa, valettiin parafiiniin ja näytteistä leikattiin 8–12 µm paksuisia leikkeitä. Parafiinin poiston jälkeen leikkeet värjättiin safraniini-alcian-sinellä, joka värjää ligniiniin ja polysakkaridit. Jokaista kärkikasvupisteen kehitysasteluokkaa kohti tarkasteltiin kolme korsiileikettä ja kuvattiin digitaalisella kameralla (Leica MZFLII stereomikroskooppi, Olympus DP 50 digitaalikamera). (Seppänen ym. 2010.) Lisäksi samalla tavalla kerättiin ja käsiteltiin joitakin lehti- ja lehtituppinäytteitä.

4.3 Tulokset ja tulosten tarkastelu

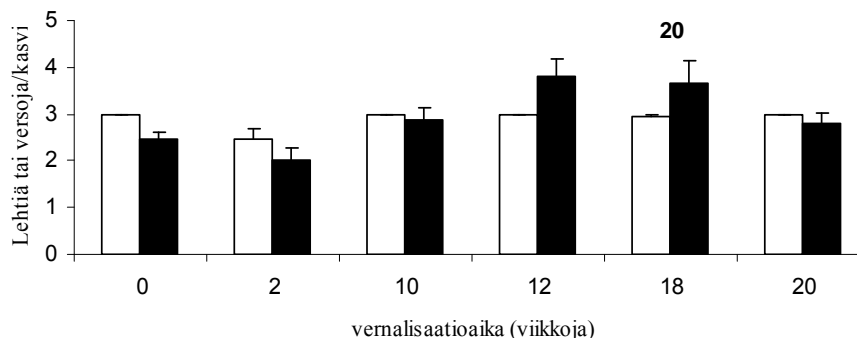
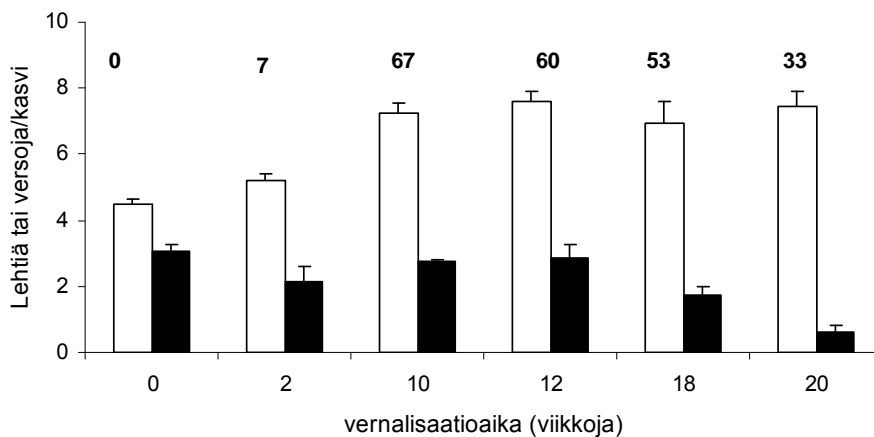
4.3.1 Vernalisaation vaikutukset kasvustorakenteeseen

Nurmikasvilajit voidaan jakaa niiden vernalisaatiovaatimuksen perusteella ainakin kahteen ryhmään. *Festuca*-suvun heinillä kuten nurmi- ja ruokonadalla sekä englanninraiheinällä kukinnan virittyminen vaatii niin kutsutun kaksoisinduktion eli vernalisaation ja sen jälkeisen riittävän pitkän päivänpituuden. Timoteilla ei puolestaan ole varsinaista vernalisaatiovaatimusta, vaan se pystyy muodostamaan kukintorakenteita kun kriittinen päivänpituus ylittyy (Heide 1994). Syysviljoilla kukinnan virittyminen ja kärkikasvupisteen siirtyminen vernalisaation aikana generatiiviseen vaiheeseen on lisäksi yhteydessä kylmänkestävyyden alenemiseen (Danyluk ym. 2003). Vernalisaation aikana kasvi vastaanottaa kukinnan virittävän signaalin lehdistään ja siirtää sen kärkikasvupisteeseen, joka siirtyy generatiiviseen vaiheeseen (Colasanti & Coneva 2009). Vernalisaation säätelyyn osallistuvat tärkeimmät geenit tunnetaan verrattain hyvin (Greenup ym. 2009). Säätelyverkoston toimintaa huomattavasti yksinkertaistaen voidaan todeta VRN1-geenin virittävän kukinnan ja VRN2-geenin estävän sen (Kuva 1). Syysviljoilla vernalisaatio heikentää kukintaa estävien geenien ilmenemistä, jolloin kukintaan virittyminen aloittaa myös kylmänkestävyyden asteittaisen heikkenemisen kevään aikana (Kane ym. 2005).



Kuva 1. Yksinkertaistettu kuva kärkikasvupisteen kehitysasteen ja vernalisaatio geenien ilmenemisen yhteydestä. *VRN1*- geenin ilmeneminen lisääntyy kun kukintaa estävän *VRN2*-geenin vaikutus lakkaa.

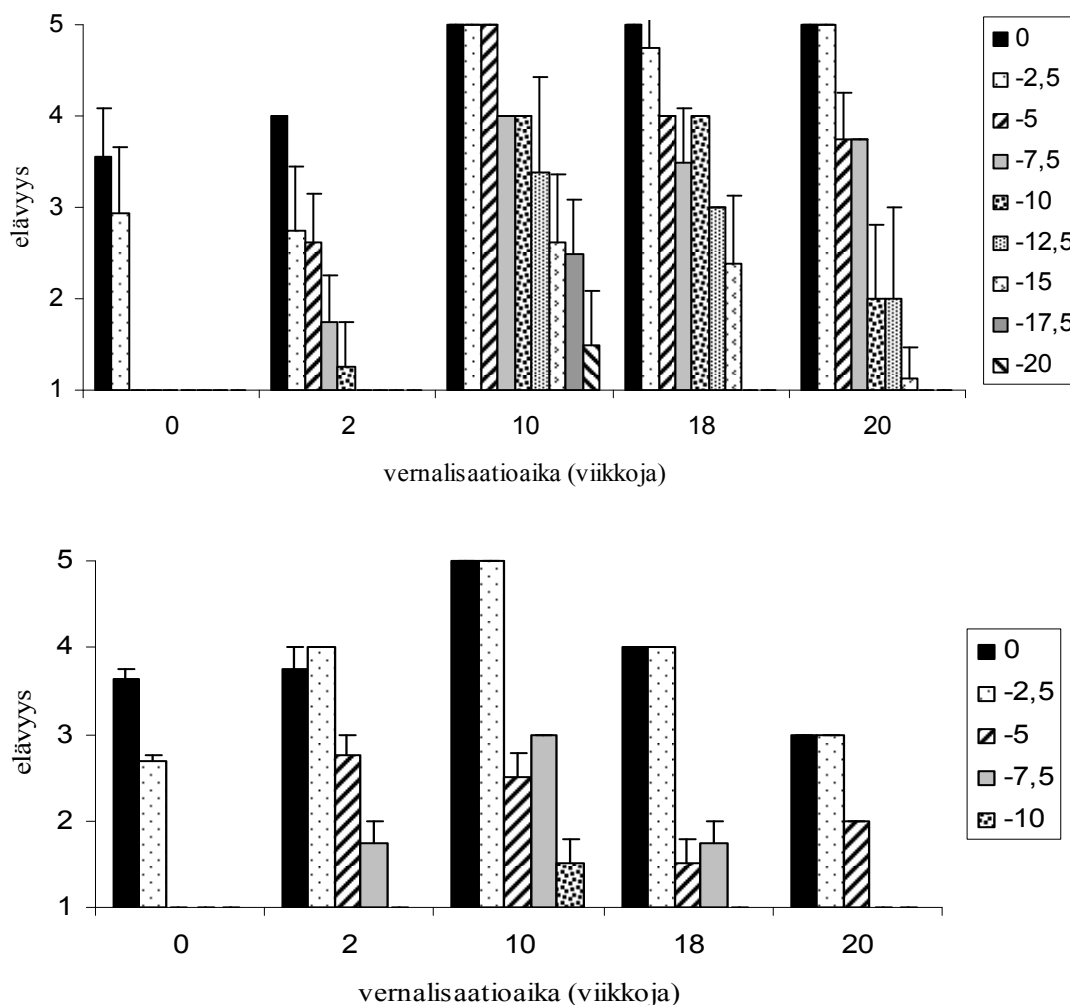
Kasvihuonekokeissa selvitettiin vernalisaatioajan pituuden vaikutusta timotein ja ruokonadan kasvustorakenteeseen sekä kylmänkestävyyteen. Timoteilla vernalisaatioajan pidentyminen nopeutti kukkivien versojen muodostumista ja lisäsi versojen lehtilukumäärää sekä kukkivien versojen osuutta kasvustossa 10 vernalisaatioviikkoon saakka, mitä pidempi vernalisaatio alkoi vähentää kukkivien versojen osuutta vaikuttamatta lehtilukuun (Kuva 2a). Samalla vernalisaatioajan piteneminen vähensi timotein sivuversojen lukumäärää. Ruokonata muodosti kukkivia versoja vasta 18 vernalisaatioviikon jälkeen ja silloinkin vain 20 % versoista kukki (Kuva 2b). Lehtiluku oli ruokonadalla selvästi timoteita pienempi, mutta sivuversojen lukumäärä korkeampi ja niiden syntyminen näytti voimistuvan vernalisaation seurauksena.



Kuva 2. Vernalisaatioajan (0, 2, 10, 12, 18, 20 viikkoja) vaikutus a) timotein ja b) ruokonadan lehtien (valkoinen) ja sivuversojen (musta) lukumäärään 35–45 päivää vernalisaation jälkeen. Luvut ovat 15 kasvin keskiarvoja \pm keski-
virhe. Lisäksi kuvaan on merkitty kukkivien versojen % osuus kaikista versoista.

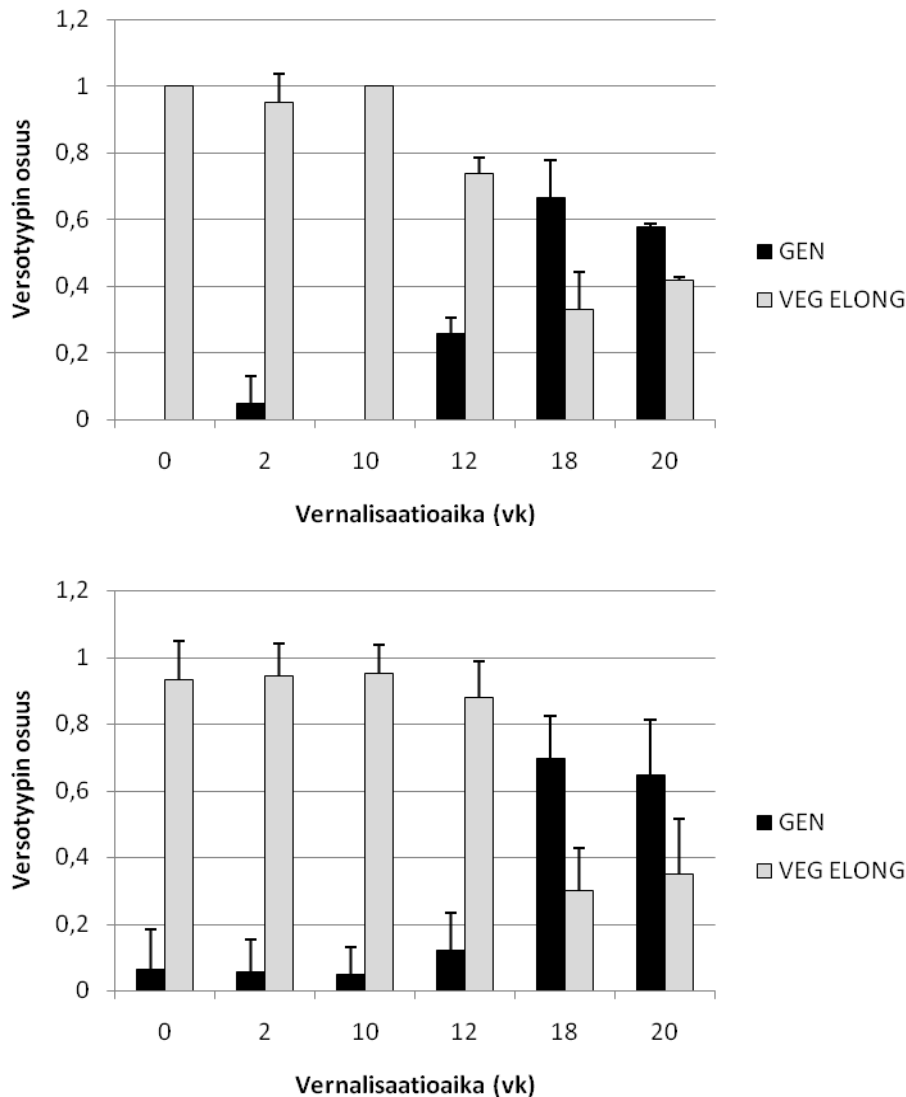
Vertailtaessa timotein ja ruokonadan kylmänkestävyyttä vernalisaation jälkeen havaittiin lajien kestävyys-
dessä selkeä ero (Kuva 3). Molemmilla lajeilla vernalisaatioajan piteneminen lisäsi kylmänkestävyyttä,

mutta timoteilla 10 vk vernalisaation jälkeen eläviä versoja havaittiin vielä -20°C pakkaskäsittelyn jälkeen (Kuva 3a) ja ruokonadalla vastaavasti -10°C (Kuva 3b). Timoteilla kukkivia versoja muodostui vielä -15°C:een pakkaskäsittelyn jälkeen kun taas ruokonadalla kukkivia versoja ei havaittu lainkaan. Timoteilla kukinnan virittyminen ja kärkikasvupisteen siirtyminen generatiiviseen vaiheeseen ei vaikuttanut verson kylmänkestävyyteen. Sitä vastoin ruokonadan generatiiviset versot olivat tulosten perusteella herkkiä jäätymiselle. Tutkimuksessa havaitut lajien väliset erot voivat omalta osaltaan selittää timotei- ja ruokonatakasvustojen rakenteen eroja. Yleisesti timoteilla aitokorrellisten versojen osuus etenkin kevätasadossa on huomattavasti korkeampi kuin ruokonadalla. Talvehtiva nurmikasvusto koostuu hyvin erikäisistä versoista ja eri kehitysvaiheessa olevista kärkikasvupisteistä. Etenkin kaksoisinduktion vaativilla lajeilla vain osa kärkikasvupisteistä on talven aikana kehitysvaiheessa, jossa ne pystyvät virittymään kukintaan. Kukinnan virittymisen epäonnistuminen talven aikana voi siis olla syynä siihen, että kukkivien versojen määrä kevätasadossa voi poiketa huomattavastikin nurmikasvilajien välillä.



Kuva 3 a) Timotein ja b) ruokonadan kylmänkestävyys eri pituisten vernalisaatioaikojen (0, 2, 10, 18, 20vk) jälkeen. Kylmänkestävyys on arvioitu verson elävyytenä asteikolla 1-5, jossa 1=kuollut ja 5=täysin elävä. (n= 4-8 kasvia).

Vernalisaatio vaikutti myös vegetatiivisten elongoituvien ja generatiivisten versojen osuuteen kasvustossa (Kuva 4). Pidennettäessä vernalisaatioaikaa 2 viikosta 20 viikkoon muodostui kukkivia versoja enemmän samalla kun vegetatiivisten elongoituvien versojen määrä aleni. Versojen kehittymistä seurattiin kunnes muutoksia versotyypin osuudessa ei enää havaittu. Havaintoajan päätteeksi voitiin todeta, että osa versoista oli pysyvästi jäänyt vegetatiivisiksi elongoituviksi versoiksi. Genotyyppi vaikutti generatiivisten versojen muodostumiseen: Tuurella generatiivisia versoja havaittiin myös ei-vernalisoituneissa kasveissa (Kuva 4b) kun taas Ikillä niiden muodostuminen vaati vernalisaation (Kuva 4a).



Kuva 4. Vernalisaatioajan (0, 2,10,12,18, 20 vk) vaikutus generatiivisten (GEN) ja vegetatiivisten elongoituvien (VEG ELONG) versojen osuuteen kahdella timoteilajikkeella a) Iki ja b) Tuure.

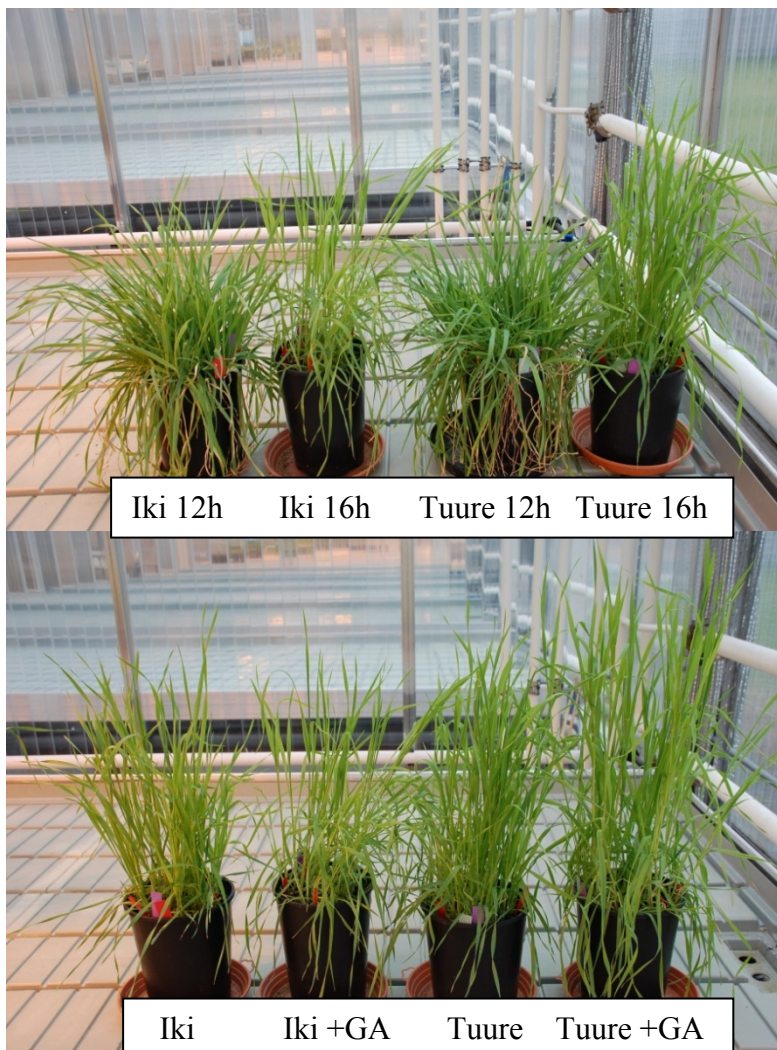
Vernalisaation taustalla olevan geneettisen säätelyn tutkimista varten eristettiin timoteistä syysvehnän ja englanninraiheinän sekvenssitietojen perusteella kukintaa aktivoivan *VRN1*- ja estävän *VRN2*-geenin homologit (Seppänen ym. 2010). *VRN1*- ja *VRN2*-geenin ilmenemistä tutkittiin kasvihuoneella ja peltokoikeista kerätyistä lehti- ja kärkikasvupistenäytteistä. *VRN1*-geenin aktivoituminen oli yhteydessä kärkikasvupisteen siirtymiseen generatiiviseen vaiheeseen niin kasvihuoneella kuin pellolla kasvaneissa aitokorrellisissa versoissa. Kukkimista estävän *VRN2*-geenin arveltiin olevan aktiivinen vegetatiivisissa elongoituneissa versoissa, joiden kärkikasvupisteen kehitys oli pysähtynyt vegetatiiviseen vaiheeseen. Syysatoon muodostuvissa aitokorrellisissa versoissa ei havaittu merkittävää *VRN1*- tai *VRN2*-geenin aktivoitumista. Tulos viittaa siihen, että etenkin syysadossa timotein aitokorrellisten versojen muodostumista säädellään eri säätelyverkostojen kautta kuin mitä syysviljoilla. Sen sijaan kevätsatoon muodostuvien kukkivien versojen säätelyn taustalla on mahdollisesti *VRN1*-geenin ilmeneminen.

4.3.2 Päivänpituuden ja gibberelliinihapon vaikutukset kasvustorakenteeseen

Päivänpituus on merkittävä timotein kukintaa säätelevä ympäristökijä (Heide 1994). Pohjoista alkuperää olevien timoteigenotyypin kriittinen päivänpituusvaatimus on yleensä pidempi kuin eteläisten genotyyppien (Hay 1990). Myös gibberelliinihappo on kasvilajista riippuen merkittävässä roolissa kukinnan virittymisessä. Nurmikasvilajeista kukinnan kaksoisinduktion vaativan englanninraiheinän vernalisaation jälkeinen pitkänpäivänvaatimus voidaan korvata gibberelliinillä (MacMillan ym. 2005).

Päivänpituuden ja gibberelliinin vaikutusta timotein kasvustorakenteeseen selvitettiin kasvihuonekokeissa, joissa kasvit siirrettiin vernalisaation jälkeen pitkään (16 h) tai lyhyeen (12 h) päivään tai niitä käsitel-

tiin gibberelliinihapolla. Lyhyt päivänpituus esti tehokkaasti generatiivisten ja vegetatiivisten elongoituvien versojen muodostumisen (Kuva 5a). Lyhyessä päivässä kärkikasvupiste säilyi vegetatiivisessa vaiheessa ja lehtien sekä versojen lukumäärä oli suuri. Pitkässä päivässä versojen pituuskasvu alkoi ja ensimmäiset vegetatiiviset elongoituvat versot muodostuivat nopeasti. Gibberelliinihappo lisäsi versojen pituuskasvua genotyypistä riippuen pitkässä päivässä (Kuva 5b), mutta käsittely ei lisännyt generatiivisten versojen lukumäärää.



Kuva 5. a) Päivänpituuden ja b) gibberelliinihapon vaikutus timotein kasvustorakenteeseen. Kuvat: Mervi Seppänen/Helsingin yliopisto

4.3.3 Korsi- ja lehtifraktioiden puutuminen eli lignifikaatio

Timoteisato koostuu kolmesta versotyypistä: generatiivisista, vegetatiivisista elongoituvista sekä vegetatiivisista versoista. Kevätsadossa esiintyy runsaammin generatiivisia versoja kun taas kesä- ja syysadoissa vegetatiivisia elongoituvia versoja on merkittävästi enemmän. Kasvuston rakenne määrää suurelta osin nurmikasvien sadon määrän. Aitokorrellisten ja kukintoja muodostavien versojen määrä ohjaillee myös nurmisadon laadun kehittymistä, sillä korren vanhetessa tapahtuva puutuminen eli lignifikaatio alentaa nopeasti rehun sulavuutta (Akin 1989).

Korren soluseinän sulavuuden alenemista on selitetty niin kemiallisella koostumuksella kuin korren rakenteen perusteella (Wilson & Hatfield 1997). Kemiallista koostumusta on kuvattu muun muassa selluloosan ja ligniinin määrällä sekä ligniinin rakenteella ja sitoutumisella soluseinän hiilihydraattipolymeereihin. Korren rakennetta on pidetty jopa merkittävimpänä sulavuuteen vaikuttavana tekijänä, sillä korren puutuneet solukot estävät pötsimikrobien pääsyn kosketuksiin sulavien soluseinäosien kanssa (Wilson & Mertens 1995). Korren rakenne-erot selittävät muun muassa sinimailasen tai apiloiden varsien ja heinien korsien sulavuuseroja. Apila on kaksisirkkainen kasvi, jonka varsi paksuuntuu vanhetessa. Varren solukot voidaan niiden sulavuuden perusteella jakaa täysin sulavaan ydin- ja kuoriosaan sekä täysin sulamatto-

maan ksyleemiosaan. Ydin- ja kuoriosan solukot eivät puudu vanhenemisen yhteydessä juuri ollenkaan, mutta ksyleemiin kertyy runsaasti ligniiniä. Apilan varren paksuuntuminen ja painon lisääntyminen vanhenemisen edessä on seurausta uusien solujen muodostumisesta. Sitä vastoin heiniltä korren jälsisolukko puuttuu ja eikä uusia soluja enää muodostu myöhemmin. Heinien korsi ei paksuunnu vanhetessaan vaan sen painon lisääntyminen on seurausta sekundääristen soluseiniin paksuuntumisesta ja puutumuksesta. Heinillä kaikki korren solukkotyyppit puuttuvat vanhetessaan ja myös johtojänteiden välisosien solujen seinä paksuuntuvat ja puuttuvat. Tällöin korteen muodostuu vahvasti puutunut tukisolukko-vaippa (Wilson & Hatfield 1997, Kuva 7). Korren rakenteen merkitystä sen sulavuudelle korostavat myös tutkimustulokset, joissa seurattiin hienoksi jauhetun korren mikrobisulavuutta (Grabber ym. 1992, Wilson ym. 1993). Mikrobisulatuksen jälkeen analysoiduista mikroskooppinäytteistä havaittiin, että puutunut sekundäärinen soluseinä hajosi lähes kokonaan. Sen sijaan keskilevy ja primäärisoluseinä säilyivät lähes hajoamattomina. Heinäkasvien korsiin muodostuu siten vanhenemisen yhteydessä rakenteita kuten paksuuntuneet sekundääriset soluseinät, puutunut tukisolukko-vaippa sekä sulamaton keskilevy-primäärisoluseinä, jotka alentavat sulavuutta merkittävästi (Kuva 6). Tällöin mikrobisulatus tapahtuu ainoastaan lumenin puolelta solun sisäosista käsin ja se tapahtuu ainoastaan niissä soluissa, joissa mikrobeilla on solun sisäosiin pääsy (Wilson & Hatfield 1997).



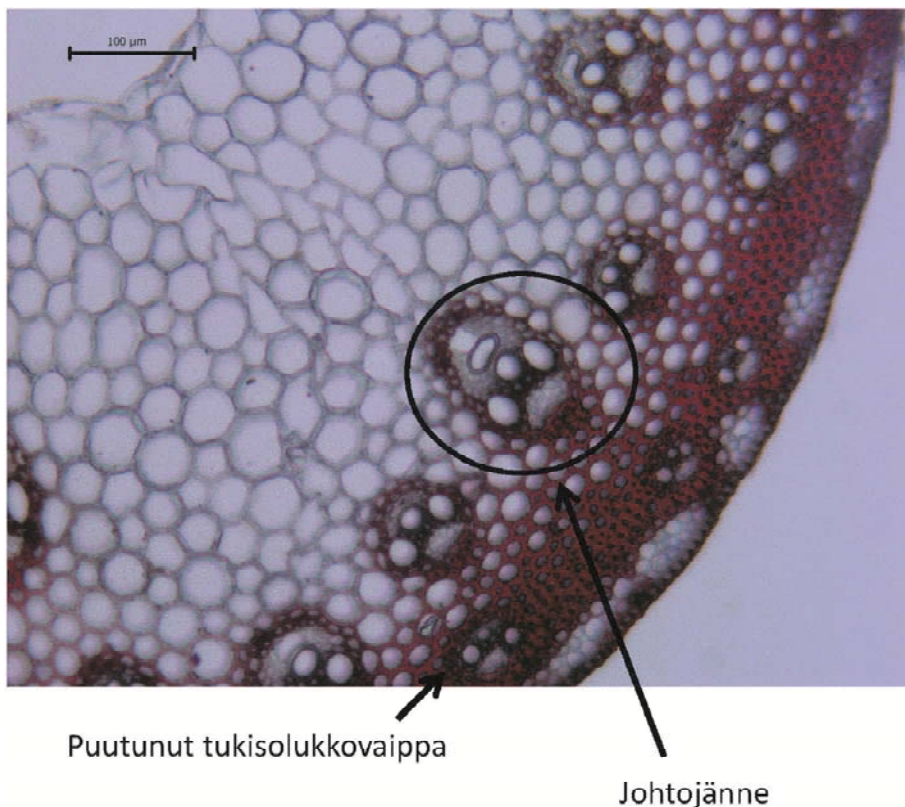
Kuva 6. Yksinkertaistettu kaavakuva soluseinän kerroksista solussa, jossa soluseinässä on jo tapahtunut paksuuntumista. Primäärisen soluseinän sisäpuolelle on muodostunut sekundäärisiä soluseiniä, joka vuoksi solun sisäosan tilavuus pienenee. Keskilevy yhdistää kaksi vierekkäistä solua.

Kasvuston vanhetessa heinäkasvien korteen muodostuu mikrobisulatukselta estävä puutunut tukisolukko-vaippa, joka voidaan havainnoida anatomisista leikkeistä esimerkiksi safraniini-värjäyksellä. Korren intensiivisen puutumisen on arveltu nopeutuvan, kun generatiivinen kehitys etenee (Chen ym. 2002). Tässä osiossa selvitettiin kärkikasvupisteen kehitysasteen ja korren puutumisen yhteyttä sekä korrenkasvun ja kukinnan virittymisen säätelyä timoteilla. Erityisesti vegetatiivisten elongoituvien versojen puutumista tutkittiin, sillä niiden sulavuuden havaittiin alustavissa kokeissa alenevan generatiivisia versoja hitaammin. Koska näillä versoilla kärkikasvupiste ei siirry generatiiviseen vaiheeseen, voi versojen puutumista tutkimalla selvittää kukinnan virittymisen vaikutusta korren puutumiseen.

Kärkikasvupisteen kehitysvaiheen vaikutus aitokorren puutumiseen

Tutkimusta varten kerättiin peltokokeista korsiinäytteitä eri-ikäisistä aitokorrellisista timotein versoista sekä kevät- että syysadosta. Poikkileikkauskuvissa havaittiin vahvasti puutunut tukisolukko-vaippa, jossa soluseinät olivat paksuuntuneet (Kuva 7). Näytteenoton yhteydessä määritettiin kärkikasvupisteen kehitysaste, jonka perusteella versot luokiteltiin vegetatiivisiin elongoituviin tai generatiivisiin versoihin. Tulosten perusteella voidaan todeta, ettei puutuneen tukirenkaan muodostuminen ollut yhteydessä kärkikasvupisteen kehitysasteeseen tai siirtymiseen vegetatiivisesta vaiheesta generatiiviseen vaiheeseen. Puutunut tukisolukko kehittyi hyvin nopeasti kevätadon versoihin kärkikasvupisteen ollessa kasvullisessa kehitysasteessa (A1-A3) (Kuva 8). Myös syysadossa korren puutuminen alkoi huomattavan varhain eikä se ollut yhteydessä kärkikasvupisteen kehitykseen. Ruokonadalla tehdyissä tutkimuksissa soluseiniin sisältämän ligniinin sekä soluseinän sulavuutta suuresti alentavan S-ligniinin monomeerin määrä lisääntyi huomattavasti kasvin siirtyessä generatiiviseen vaiheeseen (Chen ym. 2002). Aiemmissä kokeissa kärkikasvupisteen kehitysastetta ei ole kuitenkaan määritelty yhtä tarkasti kuin tässä tutkimuksessa. Kasvin vanhenemisen myötä myös korren tukivaipan soluseinät paksuuntuvat (Wilson & Hatfield 1997). Tässä tutkimuksessa havaittiin etenkin myöhästyneessä syysadossa aitokorrellisia versoja, joissa tukirenkas oli huomattavan puutunut ja soluseinät paksuuntuneet. Havainto viittaa siihen, että näiden versojen kärkikasvupisteen kehitys on pysähtynyt joko ympäristö- (esimerkiksi lyhenevä päivä) tai kasvin sisäisistä teki-

jöistä johtuen, mutta korren vanhenemisprosessi on edennyt kärkikasvupisteen kehitysasteesta riippumatta (Seppänen ym. 2010).



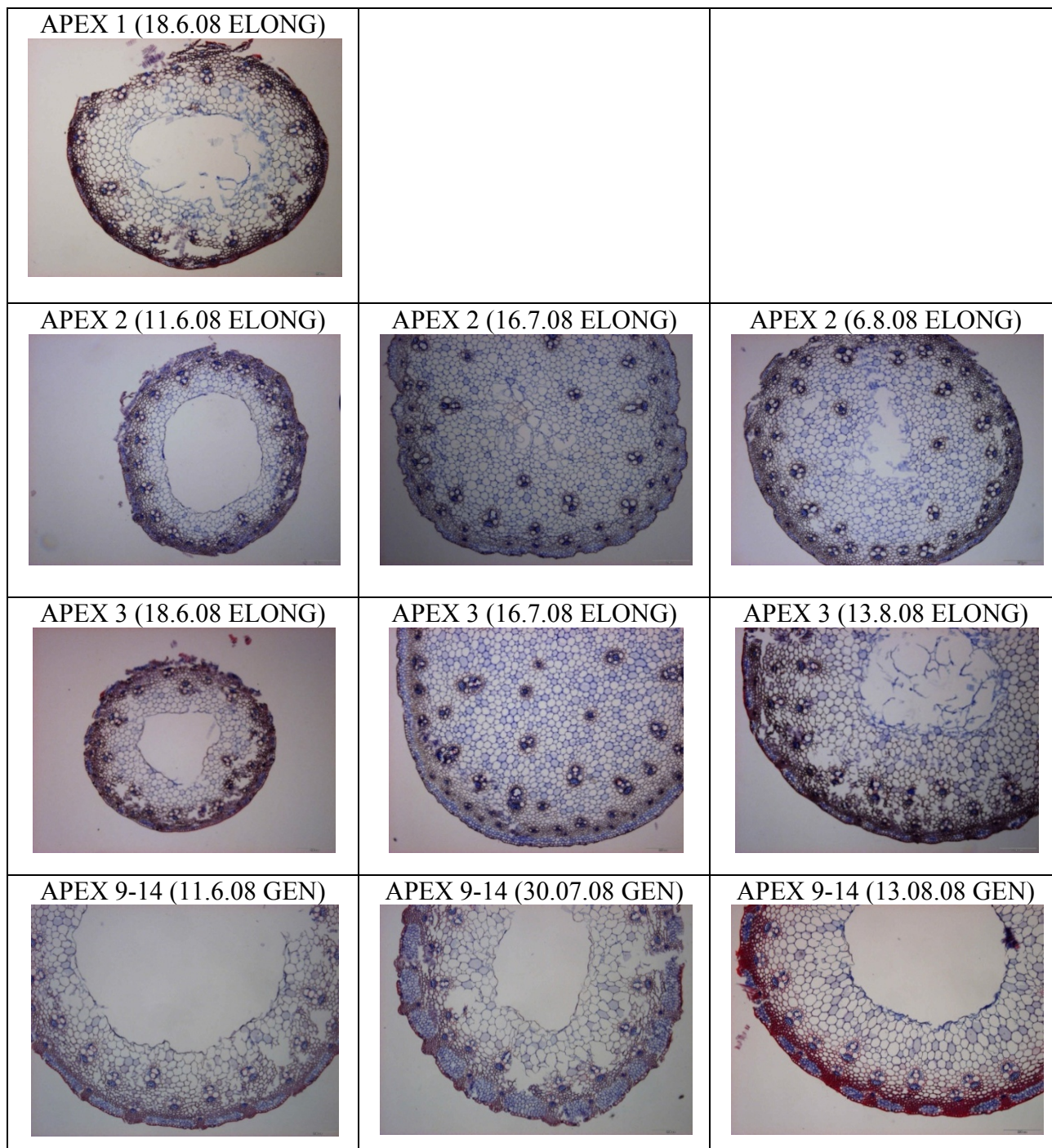
Kuva 7. Timotein korren poikkileikkauskuva, jossa paksuuntuneet sekundääriset soluseinät ja puutunut tukisolukkovaippa näkyy punaisena kehänä korren uloimmissa osissa. Korren sisäosien sulava soluseinä näkyy kuvassa vaalean harmaana. Puutunut tukisolukkovaippa estää tehokkaasti korren sisäosien sulatus- ta pötsissä. Kuva: Lilia Sarelainen/Helsingin yliopisto

Kevät- ja syysatoon muodostuneet aitokorrelliset versot olivat morfologialtaan erilaisia (Kuva 8). Kevät- sadossa talven aikana vernalisoituneiden ja kukintaan virittyneiden versojen kehitysrytmi oli nopeaa kun taas syysadossa aitokorrelliset versot eivät puutuneet ja onttoutuneet yhtä nopeasti kuin kevät- sadon korret. Syysadossa korret olivat keskimäärin matalampia kuin kevät- sadossa ja niiden solmuvälit olivat lyhyempiä. Kevät- ja syysadon korren morfologiassa ja korkeudessa havaitut erot voivat osittain selittää sitä, miksi syysadon korsifraktion sulavuus säilyy kevät- sadon korsiä parempana. Kaiken kaikkiaan korsien puutuminen oli yhteydessä aitokorren korkeuteen ja siten korren tukisolukon tarpeeseen.

1. sato

2. sato

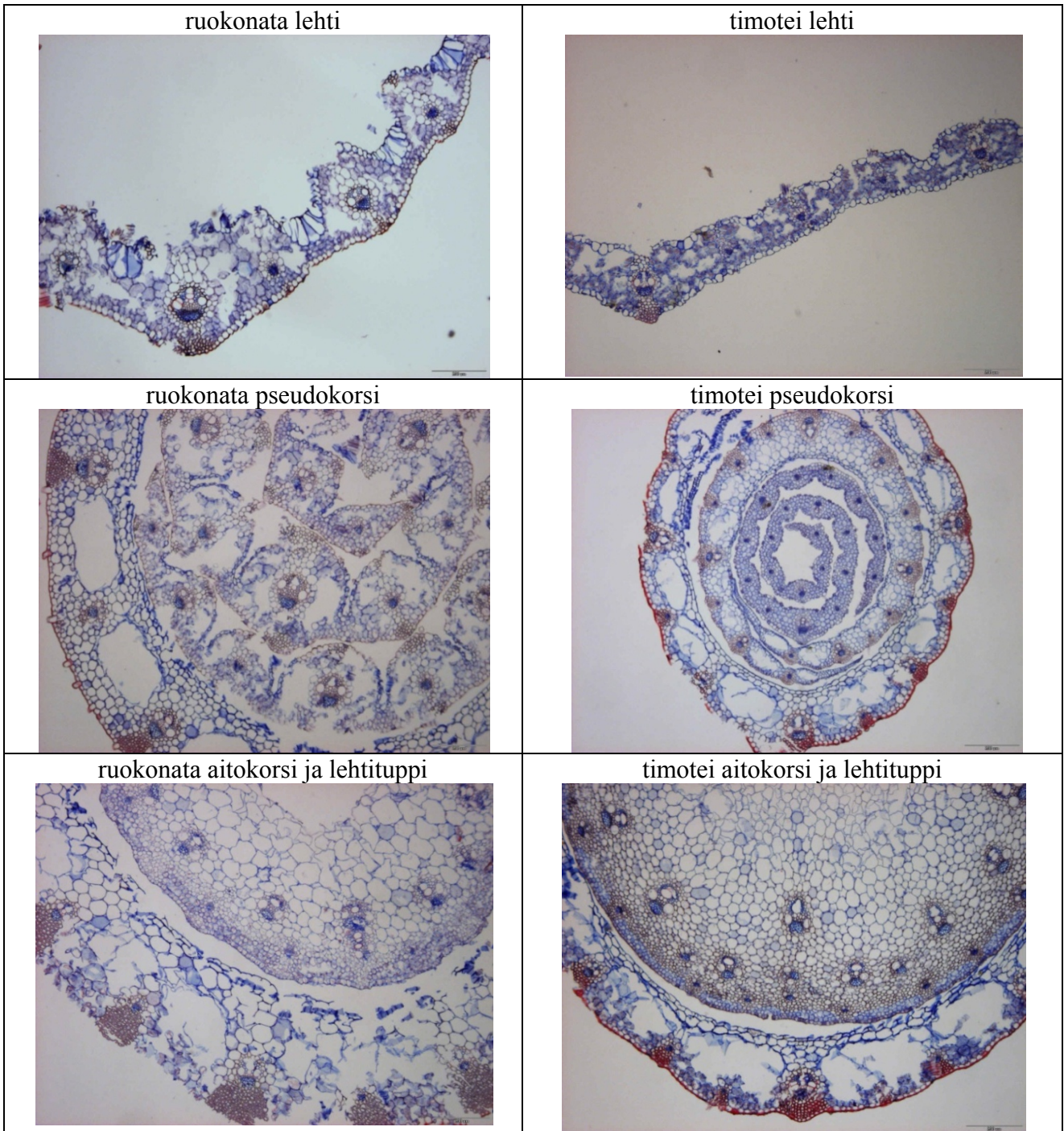
2. sato myöh.



Kuva 8. Timotein aitokorren poikkileikkaus ensimmäisessä ja toisessa sadossa. Kärkikasvupisteen kehitysvaihe sekä korsinäytteen keruuajankohta on esitetty kuvatekstissä. ELONG = vegetatiivinen elongoituva verso; GEN = generatiivinen verso. Puutunut eli lignifioitunut solukko näkyy kuvissa punaisena värinä. Kuvat: Mervi Seppänen/Helsingin yliopisto

Lehtien ja pseudokorren rakenne

Lehtien sulavuus on yleensä korsiosia parempi eikä sulavuudessa tapahdu sadon laadun kannalta yhtä merkittävää muutosta. Toki syysadossa kuollut lehtimassa aiheuttaa rehun laadulle ongelmia. Lehti muodostuu suurelta osin mesofyllisolukosta ja sitä läpäisevistä johtojänteistä (Kuva 9). Johtojänteen ympärillä voi olla myös puutuneita tukisolukkoja. Ruokonadan lehti on pitkä ja jäykkä verrattuna timotein lehteen. Poikkileikkauskuvista voidaan havaita, että ruokonadan johtojänteen yhteydessä on kimppu paksuuntuneita ja puutuneita soluja (Kuva 9). Ennen aitokorren muodostumista nurmikasveilla on kehittyvistä lehdistä muodostunut pseudokorsi. Pseudokorressa on lehtien tapaan vähän puutuvia solukoita ja niiden sulavuus on hyvä. Ruokonadalla lehtitupen johtojänteiden tukisolukot puutuvat merkittävästi (Kuva 9).



Kuva 9. Ruokonadan ja timotein lehden, pseudokorren ja aitokorren poikkileikkaus. Kuvat: Mervi Seppänen/Helsingin yliopisto

4.4 Yhteenveto

Timotei ja ruokonata eroavat toisistaan kukintaanvirittymisvaatimuksiltaan. Timotei voi tuottaa kukkivia versoja ilman vernalisaatiota, mutta tässä kokeessa havaittiin selvästi, että 2–3 kuukauden pituinen vernalisaatio lisäsi timotein kukkivien versojen osuutta kasvustossa, mutta tätä pidempi kylmäkaraistuminen vähensi sekä kukkimista ja sivuversojen tuottoa. Käytännössä tämä voisi näkyä kasvuston harventumisena pitkien talvien jälkeen. Oletusten mukaisesti ruokonata tarvitsi pitkän (vähintään 18 viikkoa) vernalisaation kukkiakseen. Kukkivien versojen osuus ja sivuversojen lukumäärä näyttivät olevan toisiinsa kytköksissä lajin sisällä.

4.5 Kirjallisuus

- Akin, D.E. 1989. Histological and physical factors affecting digestibility of forages. *Agronomy Journal* 81: 17-25.
- Chen, L., Auh, C.K., Chen, F., Cheng, X.F., Aljoe, H., Dixon, R.A. & Wang, Z.Y. 2002. Lignin deposition and associated changes in anatomy, enzyme activity, gene expression, and ruminal degradability in stems of tall fescue at different developmental stages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50: 5558-5565.
- Colasanti, J. & Coneva, V. 2009. Mechanisms of Floral Induction in Grasses: Something Borrowed, Something New. *Plant Physiology* 149: 56-62.
- Danyluk, J., Kane, N.A., Breton, G., Limin, A.E., Fowler, D.B. & Sarhan, F. 2003. TaVRT-1, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals. *Plant Physiology* 132: 1849-1860.
- Grabber, J.H., Jung, G.A., Abrams, S.M. & Howard, D.B. 1992. Digestion Kinetics of Parenchyma and Sclerenchyma Cell-Walls Isolated from Orchardgrass and Switchgrass. *Crop Science* 32: 806-810.
- Greenup, A., Peacock, W.J., Dennis, E.S. & Trevaskis, B. 2009. The molecular biology of seasonal flowering-responses in Arabidopsis and the cereals. *Annals of Botany* 103: 1165-1172.
- Hay 1990. The influence of photoperiod on the dry-matter production of grasses and cereals. *New Phytologist* 116: 233-254.
- Heide, O.M. 1994. Control of Flowering and Reproduction in Temperate Grasses. *New Phytologist* 128: 347-362.
- Kane, N.A., Danyluk, J., Tardif, G., Ouellet, F., Laliberte, J.F., Limin, A.E., Fowler, D.B. & Sarhan, F. 2005. TaVRT-2, a member of the StMADS-11 clade of flowering repressors, is regulated by vernalization and photoperiod in wheat. *Plant Physiology* 138: 2354-2363.
- MacMillan, C.P., Blundell, C.A. & King, R.W. 2005. Flowering of the grass *Lolium perenne*. Effects of vernalization and long days on gibberellin biosynthesis and signaling. *Plant Physiology* 138: 1794-1806.
- Moser, L.E., & J.A. Jennings. 2007. Grass and legume structure and morphology. Teoksessa: R.F. Barnes, C.J. Nelson, K.J. Moore, ja M. Collins. (Toim.). Forages. *The Science of Grassland Agriculture*. 6th ed., Vol II. Blackwell publishing. Ames, Iowa, USA. s. 15–35.
- Seppänen, M.M., Pakarinen, K., Jokela, V., Andersen, J.R., Fiil, A., Santanen, A. & Virkajärvi, P. 2010. Vernalization response of *Phleum pratense* and its relationships to stem lignification and floral transition. *Annals of Botany* 106: 697-707.
- Sweet, N., Wiltshire, J.J.J. & Baker, C.K. 1991. A New Descriptive Scale for Early Reproductive Development in *Lolium-Perenne* L. *Grass and Forage Science* 46: 201-206.

- Wilson, J.R. & Hatfield, R.D. 1997. Structural and chemical changes of cell wall types during stem development: Consequences for fibre degradation by rumen microflora. *Australian Journal of Agricultural Research* 48: 165-180.
- Wilson, J.R. & Mertens, D.R. 1995. Cell-Wall Accessibility and Cell Structure Limitations to Microbial Digestion of Forage. *Crop Science* 35: 251-259.
- Wilson, J.R., Mertens, D.R. & Hatfield, R.D. 1993. Isolates of Cell-Types from Sorghum Stems - Digestion, Cell-Wall and Anatomical Characteristics. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 63: 407-417.

5 Ominaisuuksien ja perimän yhteys

**Jyri-Pekka Lemettinen¹⁾, Perttu Virkajärvi¹⁾, Kirsi Pakarinen¹⁾, Maarit Hyrkäs¹⁾
ja Outi Manninen²⁾**

¹⁾MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Halolantie 31 A, 71750 Maaninka, etunimi.sukunimi@mtt.fi

²⁾ MTT Biotekniikka- ja elintarviketutkimus, Alimentum, Myllytie 1, 31600 Jokioinen, outi.m.manninen@mtt.fi (nyk. outi.manninen@boreal.fi)

5.1 Johdanto

Nurmikasvien jalostus on vaativaa, sillä toisin kuin esim. viljakasvien jalostuksessa, siemensadon sijaan keskitytään useisiin eri laatuun ja sadonmuodostukseen liittyviin ominaisuuksiin, jotka ovat riippuvaisia koko kasvista (Miller & Hanna 1995). Esimerkiksi sulavuuteen vaikuttavat monet tekijät ja sen periytyvyysaste on usein alhainen, mikä heikentää sulavuuden perusteella tehdyn jalostusvalinnan tulosta (McElroy & Kunelius 1995). Nurmikasvien jalostustavoitteiden määrittely on vaikeaa, sillä jalostuksen vaikutusta eläintuotokseen on vaikea arvioida suoraan jalostusprosessin aikana. Nurmikasvien satoindeksiin on myös vaikea vaikuttaa muutoin kuin rehusadon määrää lisäämällä (Wilkins & Humphreys 2003). Nurmirehun laadun arviointia vaikeuttaa myös siihen tarvittava monipuolinen analytiikka. Toisaalta sekä Casler (2000) että Wilkins ja Humphreys (2003) esittävät, että nurmikasvien jalostuksen hyötysuhde on hyvin korkea ja mahdollisuudet saavuttaa merkittävää edistystä ovat suuret. Nurmikasvien jalostus voi myös auttaa hillitsemään nurmenviljelystä syntyviä ympäristöhaittoja esimerkiksi parantuneen typen- ja fosforinkäytön tehokkuuden avulla (Abberton ym. 2008).

Nurmikasvien jalostustavoitteena on sadon määrän lisäksi erityisesti sulavuuden parantaminen (Bélanger ym. 2001, Pärssinen 2004). Ongelmaksi jalostuksessa muodostuu usein, että rehuarvon nosto jalostuksen keinoin aiheuttaa kuiva-ainesadon laskua. Usein tämä johtuu lehti-korsisuhteen muutoksista: mitä korkeampi on genotyypin lehtiosuus, sitä parempi on myös sulavuus. Kun valitaan korkean sulavuuden jalostusmateriaalia, valitaan siis lehtevää ja siten alhaisen korsiosuuden omaavaa materiaalia. Koska korsiosuus on hallitseva sadonmuodostuksessa, jää sato yleensä alhaiseksi.

Kuiva-ainesato lisääntyy nurmikasvuston kehittyessä, mutta vastaavasti sulavuus alkaa tietyn pisteen jälkeen laskea. Tätä laadun alenemaa voidaan pienentää jalostamalla lajikkeita, joiden sulavuus laskee suhteellisesti hitaammin kasvin vanhetessa, sen sijaan että keskitytään pelkästään korkean sulavuuden tavoitteluun (McElroy & Christie 1986).

Tässä tutkimuksessa haluttiin tutkia tarkemmin eri timoteigenotyyppien sadontuottokykyä ja sulavuutta. Koska hankkeen aiemmassa vaiheessa havaittiin eroja timotein eri versotyyppien sulavuudessa, oli ensimmäisenä tavoitteena selvittää eroavatko tutkimusmateriaalina käytetyn genotyyppiaineiston timoteikloonit toisistaan versotyyppijakauman, eli vegetatiivisten (VEG), vegetatiivisten elongoituvien (ELONG) ja generatiivisten (GEN) versojen sato-osuuksien osalta ja selittääkö versotyyppijakauma genotyyppien välistä vaihtelua sadonmuodostuksessa ja rehuarvossa. Toisena tavoitteena oli selvittää lehtien massaosuuden (LWR, Leaf Weight Ratio) ja korren ominaisuuksien (iNDF, iNDF:ligniniini, D-arvo, OAS) merkitystä sadonmuodostukseen ja rehuarvoon; pyrkimys oli löytää esimerkiksi sellaisia korsiominaisuuksia, joissa yhdistyisivät hyvä sadontuottokyky ja korkea sulavuus. Kolmantena tavoitteena oli selvittää ensimmäisen ja toisen niiton satojen ja rehuarvojen eroavaisuuksien syitä.

5.2 Aineisto ja menetelmät

5.2.1 Koejärjestely ja tutkittava kasvimateriaali

Tutkittavana kasvimateriaalina oli timotein laatu jalostusaineiston ns. eliittikloonina aineisto (Boreal Kasvinjalostus Oy). Tutkimukseen valittiin genotyypit aiemmassa TIMPPA-hankkeessa mitattujen ensimmäisen sadon parametrien perusteella. Valinta tehtiin sadon korsiosuus × kokonaissulavuus -regression avulla

siten, että mukana oli sulavuudeltaan keskimääräisiä (pieni poikkeama keskiarvosta) ja ääreviä genotyypp-
pejä (suuri poikkeama keskiarvosta). Genotyypit jaettiin kolmeen luokkaan: 1 = hyvä sulavuus suhteessa
korren osuuteen sadossa, 2 = keskimääräinen, 3 = heikko sulavuus suhteessa korren osuuteen sadossa
(tarkemmin kloonien ominaisuuksista ja valintaperusteita ks. taulukko 1). Koejäseniä oli kaikkiaan 17
kpl: vanhemmais-kloonit (2 kpl), timoteigenotyypit (11 kpl), sekä timotei- ja nurminatakontrollit (2 + 2
kpl), joista nurminadat kuitenkin jätettiin tarkastelun ulkopuolelle.

Taulukko 1. Koejäsenten numerointi ja valintaperusteet.

Luokka	Koejäsen	Valintaperuste
1	34	Korkea korren sulavuus
1	50	Korkea totaalisulavuus, korkea korren sulavuus, totaalisulavuudella suuri (posi- tiivinen) poikkeama keskiarvosta
1	51	Korkea korren osuus, mutta hyvä totaalisulavuus, totaalisulavuudella suuri (posi- tiivinen) poikkeama keskiarvosta
1	56	D-arvon lasku hidas
1	65	Poikkeuksellisen hyvä korren sulavuus, D-arvon lasku hidas
1	85	Korren sulavuus hyvä, totaalisulavuudella suuri (positiivinen) poikkeama keskiar- vosta
1	KAS8	Vanhemmais-kloonit
2	33	Keskimääräinen kloonit sulavuudeltaan ja korsiosuudeltaan
2	36	D-arvon lasku nopea
2	63	Alhainen korsiosuus, D-arvon lasku kohtuullinen
2	KAS9	Vanhemmais-kloonit
2	lki	Kontrollit
3	41	Korren sulavuus heikko
3	84	Alhainen korren sulavuus
3	Grindstad	Kontrollit
-	Antti	Nurminata
-	Salten	Nurminata

5.2.2 Kenttäkokeen perustaminen ja hoitotoimenpiteet

Kenttäkoe toteutettiin lohkoittain satunnaistettuna kokeena MTT Maaningan tutkimusasemalla Pohjois-
Savossa vuosina 2007–2009. Kenttäkoe perustettiin 2007 kolmena kerranteena. Koealueen maalaji oli
hienoa hietaa (HHt), pH 7,0, viljavuus-P 28 mg/l (korkea) ja viljavuus-K 171 mg/l (tyydyttävä). Koealu-
eelle kylvettiin suojakasvustoksi timoteita 3 x 1,5 m ruutuihin 13.6. Kylvökoneen kaksi kylvö-
vannasta tukittiin, ja tyhjien rivien päät kylvettiin kylvökepillä niin, että genotyyppipottitaimille jäi ruutujen kes-
kelle kahden kylvörivin levyinen tyhjä alue. Pottitaimet (5 x 5 cm) istutettiin kahteen riviin 10 cm välein
24.7. Satoruudun koko oli siis 25 cm x 100 cm.

Kasvusto sai perustamisvaiheessa 54 kg ha⁻¹ N, 18 kg ha⁻¹ P ja 24 kg ha⁻¹ K (NuY2). Koealue niitettiin
syksyllä (23.8.) puhtaaksi 7 cm sänkeen.

Satovuosien hoitotoimien ja niittojen ajoitus on koottu taulukkoon 2. Vuoden 2008 keväällä koealue lan-
noitettiin Nurmen NK1 lannoitteella (20-0-7) 500 kg/ha. Näytteenoton ja tasausniiton jälkeen lannoitettiin
Nurmen NK2:lla (20-0-15) 500 kg/ha. Typpitaso oli lannoituksissa 100 kg/ha/niitto. Fosforilisää ei tarvit-
tu maaperän korkean P-pitoisuuden vuoksi. Myös toisen sadon näytteenoton jälkeen koealue niitettiin
tasaiseksi. Ruuduilta kitkettiin niittojen jälkeen rikkakasveja. Syksyllä koealue niitettiin 7 cm:n sänkeen.

Vuonna 2009 kevätlannoituksessa käytettiin Nurmen Y1-lannoitetta (20-3-5) 500 kg/ha. Rikkakasveja
(voikukka, kylänurmikka, juolavehna, piharatamo, orvontädyke) alkoi esiintyä runsaammin, joten niitä
kitkettiin jo keväällä (25–26.5.). Toiselle sadolle käytettiin lannoitteena Nurmen NK2:ta (20-0-15) 500
kg/ha. Näytteenottojen jälkeen koealue niitettiin 7 cm sänkeen. Rikkakasveja kitkettiin myös kesän aikana
(1.7.). Joillakin koeruuduilla rikkakasvit kasvoivat tästä huolimatta voimakkaasti, mikä huomioitiin tulos-
ten laskennassa.

Taulukko 2. Kokeen niitto- ja lannoituspäivämäärät sekä niiton aloitusta vastaava tehoisa lämpösusma ($LS, > 5^{\circ}C$).

	Pvm		LS, C° vrk	
	2008	2009	2008	2009
Lannoitus 1	8.5.	13.5.		
Niitto 1	18–19.6.	17–18.6.	267	285
Tasausniitto, 7 cm	26.6.	22.6.		
Lannoitus 2	27.6.	30.6.		
Niitto 2	11–12.8.	4–6.8.	436	522

5.2.3 Havainnot

Perustamisvuoden aikana koejäsenten kasvuunlähtöä tarkkailtiin istutuksen jälkeen ja merkittiin muistiin epätavallisen runsaat versokuolemat, kellastuminen sekä muut poikkeamat normaalista kasvusta. Nurmi-vuosina kasvustosta mitattiin ruuduittain keskimääräinen korkeus ja ylimmän kielekkeen tai korvakkeen korkeus. Myös lakoprosentit ja rikkaruohojen määrä ja lajisto havainnoitiin tarvittaessa. Ensimmäisenä vuonna havainnot aloitettiin vasta ensimmäisen näytteenoton jälkeen, joten havainnot ei ollut vielä ensimmäisen sadon osalta käytettävissä.

Sato määritettiin kahdesti kasvukaudessa. Ensimmäisen sadon näytteet otettiin, kun D-arvoennuste oli 680–700 g kg⁻¹ ka. Toinen näytesato korjattiin, kun kasvusto oli tarpeeksi varttunutta, eli kun aitokorrellisia versoja alkoi olla runsaasti tai kun kasvusto nurmen tyvellä alkoi selvästi kuolla. Kasvusto leikattiin saksilla 1 metrin matkalta 3 cm:n sänkeen. Kokonaisnäytteen pinta-alaksi tuli 0,25 m². Tutkittavien genotyyppien kokonaistuoremassa punnittiin ja näyte jaettiin käsin kahteen yhtä suureen osaan: kokonaissatonäytteeseen ja fraktioitavaan näytteeseen. Fraktioinnissa näyte jaettiin versotyyppisiin (VEG, ELONG, GEN; ks. luku 2) sekä muuhun kasvustoon (rikat, irtonainen elävä ja irtonainen kuollut genotyyppimateriaali). Eri versotyyppit jaettiin lehti-, korsi- ja kukintofraktioihin, sekä kuolleeseen solukkoon. Lehtifraktio käsitti ainoastaan lehtilavan, lehtituppi sisällytettiin korsifraktioon. Eri fraktioiden sekä kokonaissatonäytteen tuorepainot punnittiin ja ne kuivattiin +60 °C lämpötilassa 24–40 h, jonka jälkeen niiden kuivaainemassa punnittiin. Punnitustuloksista laskettiin nurmisato (kg ka ha⁻¹, ei rikkakasveja) ja eri fraktioiden osuudet kokonaissadosta massaprosenteina.



Kokonaissatonäytteestä analysoitiin rehuarvosarja (tuhka, OAS, D-arvo, NDF, iNDF, ligniini, ADF, raakavalkuainen) NIRS-menetelmällä Boreal Kasvinjalostus Oy:n laboratoriossa. Lisäksi laskettiin muuntokelpoisen energian sato (GJ ME ha⁻¹) ja typen hyväksikäyttö. Korsifraktioista mitattiin sulavuuteen vaikuttavia arvoja sekä laskettiin iNDF:n ja ligniinin suhde. Ensimmäisestä sadosta saatiin tilastolliseen analyysiin riittävä määrä tuloksia ainoastaan GEN-korsista, toisesta sadosta vastaavasti ELONG-korsista. Kaikista koejäsenistä ei saatu lainkaan tuloksia näytteen vähyyden vuoksi.

Kasvukausien säähavainnot (lämpösusma, sademäärä) saatiin MTT Maaningalla sijaitsevalta Ilmatieteen laitoksen sääasemalta. Maaperän kosteutta seurattiin 20 cm ja 40 cm syvyydelle asetetuilla tensiometrillä (2 per syvyys; Tensiometer 2710A, Soilmoisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA).

5.2.4 Tilastolliset analyysit

Tulokset analysoitiin SAS 9.2-ohjelmalla (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Varianssianalyysillä (PROC MIXED) analysoitiin nurmisato, LWR, OAS, D-arvo, energiasato, kasvuston korkeus, kehitysaste sekä versotyyppien osuudet. Koejäsen oli mallissa kiinteänä muuttujana ja kerranne satunnaisena. Rikka-

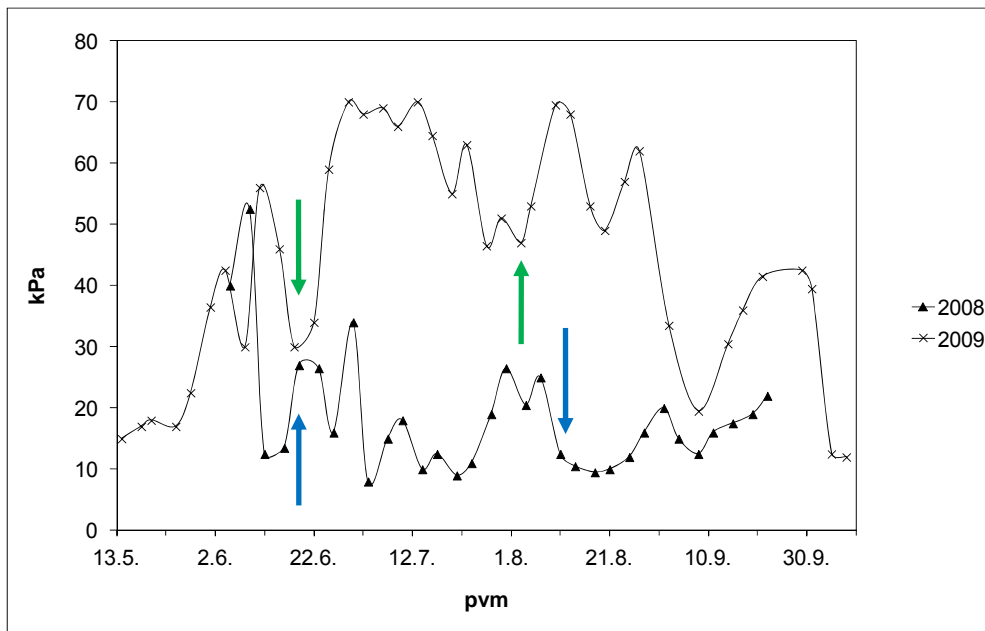
kasvipitoisuutta käytettiin kovariaattina silloin kun rikkojen osuus oli analyysissä merkitsevä. Neliöjuurimuunnosta käytettiin, kun aineiston varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut. Versotyypin osuudesta, nurmisadosta, sulavuudesta sekä lehtien ja kuolleen materiaalin osuuksista tehtiin korrelaatioanalyysi käyttäen Pearsonin korrelaatiokertoimia. Tilastoanalyysissä osa ruuduista jouduttiin jättämään analyysien ulkopuolelle korkean rikkapitoisuuden vuoksi. Toisessa niitossa ruudut poistettiin, jos rikkapitoisuus oli yli 70 %. Ensimmäisessä sadossa rikkakasveja oli huomattavasti vähemmän, jolloin yli 20 % rikkoja sisältäviä ruutuja ei otettu mukaan analyysiin. Tilastollisissa analyysissä havaittiin yhdysvaikutuksia satovuosien, niittojen ja koejäsenten välillä. Tämän vuoksi vuodet ja niitot erotettiin tilastollisissa analyysissä toisistaan.

5.3 Tulokset

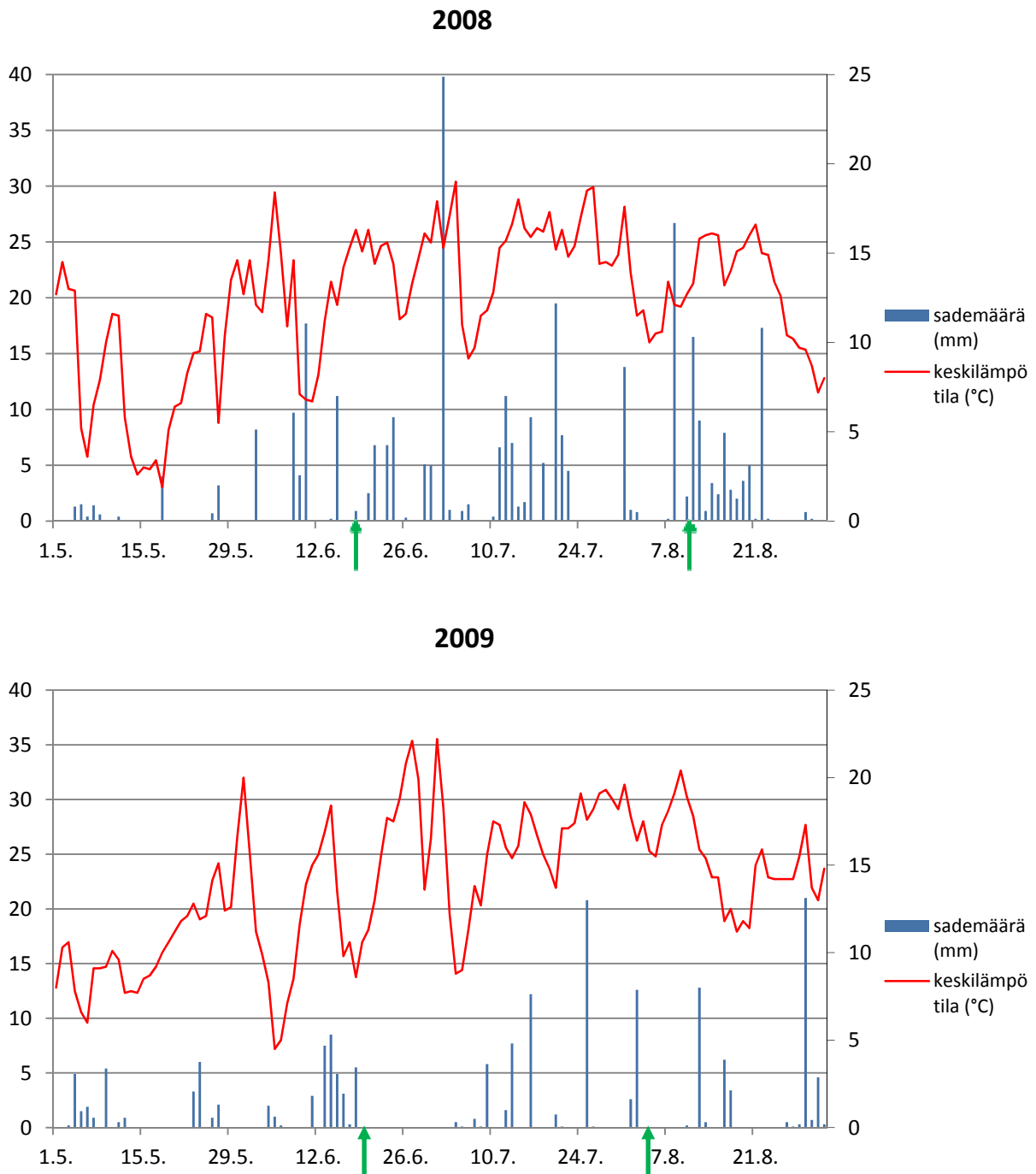
Ensimmäinen satovuosi oli sateinen ja viileämpi kuin toinen vuosi (Taulukko 3). Ensimmäisen sadon niitosta toisen sadon niittoon kului ensimmäisenä vuonna 55–56 päivää, toisena vuonna 48–50 päivää. Vuorokauden keskilämpötila niittojen välillä oli ensimmäisenä vuonna noin 14,5 °C ja toisena vuonna noin 17,1 °C. Tämän vuoksi toisena vuonna lämpösummaa kertyi 2. sadolle selvästi enemmän kuin ensimmäisenä vuonna (Taulukko 2). Vuoden 2008 heinäkuu oli erityisen sateinen, kun taas vuosi 2009 oli kauttaaltaan poikkeuksellisen kuiva (Kuva 2.).

Taulukko 3. Kuukausittaiset keskilämpötilat ja sademäärät kasvukausina 2008 ja 2009 sekä pitkän ajan keskiarvot.

	Keskilämpötila (°C)			Sademäärä (mm)		
	2008	2009	1970-2000	2008	2009	1970-2000.
Touko	8,3	10,6	8,5	13,5	28,5	41,8
Kesä	13,2	13,4	14,3	87,8	35,9	65,6
Heinä	15,3	16,3	16,5	131,5	51,0	73,8
Elo	12,8	15,3	14,0	103,1	65,5	83,8
Syys	7,9	11,4	8,8	25,4	19,9	56,4
Touko-Syys	14,3	13,1	12,4	361,3	200,8	321,4



Kuva 2. Maan kosteutta kuvaavat tensiometriin imupaineet 20 cm syvyydessä vuosina 2008 ja 2009. Mitä suurempi imupaine, sitä kuivempi maa. Niittöpäivät sininen nuoli = 2008; vihreä nuoli = 2009.



Kuva 1. Sademäärä ja keskilämpötila Maaningalla vuosina 2008 ja 2009. Niittöpäivät merkitty nuolella.

Genotyyppien versojakauma

Koejäsenet poikkesivat versotyypijakaumaltaan lähes kaikkien satojen osalta (Taulukko 3). Ainoastaan ensimmäisen satovuoden ensimmäisessä sadossa koejäsenten välille ei muodostunut merkittävää eroa minkään versotyypiluokan sisälle. VEG-versojen osuus kokonaissadosta oli lähes merkityksetön (< 3 %) ensimmäisissä sadoissa verrattuna ELONG- ja GEN-versojen osuuksiin. Toisessa sadossa VEG-versoja oli huomattavasti enemmän ja samalla myös vuosivaihtelu genotyyppien sisällä suureni.

ELONG-versoja oli ensimmäisessä sadossa selvästi vähemmän kuin GEN-versoja, eikä vuosivaihtelu ollut kovin suurta. Toisessa sadossa ELONG-versot muodostivat keskimäärin suurimman osuuden kuiva-ainesadosta, mutta muutamien genotyyppien vuosivaihtelu oli suuri: esimerkiksi KAS8:n ELONG-osuus oli 16 % vuonna 2008 ja lähes 75 % vuonna 2009.

GEN-versot muodostivat 70–92 % ensimmäisen niiton sadosta eikä vuosivaihtelu ollut kovin suurta. Toisessa niitossa osuus oli selvästi alempi (0–45 %) ja myös vuosivaihtelu genotyyppien sisällä oli suurempaa kuin ensimmäisessä niitossa. Kloonit 51 ja Grindstad tuottivat tasaisesti paljon GEN-versoja toisessa sadossa. Sen sijaan vanhemmais-kloonilla KAS8 GEN-versoja oli jopa 45 % vuonna 2008 mutta vain 12 % vuonna 2009.

Kontrollilajikkeet Iki ja Grindstad erosivat versotyyppijakaumaltaan siten, että VEG-versojen osuus oli Ikillä korkeampi kuin Grindstadilla, erityisesti toisessa sadossa. ELONG-versojen osuuksien osalta lajikkeet eivät eronneet merkittävästi, mutta Ikin ELONG-versojen osuus oli pääsääntöisesti korkeampi kaikissa sadoissa. Ensimmäisen vuoden ensimmäistä satoa lukuun ottamatta Grindstadilla oli merkittävästi enemmän GEN-versoja kuin Ikillä. Erityisesti ero näkyi toisena satovuonna.

Molempien vanhemmais-kloonien (KAS8, KAS9) versotyyppijakauma vaihteli vuosien välillä. KAS8:n GEN-versojen osuus oli suurempi ensimmäisen vuoden sadoissa, erityisesti toisessa sadossa, KAS9:lla vastaavasti toisena vuonna. Muista koejäsenistä erottuivat kloonit 63 suurella VEG-osuudellaan sekä kloonit 85 ja 41 suhteellisen suurella ELONG-osuudellaan. Kloonin 33 GEN-osuus puolestaan oli huomattavan korkea erityisesti ensimmäisissä sadoissa. Yleisesti ottaen toisen vuoden GEN-versojen osuus oli toisessa sadossa hyvin matala verrattuna ensimmäisen vuoden toiseen satoon, eivätkä monet koejäsenet muodostaneet toisena satovuonna lainkaan GEN-versoja toisessa sadossa.

5.3.1 Sato

Satoa tarkasteltiin kuiva-aine- (kg ha^{-1}) ja energiasadon (GJ ha^{-1}) perusteella (Taulukko 4). Ensimmäisenä vuonna koejäsenien sadot eivät eronneet merkittävästi kummassakaan niitossa, mikä johtui suuresta hajonnasta (CV 37–39 %). Toisena vuonna kloonit 33 ja Grindstad tuottivat korkeimman kuiva-ainesadon molemmissa niitoissa. Kloonit 33 tuotti nimenomaan hyvän ensimmäisen sadon ja Grindstad puolestaan hyvän toisen sadon. Heikkosatoisia koejäseniä olivat KAS8 sekä kloonit 56, jotka tuottivat vain noin 1/4–1/3 parhaimman genotyypin sadosta. Energiasadossa tilanne pysyi ääripäiden osalta samana. Ikin sato oli melko keskinkertainen: sekä kuiva-ainesato että energiasato olivat molempien vuosien ensimmäisissä sadoissa hieman keskimääräistä paremmat, toisissa sadoissa lähellä keskiarvoja. KAS9:n satotaso oli molempina vuosina keskimääräistä alhaisempi, mutta toisessa sadossa se ylsi kuitenkin lähemmäs keskiarvoa.

5.3.2 Kasvuston kehitys ja lehtien osuus

Kasvuston kehitystettä seurattiin Simon & Park (1981) -asteikolla ja mittaamalla kasvuston korkeutta (Taulukko 4). Ensimmäisessä sadossa (vain 2009) lähes kaikkien genotyyppien kehitysvaihe oli yli 50 mutta toisessa sadossa (molemmat vuodet) vain 3 genotyyppiä ylitti tai saavutti kehitystason 40. Grindstad kehittyi selvästi muita nopeammin, erityisesti toisessa niitossa. Grindstadin kasvusto oli myös selvästi korkein ja lehtiosuus puolestaan vertailun matalin kaikissa niitoissa. Iki kehittyi Grindstadia selvästi hitaammin. Sen kehitystaso ja kasvuston korkeus olivat kuitenkin kaikilla niitoilla hieman keskiarvoa korkeammat. Ikin lehtiosuus oli ensimmäisen vuoden ensimmäisessä sadossa lähellä keskitasoa, myöhemmissä sadoissa erityisesti toisena vuonna merkittävästi keskiarvon alapuolella.

Vanhemmais-kloonit KAS8 kasvoivat koejäsenistä heikoimmin. Sillä oli niitosta ja vuodesta riippumatta vertailun matalin kasvusto ja alhaisin kehitystaso. Toisaalta KAS8 oli hyvin lehtevä molempien vuosien ensimmäisissä sadoissa mutta yllättävästi toisessa sadossa KAS8:n lehtiosuus jäi kuitenkin keskiarvoa alhaisemmaksi. Erityisesti ero näkyi ensimmäisenä satovuotena. Vanhemmais-kloonit KAS9 oli lähellä keskiarvoa sekä kasvuston korkeuden että kehitystason osalta kaikissa niitoissa. Lehtien osuus vaihteli niitoittain keskiarvon molemmin puolin. Kloonit 50 ja 63 erottuivat muista koejäsenistä korkean LWR:n ansiosta erityisesti toisessa sadossa. Myös niiden kehitystaso jäi toisessa sadossa keskimääräistä alemmaksi. Huomattavaa oli kloonin 63 kehittyminen toisen vuoden ensimmäisessä sadossa: korkeasta kehitystasosta huolimatta sen lehtiosuus säilyi keskimääräistä suurempana. Sinänsä genotyyppien väliset erot kasvuston korkeudessa, kehitysvaiheessa ja lehtien osuudessa olivat huomattavasti suuremmat toisessa sadossa kuin ensimmäisessä: esimerkiksi lehtien osuuden osalta ero korkeimman ja matalimman lehtiosuuden välillä oli 28 prosenttiyksikköä toisessa sadossa ja ensimmäisessä sadossa vain noin puolet tästä (11–14 %-yksikköä).

5.3.3 Sadon orgaanisen aineen sulavuus ja D-arvo

Koko kasvuston sulavuutta tarkasteltiin D-arvon ja orgaanisen aineen sulavuuden (OAS) avulla (Taulukko 4). Koejäsenten sulavuudet erosivat toisistaan merkitsevästi molemmilla mittareilla niitosta riippumatta. Alhaisimmat sulavuudet olivat 47–104 g kg⁻¹ OA alempia kuin korkeimmat sulavuudet. Erot D-arvoissa hieman kaventuivat alhaisimpien D-arvojen ollessa 38–76 g kg⁻¹ ka alempia kuin korkeimmat D-arvot. Grindstadin sulavuus oli koejäsenistä keskimäärin alhaisin. Sen OAS oli vertailun matalin lukuun ottamatta ensimmäisen vuoden ensimmäistä satoa, mutta silloinkin se oli koejäsenten keskiarvoa alhaisempi. Grindstadin D-arvo oli matalin molempien vuosien toisessa sadossa. Ikin sulavuus oli molemmilla mittareilla hyvin lähellä keskiarvoa kaikissa sadoissa.

KAS8-vanhemmais-klooni oli sulavuudeltaan erittäin hyvä. Sen OAS oli korkein kaikissa niitoissa, paitsi toisen vuoden toisessa sadossa, jolloin sen analyysituloksia ei saatu sadon vähäisen määrän vuoksi. Myös sen D-arvo oli vertailun korkein molempien vuosien ensimmäisessä sadossa. Klooni 51 ensimmäisen sadon OAS oli toiseksi korkein. D-arvon mukaan tarkasteltuna klooniin järjestys muuttui, joskin erot ensimmäisessä sadossa olivat pieniä eri genotyyppien välillä. Toisessa sadossa vuosivaihtelu oli suurempaa, mutta klooniin 50 ja 65 OAS:t olivat KAS8:n jälkeen korkeimmat. Vanhemmais-klooni KAS9:n sulavuus oli lähellä keskiarvoa kaikissa niitoissa molempina vuosina. Jo alun perin huonosti sulaviksi luokitellut klooniin 41 ja 84 erottuivat joukosta heikolla sulavuudellaan erityisesti ensimmäisissä niitoissa. Klooni 84 oli sekä OAS:n että D-arvon osalta heikoin ensimmäisenä vuonna. Myös toisena vuonna sen sulavuusarvot jäivät ensimmäisessä sadossa selvästi alle keskiarvon ollen samaa luokkaa Grindstadin kanssa. Toisena vuonna klooniin 41 D-arvo oli vertailun alhaisin ensimmäisessä sadossa.

5.3.4 Korren ominaisuudet

Korren ominaisuuksissa tarkastelun kohteena olivat ADF-, iNDF-, NDF-, ligniini-, raakavalkuais- ja tuhkapitoisuudet, sekä D-arvo ja iNDF:ligniniin-suhde (Taulukko 5). Molempien vuosien ensimmäisissä sadoissa tarkastelussa oli ainoastaan GEN-versojen korsiä, toisessa sadossa puolestaan korret olivat pelkästään ELONG-versoista. Ensimmäisessä sadossa näytteitä oli kaikista muista genotyypeistä paitsi KAS8:sta. Toisessa sadossa näytteitä saatiin vain noin puolesta genotyypin kokonaisuudesta.

Yleistasoltaan korren ominaisuudet olivat melko samanlaiset ensimmäisessä ja toisessa sadossa (pl. raakavalkuainen (rv) ja tuhka), vaikka ensimmäisen sadon korsinäytteet olivatkin GEN-versoista ja toisen sadon näytteet olivat ELONG-versoja. Vuoden 2008 toisen sadon ominaisuudet poikkesivat eniten muista näytteenottohetkistä. Genotyyppien välisiä eroja löytyi lähinnä ensimmäisessä sadossa, toisessa sadossa havaittuihin eroihin liittyi suurempi riski ($p < 0,10$). Lisäksi ensimmäisessä sadossa erot olivat säännönmukaisempia eli genotyyppien ominaisuudet olivat samankaltaisempia yli vuosien kuin toisessa sadossa. Osin tätä selittää myös se, että toisen sadon näytteitä saatiin eri vuosina osin eri genotyypeistä. Ensimmäisen satovuoden tuloksista saatiin hieman enemmän merkitseviä eroja (esim. rv, tuhka) kuin toisen vuoden tuloksissa.

Sekä kontrollilajikkeet että vanhemmais-klooni KAS9 sijoittuivat lähelle keskiarvoa kaikkien ominaisuuksiensa suhteen. Vanhemmais-klooni KAS8:sta ei saatu lainkaan tuloksia näytemäärän vähyydestä johtuen. Molempien vuosien ensimmäisissä sadoissa klooni 51 erottui selvimmin edullisten korsiominaisuuksien ansiosta: sen ADF-, iNDF-, NDF- ja ligniinipitoisuudet olivat alhaisimmat ja vastaavasti OAS ja D-arvo olivat korkeimmat. Myös klooniin 50 ja 63 korsilla oli korkea OAS ja D-arvo suhteessa muihin genotyyppihin. Sen sijaan Klooniin 36, 41 ja etenkin klooniin 84 ADF-, iNDF-, NDF- ja ligniinipitoisuudet olivat korkeat, ja vastaavasti sulavuus ja D-arvo olivat alhaiset.

Toisessa sadossa tilastollisesti merkittäviä eroja havaittiin vain ensimmäisenä vuonna NDF-pitoisuudessa OAS:ssa sekä D-arvossa. Klooniin 34 korsiosuus oli korkeasta NDF:sta huolimatta sulavuudeltaan keskimääräinen. Klooniin 33 matala NDF-pitoisuus ei sitä vastoin parantanut sen sulavuutta. Kontrollilajikkeista Iki erottui hyvällä sulavuudellaan. Toisen vuoden 2. niitosta ei havaittu lainkaan merkitseviä eroja genotyyppien välillä korren ominaisuuksien osalta.

5.3.5 Sadon määrään ja sen orgaanisen aineen sulavuuteen ja D-arvoon vaikuttavat tekijät

Versotyypin vaikutus

Korkea GEN-osuus nosti nurmisatoa merkittävästi kaikissa sadoissa (Taulukko 6). Suuri ELONG-versojen osuus sen sijaan laski nurmisatoa ensimmäisissä niitoissa mutta ei vaikuttanut sadon määrään toisessa niitossa. VEG-osuus laski nurmisatoa ensimmäisen vuoden toisessa niitossa.

Versotyypijakauma ei vaikuttanut lainkaan ensimmäisen sadon OAS:een tai D-arvoon. GEN-osuus ja OAS korreloivat negatiivisesti toisessa sadossa, mutta D-arvoon GEN-osuudella ei ollut vaikutusta. ELONG-osuus heikensi sulavuutta jonkin verran toisessa sadossa. Erityisen selvää oli, että VEG-osuus nosti sulavuutta ja D-arvoa molempien vuosien toisessa sadossa.

Korkea GEN-osuus alensi LWR:a kaikissa niitoissa. ELONG-osuus ja LWR korreloivat positiivisesti molempien vuosien ensimmäisessä sadossa mutta toisessa sadossa ELONG-osuudella ja LWR:lla oli sitä vastoin lievä negatiivinen korrelaatio, tosin ei merkitsevä. VEG-osuus korreloi positiivisesti lehtien osuuden kanssa ensimmäisen vuoden ensimmäisessä sadossa sekä molempien vuosien toisissa sadoissa. Molempien vuosien toisessa sadossa VEG-osuus lisäsi kuolleen materiaalin osuutta kasvustosta ($p < 0,001$; $0,004$), ELONG-osuus puolestaan laski sitä. ELONG- ja GEN-osuuksien välillä oli vahva negatiivinen korrelaatio erityisesti ensimmäisessä sadossa kun taas toisessa sadossa ELONG ja VEG korreloivat vahvasti negatiivisesti.

Lehtiosuuden ja kuolleen materiaalin merkitys

Nurmisato ja LWR korreloivat negatiivisesti kaikissa niitoissa, mutta korkea LWR nosti nurmikasvuston sulavuutta (OAS; Taulukko 6). LWR ja D-arvo korreloivat positiivisesti vain ensimmäisen vuoden niitoissa. Kuolleen materiaalin osuus korreloi positiivisesti LWR:n kanssa ensimmäisen vuoden ensimmäisessä sadossa. Hieman yllättävää oli kuolleen materiaalin osuuden positiivinen korrelaatio OAS:n (2008 1. sato, 2009 2. sato) ja D-arvon (2009 2. sato) kanssa. Vuoden 2009 osalta tämä selittyy osaksi sillä, että sekä kuolleen materiaalin osuus että OAS korreloivat molemmat positiivisesti VEG versojen osuuden kanssa.

Kasvuston korkeuden ja kehitysasteen merkitys

Kasvuston korkeudella ja kehitysasteella oli voimakas positiivinen korrelaatio nurmisadon määrän kanssa kaikissa niitoissa (Taulukko 6). Orgaanisen aineen sulavuuteen niiden vaikutus oli sitä vastoin negatiivinen. Kasvuston korkeus ja kehitysaste laskivat myös D-arvoa, erityisesti 2. sadossa. Myös toisen satovuoden ensimmäisessä sadossa D-arvo laski korkeuden ja kehitysasteen kasvaessa, mutta vaikutus ei ollut yhtä merkittävä kuin toisessa sadossa. Korkeus ja kehitysaste korreloivat voimakkaan negatiivisesti LWR:n kanssa kaikissa niitoissa, erityisen voimakas korrelaatio oli toisen vuoden toisessa sadossa.

Korren ominaisuuksien merkitys

Korren ominaisuuksien vaikutuksista koko sadon määrään ja sulavuuteen ei tehty erikseen korrelaatioanalyysiä, sillä näytteet otettiin osittain eri genotyypeistä ja eri niitoissa eri versotyyppeillä olevista kasveista. Ensimmäisissä niitoissa korren alhaiset ADF-, iNDF- ja ligniinipitoisuudet vaikuttivat positiivisesti korren sulavuuteen. Ensimmäisen vuoden toisessa sadossa yhteys ei ollut yhtä suora. Toisena vuonna toisen sadon tulokset eivät poikenneet toisistaan merkitsevästi.

5.4 Tulosten tarkastelu

5.4.1 Versotyypijakauman vaihtelu

Koejäsenten ensimmäisen vuoden ensimmäisen sadon versotyypijakauman samankaltaisuus keskenään saattoi johtua siitä, etteivät edellisenä kesänä 10 cm:n välein istutetut pottitaimet olleet vielä muodostaneet tyypillistä kasvustoa. Niinpä genotyypeille ominaiset piirteet kasvussa ja sadonmuodostuksessa eivät ehtineet tulla täysin esiin. Tästä eteenpäin koejäsenten väliset erot versojakaumassa olivat hyvin selvät.

Vaikka kloonien versotyypijakaumat poikkesivat toisistaan ensimmäisen niiton jälkeen, jakauman perinnöllisyys oli kaiken kaikkiaan yllättävän pieni. Ensimmäisessä niitossa syynä oli osittain vaihtelun vähyys, sillä kaikkien kloonien versotyypijakaumat olivat tilastollisista eroista huolimatta verrattain samankaltaiset. Toisessa niitossa vuosien välinen korrelaatio oli selvempi, muttei ELONG versojen osalta. Vuosien välisen korrelaation heikkoutta selittää osaksi se, että vuosien välinen ero kasvukauden säässä oli merkittävä: vaikka korjuuta aikaistettiin vuonna 2009, oli sadolle kertynyt lähes 90 astetta enemmän lämpösummaa kuin vuonna 2008. Toisaalta vuoden 2009 kuivuuden vaikutusta toisen niiton versotyypijakaumaan on myös vaikea arvioida: on mahdollista että osa VEG versojen suuremmasta osuudesta johtuu ensimmäistä leikkuuta seuranneesta kuivuudesta. Kuivuus todennäköisesti myöhästytti niiton jälkeistä kasvuunlähtöä, etenkin kun niitto tehtiin 3 cm korkeuteen, mikä heikentää jo timotein jälkikasvunopeutta suhteessa tyypilliseen 6–8 cm niittoon (Virkejärvi 2003). Myöhästyneen niitonjälkeisen kasvuunlähdön vuoksi versot eivät ehtineet kehittyä yhtä pitkälle kuin vuonna 2008, jolloin olosuhteet olivat kasvuunlähdölle edullisemmat.

Huomionarvoista on se, että timoteigenotyyppien VEG-versojen määrä ensimmäisessä niitossa ei korreloinut lainkaan jälkikasvun kanssa, kun taas laidunnurmilla VEG versot ovat jälkikasvun kannalta tärkeitä nimenomaan alkukesällä. (Virkejärvi 2004). Osin tulos johtuu siitä, että VEG versoja oli niittohetkellä hyvin vähän (< 3% ka:sta), mutta se on myös selvä todiste yleisen jälkikasvuteorian puolesta, jonka mukaan säilörehuasteella korjatun nurmen jälkikasvu riippuu ennen kaikkea hiilihydraatti- (ja mahdollisesti N-) varastoista, kun taas laitumella tärkeitä ovat aktiiviset meristeemit ja jäljelle jäänyt lehtiala (Richards 1993, Virkejärvi 2003, 2004). Esimerkiksi prosessipohjaisessa CATIMO-mallissa timoteinurmen jälkikasvu on pystytty ennustamaan kohtalaisen tarkasti juuri hiilihydraatti- ja N-varastojen dynamiikan avulla (Jing ym. 2012).

Kontrollilajikkeiden versotyypijakauman eroja saattaa selittää niiden maantieteellinen alkuperä. Grindstad on alun perin norjalainen paikallislajike ja se edustaa eteläistä kasvutyyppiä, kun taas Iki on Suomen Lapissa jalostettu pohjoista genotyyppiä edustava lajike. Syksyllä lyhenevä päivä aiheuttaa Ikillä korren kasvun hidastumista ja valmistautumista talveen (Seppänen 2010, henk. koht. tiedonanto). Tämä voi osaksi selittää Ikin Grindstadia alhaisempaa GEN-versojen määrää ja kehitystasetta erityisesti toisessa niitossa. Grindstad sen sijaan on nopeakasvuinen lajike, joten sen GEN-versojen määrä ehti kehittyä suureksi molemmissa niitoissa. Myös lämpötilalla voi olla vaikutusta versotyypijakauman muodostumiseen. Grindstad muodosti toisena, lämpimämpänä satovuonna 2. sadossa huomattavasti enemmän VEG-versoja ja suhteessa vähemmän ELONG ja GEN-versoja.

Genotyyppiaineistosta valittujen kloonien valintaperusteet ennakoivat melko hyvin niiden versotyypijakauman käyttäytymistä. Esimerkiksi kloonin 63 muodosti runsaasti VEG-versoja, minkä vuoksi sen korren osuus oli alhainen. Kloonin 51 puolestaan oli valittu korkean korsiosuuden mukaan ja se muodostikin erityisesti toisena satovuonna runsaasti ELONG- ja GEN-versoja VEG-osuuden jäädessä alhaiseksi. Korrelatiomatriisista havaittiin selkeimmin GEN-versojen kokonaisnurmistoa lisäävä vaikutus kaikissa niitoissa. VEG ja ELONG-osuudet vähensivät satoa joissain tapauksissa, mutta niiden vaikutus ei ollut yhtä selkeää.

ELONG ja GEN-versojen vahva negatiivinen korrelaatio erityisesti 1. sadossa johtui pääasiassa siitä, että kun ELONG-versot kehittyivät, niistä muodostui GEN-versoja. Tällöin GEN-versojen osuus lisääntyi ja vastaavasti ELONG-osuus pieneni, sillä VEG-versoista ei enää kehittynyt vastaavassa määrin ELONG-versoja.

5.4.2 Timoteikloonien sadontuotto ja orgaanisen aineen sulavuus

Koeruutujen pieni koko (0,25 m²) ja nurmipottien istutus riveihin 10 cm välein antaa vain suuntaa antavia tuloksia hehtaarisadoista. Vertailtaessa koejäseniä timotein virallisten lajikekokeiden tuloksiin vuosilta 2003–2010 (Kangas ym. 2010) havaittiin, että ainoastaan Grindstad ylsi toisena satovuonna lajikkeelle ominaiseen keskisatoon ja keskimääräinen kloonien satotaso oli huomattavasti virallisia lajikkeita matalampi. Versotyypierottelun mahdollistamiseksi koeruudut leikattiin 3 cm niittokorkeuteen, mikä lisää jonkin verran 1. niiton satoa. Höglindin ym. (2001) mukaan timotein kasvupisteet sijaitsevat suhteellisen korkealla. Timoteilaitumen jälkikasvun onkin raportoitu kärsineen matalasta leikkuusta (3 cm) verrattuna tavanomaisempaan 6 tai 9 cm leikkuuseen (Virkejärvi 2003), jotka ovat lähempänä tavanomaista säilörehun niittokorkeutta (7–10 cm). Siten voidaan hyvällä syyllä olettaa, että matala leikkuukorkeus oli keskeinen syy satotason alhaisuuteen yleensä. Se, että Grindstad pystyi silti tuottamaan kohtalaisen ja selväs-

ti muita paremman sadon, on huomionarvoinen seikka ja korostaa Grindstadin erilaisuutta suhteessa muihin koejäseniin.

Keskimääräinen D-arvo vuosina 2003–2010 on lajikekokeissa ollut Grindstadilla 1. niitossa 667 g kg⁻¹ ka ja 2. niitossa 662 g kg⁻¹ ka, ja Ikillä vastaavasti 668 ja 694 g kg⁻¹ ka. Niinpä tässä kokeessa sekä Grindstad että Iki jäivät D-arvossa lajikekokeita heikommalle tasolle, erityisesti 2. sadossa, jossa ero lajikekokeisiin oli keskimäärin -35 ja -45 g kg⁻¹ ka. Havaittuun alhaiseen sulavuuteen vaikutti epäilemättä näytteenotto-korkeus: mitä alemmalla näytteet leikataan, sen enemmän ne sisältävät korsimateriaalia. Timotein korsiosuus on tunnetusti lehtiä huonommin sulavaa (Akin 1989, Kondo ym. 1998, Höglind ym. 2005) ja korren sulavuus on kasvun tyvellä kaikista heikointa (Virkajärvi 2004). Matalan leikkuukorkeuden vuoksi myös kuollutta materiaalia on sisältynyt näytteisiin enemmän, ja sen rehuarvo on nimenomaan toisessa niitossa huono (ks luku 2). Toinen niitto ajoitettiin noin 6–7 viikon päähän ensimmäisestä niitosta eivätkä toiselle sadolle kertyneet lämpösummat (v. 2008: 436 °C vrk; v. 2009: 522 °C vrk; vrt. luku 2) olleet erityisen korkeita, niiton myöhästyminen optimaalisesta lienee pienempi syy. Näiden syiden vuoksi on ymmärrettävää, että myös kloonaineiston keskimääräinen sulavuus jäi virallisten lajikekokeiden keskiarvoja (1. niitto: 675 g kg⁻¹ ka ja 2. niitto: 679 g kg⁻¹ ka) alemmaksi erityisesti 2. sadossa. Ne siis aliarvioivat kyseisten kloonien perinnöllisen sulavuuden eli sen mitä kyseisten kloonien D-arvo olisi ollut, jos ne olisi korjattu normaaliin korkeuteen. Huomioitavaa oli usean koejäsenen heikompi sulavuus 2. sadossa, kun tilanne oli virallisissa lajikekokeissa täysin päinvastoin.

Sinänsä aineistossa havaittu vaihtelu orgaanisen aineen sulavuudessa (vaihteluväli 632–742 g kg⁻¹ OA) ja D-arvossa (vaihteluväli 614–692 g kg⁻¹ ka) eri genotyyppien välillä oli huomattavaa ja selvästi suurempaa kuin Bélanger & McQueenin (1997) ja Claessens ym. (2005) tutkimuksissa.

Korrelaatiomatriisista havaittiin selkeimmin GEN-versojen kokonaisnurmisaatoa kohottava vaikutus kaikissa niitoissa. VEG ja ELONG-osuudet alensivat satoa joissain tapauksissa, mutta niiden vaikutus ei ollut yhtä selkeä. ELONG-versojen erityisesti 2. sadon sulavuutta alentava vaikutus selittyy VEG-versojen paremmalla sulavuudella. GEN-versojen osuus kokonaissadosta oli 2. niitossa melko pieni, joten ne eivät vaikuttaneet sulavuuteen yhtä paljon kuin ELONG-versot.

Vastoin tutkimuksen päähypoteesia versotyyppijakauma ei selittänyt yleisesti genotyyppien välisiä eroja sadon määrässä tai orgaanisen aineen sulavuudessa. Siten havaitut tulokset ovat ristiriidassa luvussa 2 esitettyjen Tammisto II- timotein tulosten kanssa. Aineistoissa on kuitenkin selvä ero: Tammisto II-koe suoritettiin aikasarjana yhdellä genotyyppillä, kun taas tämä tutkimus suoritettiin 15 genotyyppillä mutta korjuu suoritettiin samalla hetkellä kaikille koejäsenille.

5.4.3 Kehitysrytmi ja sulavuus sekä korren ominaisuudet

Kehitysnopeus ja lehtiosuus selittivät kasvuston sulavuutta paremmin kuin versotyyppijakauma (taulukko 6). Mitä korkeampi kasvusto tai mitä edistyneempi kehitysvaihe, sen huonompi oli sulavuus (kuva 3 ja 4). Sinänsä tämä ei ole yllättävää ja samanlaisia tuloksia ovat raportoineet mm. Bélanger & McQueen (1997). Heidän mukaansa nopeammin kehittyvillä timoteilajikkeilla sulavuus (*in vitro true digestibility, IVTD*) oli alhaisempi, kun verrattiin saman korjuupäivän tuloksia, kuten tässä kokeessa. Kun vertailu suoritettiin saman kehitysvaiheen sisällä, nopeammin kehittyvillä lajikkeilla oli IVTD korkeampi kuin hitaammin kasvavilla lajikkeilla (Bélanger & McQueen 1997). Tässä kokeessa kasvuston kehitysnopeudella ja valintaperusteena käytetyllä sulavuuden alenemisnopeudella oli havaittavissa yhteys. Hitaasti laskevan D-arvon perusteella valitut koejäsenet, kuten kloonit 56 ja 65 olivat kehitysnopeudeltaan alemmalla keskitasoa. Keskimääräisen sulavuuden ja nopean D-arvon laskun perusteella valittu klooni 36 puolestaan kehittyi nopeasti. Kasvurytmin siis voidaan olettaa vaikuttavan eri kloonien tai lajikkeiden sulavuuden alenemisnopeuteen. McElroyn ja Christien (1986) mukaan hidas sulavuuden alenema voisi olla pelkkää niittoajan korkeaa sulavuutta parempi laatujaalostuksen tavoite. Heidän tutkimuksensa mukaan jalostuksen kautta olisi mahdollista kehittää lajikkeita, joiden sulavuus olisi korkea optimaalisena korjuuajankohtana ja joiden sulavuuden aleneminen olisi kuitenkin suhteellisen hidasta. Tämä auttaisi vähentämään myöhästyneestä korjuusta aiheutuvaa nurmisadon laadun huononemista. Lehtien osuuden nousu paransi erityisesti orgaanisen aineen sulavuutta, D-arvoon vaikutus oli vähäisempi. Tämä johtui kivennäisten korkeammasta pitoisuudesta lehdissä (ks. luku 2), mikä alentaa niiden D-arvoa.

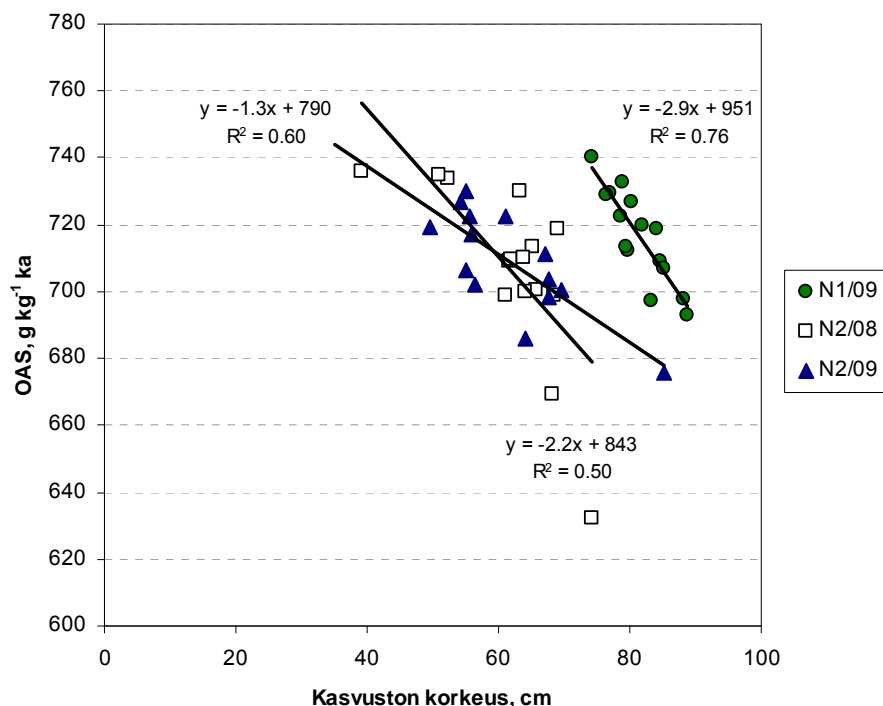
Timoteiyksilöiden kehitysrytmin ja korren ligniinipitoisuuden välillä havaittiin yhteys ainakin osalla koejäsenistä. Deinum ym. (1981) mukaan nopea korrenmuodostus voi vähentää lignifikaatiota. Grindstadin kehitysrytmi oli selkeästi muita koejäseniä nopeampi koko kokeen ajan ja sen kokonaissulavuus oli ylei-

sesti ottaen heikko. Kuitenkin Grindstadin korren sulavuus oli lähellä keskiarvoa erityisesti 1. niitoissa. Tämä voi johtua nopean korrenmuodostuksen aiheuttamasta lignifikaation vähenemisestä, sillä Grindstadin korren ligniinipitoisuus oli varsinkin 1. niitoissa lähellä keskiarvoa tai jopa sen alle. Iki oli Grindstadia paremmin sulava erityisesti 2. sadossa, jolloin sen korren ligniinipitoisuus oli myös alhaisempi. Iki on pohjoinen lajike ja lyhenevä päivänpituus saattaa hidastaa tai ehkäistä sen korren muodostusta voimakkaasti 2. sadossa (Hay & Pedersen 1986). Eteläisemmällä Grindstadilla vaikutus voi olla vähäisempi ja tästä saattoi johtua sen nopea kehitys ja aitokorrellisten GEN-versojen suhteellisen suuri osuus myös 2. sadossa.

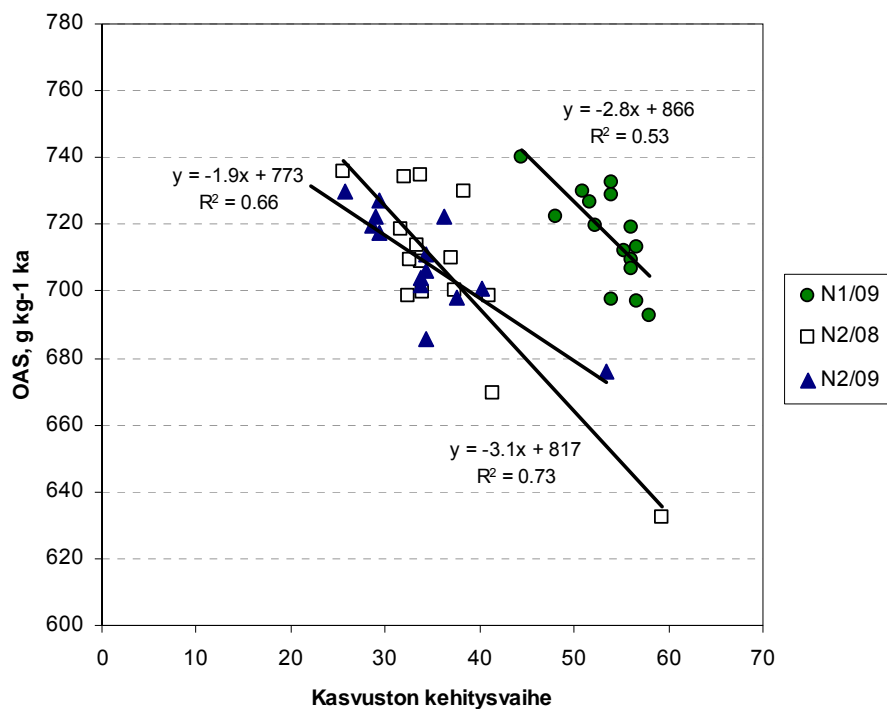
Grindstadin nopea kehitysrytmi olisi soveltunut paremmin aikaisempaan korjuuajankohtaan, jolloin sen sulavuus olisi todennäköisesti ollut korkeampi. Niittoaajankohdan aikaistaminen olisi kuitenkin vastaavasti alentanut satoa. Aikaisempi korjuu voinee alentaa myös toista satoa, sillä Höglindin ym. (2005) tutkimuksen mukaan aikaisessa tähkälletulovaiheessa korjattu Grindstadin 1. sato alensi 2. sadon määrää verrattuna myöhäisemmässä tähkämisvaiheessa tehtyyn 1. niittoon.

Korren lignifioitumisen on havaittu olevan kasvien mekaanista kestävyyttä parantava tekijä, jota tapahtuu tuulen ja muun mekaanisen rasitteen seurauksena. Myös lehtituppi, joka botaanisessa fraktioinnissa luetaan yleensä korsifraktioon, on merkittävä tukiorgaani (Kärkönen ym. 2012). Esimerkiksi kasvihuoneissa tuulettomissa oloissa kasvatetun nurmen korsiin ei muodostu ligniiniä samassa määrin, kuin ulkona normaalioloissa kasvaneen saman lajikkeen korsiin (Seppänen 2010, henk. koht. tiedonanto). Tämä on todennäköinen syy havaittuun voimakkaaseen negatiiviseen korrelaatioon kasvuston korkeuden ja sen orgaanisen aineen sulavuuden (OAS) välillä.

Koejäsenten korsien ligniinipitoisuudessa oli havaittavissa lievää kohoamista toisena, lämpimämpänä satovuonna. Deinumin ym. (1981) ja Bertrandin ym. (2008) mukaan pohjoisen alhaiset kasvulämpötilat ovat eduksi timotein sulavuudelle mikä selittyy sillä, että korkeampi lämpötila kasvukauden aikana nostaa ligniinin määrää suhteessa selluloosan määrään (Van Soest ym. 1978).

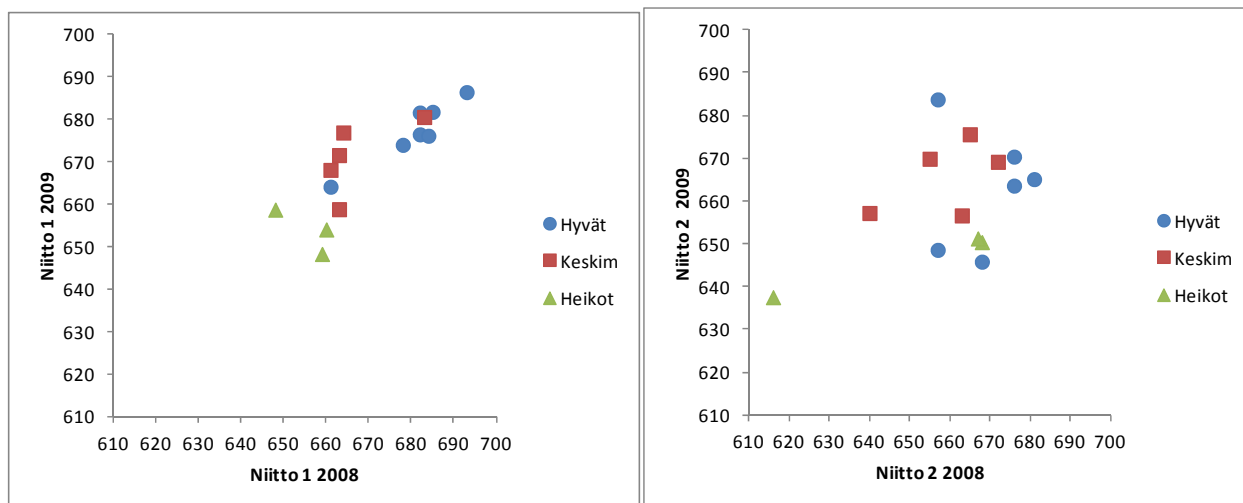


Kuva 3. Kasvuston korkeuden ja orgaanisen aineen sulavuuden välinen yhteys. N1 = ensimmäinen sato, N2 = toinen sato, 08 = 2008, 09 = 2009.



Kuva 4. Kasvuston kehitysvaiheen ja orgaanisen aineen sulavuuden välinen yhteys. N1 = ensimmäinen sato, N2 = toinen sato, 08 = 2008, 09 = 2009.

Eri vuosien keskilämpötilalla ei ollut vaikutusta koejäsenten kasvunopeuteen: sekä 2. sadon kasvuston korkeus että kehitysaste olivat korkeammasta lämpösummasta huolimatta matalammat toisena satovuonna. Tämä johtui todennäköisesti niiton jälkeisestä kuivuudesta sekä siihen yhdistyneistä korkeista keskilämpötiloista, mikä todennäköisesti hidasti niiton jälkeistä kasvuunlähtöä. Sinänsä vuosien 2008 ja 2009 D-arvojen korrelaatio oli verraten hyvä 1. niitossa ($r = 0,70$; Kuva 5). Myöskin valintakriteerinä olleen sulavuuden pohjalta luodut ryhmät erottuvat odotetusti toisistaan. Sen sijaan 2. niitossa vuosien 2008 ja 2009 D-arvojen korrelaatio oli heikko ($r = 0,18$; Kuva 5) eivätkä ryhmäkään noudattaneet etukäteisluokittelua niin hyvin kuin 1. niitossa. Tämä viittaa siihen, että 2. niiton osalta jalostustavoitteiden stabiilisuus on vaikeampi saavuttaa.



Kuva 5. Vuosien 2008 ja 2009 välinen korrelaatio 1. ja 2. niiton D-arvossa. Luokitus: hyvät, keskimääräiset ja heikosti sulavat kloonit.

Nurmirehun iNDF-pitoisuus selittää yleisesti erittäin hyvin karkearehujen sulavuutta (Nousiainen ym. 2003). Koska ligniini – sen määrä, hydrofobisuus ja ristisidokset – puolestaan alentaa NDF:n sulavuutta (Grabber ym. 2004, Jung ym. 2012), on ligniinin ja iNDF:n suhde mielenkiintoinen. iNDF:ligniiini-suhde kertoo, kuinka monta grammaa yksi gramma ligniiniä sitoo NDF-kuitua sulamattomaan muotoon. Kasvi tarvitsee ligniiniä mm. tukisolukkoihinsa, johtojänteiden seinämiin sekä tauti- ja tuholaisresistenssiin, joten ligniinin määrää ei voida alentaa rajattomasti vaarantamatta kasvin kasvua (Buxton & Redfearn 1997). Claessens ym. (2005) tutkivat erilaisten sulavuuteen liittyvien valintakriteerien merkitystä jalostuslinjojen sulavuuteen. Heidän havaintonsa mukaan ADL:selluloosasuhde oli valintakriteereistä paras, sillä sen perusteella valitut äärevät timoteinlinjat erosivat eniten toistaan sulavuuden suhteen: sulavuus oli selvästi korkeampi alhaisen ADL:selluloosa -suhteen linjoissa verrattuna korkean ADL:selluloosa -suhteen linjoihin. Valinta ei alentanut sadontuottoa. Tätä voidaan pitää onnistuneena esimerkkinä siitä, että ligniinin (ADL) sulavuutta alentavaa vaikutusta voidaan lieventää jalostuksella (Claessens ym. 2005).

Tässä kokeessa vastaavaa ilmiötä etsittiin iNDF:ligniiini-suhteen perusteella. Tutkittujen kloonien GEN-korsifraktiossa ei kuitenkaan havaittu tilastollisesti merkitsevää vaihtelua iNDF:ligniiini-suhteessa. Tämä johtui siitä, että ensimmäisessä niitossa pienimmän ja suurimman suhteen ero oli vain 20 % ja näytteiden välinen hajonta oli suhteellisen suuri. Sinänsä havaittu iNDF:ligniiini-suhteen havaittu taso 3,5–3,7 vastaa melko hyvin Tammisto II -lajikkeen GEN-korsien tuloksia (3,0–3,6; luku 2, Liite 11), jos ei oteta lukuun Tammisto II:n aikaisinta niittohetkeä (2,6–2,9). Sen sijaan ensimmäisen niiton iNDF-pitoisuudessa vaihtelu oli varsin suurta (vaihteluväli 100–174 g kg⁻¹ ka.) kun taas kloonien väliset erot NDF-pitoisuudessa olivat melko pienet (vaihteluväli 706–784 g kg⁻¹ ka.). Erityisesti 2. sadon näytteitä oli käytettävissä niukasti - luonnollisesti vain ELONG-korsista - ja siltä osin tulos jäi osaksi avoimeksi. Korren OAS korreloi voimakkaimmin iNDF:n (r = 0,77) ja ligniinipitoisuuden (r = 0,74) kanssa ja heikosti NDF:n (r = 0,31) ja iNDF:ligniiini-suhteen (r = 0,26) kanssa. Se, ettei iNDF:ligniiini-suhde selittänyt kloonien välisiä sulavuuseroja saattoi johtua myös siitä, että tutkimuksen aineisto oli suppea. Joka tapauksessa iNDF:n pitoisuus on merkittävä tekijä korren sulavuuden kannalta, vaikka iNDF: ligniiini-suhde ei sitä ollutkaan.

5.4.4 Timoteikloonien ideaalityypit ja niille tyypilliset ominaisuudet

Nurmikasvien tärkein laatutekijä on hyvä kuidun sulavuus, mutta sen nostaminen jalostuksen keinoin aiheuttaa yleensä kuiva-ainesadon laskua (Pärssinen 2004, Bélanger ym. 2001). Tämä D-arvon ja sadon negatiivinen korrelaatio (-0,39– -0,45) havaittiin myös tässä aineistossa lukuun ottamatta ensimmäisen vuoden ensimmäistä niittoa. Esimerkiksi sulavuudeltaan hyvällä vanhemmais-kloonilla KAS8 oli erittäin pieni kuiva-ainesato, kun taas selvästi keskimääräistä huonommin sulava Grindstad tuotti suuren nurmisadon. KAS8:n ensimmäisen sadon lehtiosuus oli aineiston korkein ja toinen sato oli kehitysvaiheeltaan nuorinta, kun taas Grindstadin korkea nurmisato oli seurausta pitkälle kehittyneestä kasvustosta ja suuresta GEN-versojen määrästä. Nurmikasvien jalostajan ja viljelijöiden kannalta mielenkiintoisia genotyyppejä ovat ne, joilla on korkean sulavuuden lisäksi hyvä tai ainakin keskimääräinen sadontuottoa.

Tutkitussa genotyyppiaineistossa korkea sulavuus sekä hyvä sadontuottoa yhdistyivät parhaiten jo alun perin hyvin sulavaksi luokitelluilla klooneilla 51 ja 85. Niiden kuiva-ainesato oli keskimääräinen ja sulavuus keskimääräistä korkeampi. Myös niiden korren sulavuus oli korkea, erityisesti kloonilla 51, jonka korren OAS ja D-arvot olivat vertailun korkeimmat ensimmäisessä sadossa. Kloonit 51 ja 85 tuottivat myös keskimääräisen toisen sadon, mutta kloonin 51 sulavuus 2. niitossa oli korkeintaan keskimääräinen. Hehtaaria kohti saatava energiasato pysyi kyseisillä koejäsenillä keskimääräisenä. Myös alun perin keskimääräiseksi luokitellun kloonin 33 korkea satotaso ja keskimääräinen sulavuus nostivat sen energiasadon keskimääräistä korkeammaksi molempien vuosien toisessa ja erityisesti toisen vuoden ensimmäisessä niitossa. Klooni 33 olikin selvin positiivinen poikkeama sato × D-arvo -regressiosuorasta (Kuva 6).

Versotyyppiosuuksia tarkastellessa kloonit 51 ja 85 poikkesivat toisistaan monilta osin. Kloonin 51 ELONG-osuus oli keskimääräinen molemmissa sadoissa. Toisessa sadossa GEN-osuus oli huomattavan korkea, mikä lieene vaikuttanut satoa nostavasti ja samalla alentanut sulavuutta. Klooni 85 erottui suurella ELONG-versojen määrällä toisen vuoden ensimmäisessä niitossa, GEN-versojen määrän ollessa tuolloin hyvin pieni. Yhteistä klooneille oli keskimääräinen ELONG-osuus toisessa sadossa. Kloonin 33 generatiivisten GEN-osuus oli korkea 1. niitossa, mutta hyvin vähäinen 2 niitossa.

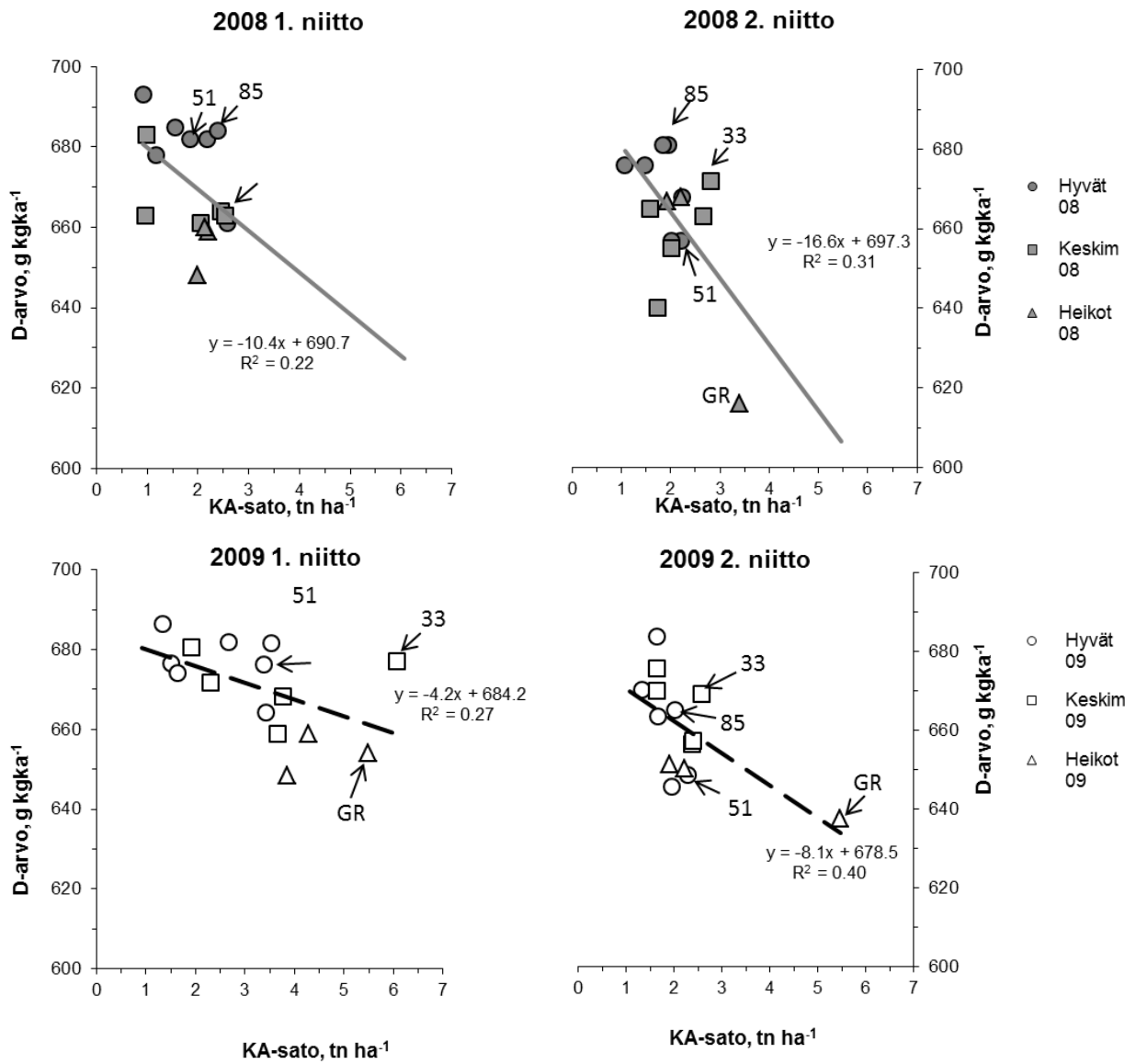
Kasvuston korkeuden ja kehitysasteen osalta kyseiset kloonit olivat hyvin lähellä keskitasoa kaikissa niitoissa. Versotyyppijakauma, erityisesti GEN-versojen osuus vaikutti selvästi kloonien lehtevyyteen (LWR). Kloonin 51 LWR oli keskimääräinen tai hieman korkeampi ensimmäisessä sadossa, kun taas

toisessa sadossa se oli keskiarvoa matalampi korkean GEN-versojen osuuden vaikutuksesta. Kloonilla 85 matala GEN-versojen osuus nosti toisen vuoden niitoissa LWR:n keskiarvoa korkeammaksi. Myös kloonilla 33 oli korkeudeltaan ja kehitysvaiheeltaan melko keskimääräinen, paitsi vuoden 2009 toisessa niitossa, jossa sen kehitys jäi hieman keskiarvoa matalammaksi. Sen sijaan sille oli ominaista keskimääräistä alhaisempi lehtien osuus ensimmäisessä niitossa (ei toisessa), mutta silti sen D-arvo oli keskimääräisellä tasolla. Versotyyppiosuuksien ei siis voida sanoa vaikuttaneen kovinkaan selvästi kyseisten koejäsenten satoon ja sen laatuun.

Etukäteisvalinnassa Iki luokiteltiin keskimääräiseksi. Tuloksissa Iki oli selvä negatiivinen poikkeama $\text{sato} \times \text{D-arvo}$ -regressiosuorasta toisen sadon osalta vuonna 2008 mutta vuoden 2009 tuloksissa sen havaintopiste osui yleiselle suoralle. Vuonna 2008 sen sato jäi alhaiseksi, mutta samalla sen D-arvo ja orgaanisen aineen sulavuus olivat alhaiset, etenkin kun ne suhteutetaan kasvin kehitysvaiheeseen.



Kuva: Perttu Virkajärvi/MTT



Kuva 6. Kuiva-ainesadon ja D-arvon suhde eri niitoissa. Luokitus hyvät, keskimääräiset ja heikosti sulavat kloonit etukäteisvalinnan perusteella. Numero = kloonin identti; GR = Grindstad.

Taulukko 4. Versotyyppien massaprocenttiosuudet ensimmäisessä ja toisessa sadossa eri vuosina. Korkein osuus lihavoitu ja alhaisin alleviivattu. NS= ei merkitsevä p-arvo. Luokka 1= hyvä sulavuus, 2= keskimääräinen sulavuus ja 3= heikko sulavuus ensimmäisessä sadossa. Luokitus on tehty ennen kokeen alkua.

Luokka	Koejäsen	VEG-osuus						ELONG-osuus						GEN-osuus					
		Niitto 1		Niitto 2		Niitto 1		Niitto 2		Niitto 1		Niitto 2		Niitto 1		Niitto 2			
		2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009		
1	Klooni 34	0,89	0,41	16,2	14,1	23,2	21,7	71,2	82,2	75,9	77,9	12,7	1,3	0,0	20,4	22,6			
1	Klooni 50	1,14	0,30	47,0	36,8	29,7	24,6	49,5	64,8	<u>69,1</u>	75,1	3,2	0,0	20,4	22,6				
1	Klooni 51	2,59	<u>0,23</u>	13,3	<u>12,7</u>	20,7	15,4	59,4	64,4	76,7	84,3	27,0	1,6	0,0	20,4				
1	Klooni 56	1,23	0,40	33,1	18,1	16,8	12,8	50,5	57,8	81,9	86,8	14,5	22,6	1,6	0,0				
1	Klooni 65	1,27	0,46	16,8	17,4	14,9	20,9	67,4	79,4	84,0	78,7	14,7	1,6	0,0	20,4				
1	Klooni 85	1,19	0,57	43,8	34,0	21,6	28,7	55,1	62,5	77,2	<u>70,7</u>	1,3	1,3	0,0	20,4				
1	KAS8	1,80	0,39	32,5	13,8	12,6	22,7	<u>16,3</u>	74,6	85,6	76,9	45,5	12,2	0,0	20,4				
2	Klooni 33	0,82	0,75	19,5	55,2	<u>11,1</u>	10,2	76,4	43,7	88,1	89,1	4,8	0,0	20,4	21,8				
2	Klooni 36	1,97	0,45	12,3	16,7	13,4	17,6	64,2	61,0	84,6	82,0	23,7	21,8	0,0	20,4				
2	Klooni 63	0,91	1,21	47,9	73,7	28,2	21,8	46,0	<u>27,2</u>	71,0	77,3	7,8	0,0	20,4	21,8				
2	KAS9	0,99	0,58	47,9	27,5	28,4	11,6	35,9	52,1	70,3	87,8	14,5	20,4	23,5	0,6				
2	Iki	2,06	0,44	14,8	27,1	23,7	11,7	75,3	45,7	74,3	87,9	10,8	23,5	0,6	7,2				
3	Klooni 41	1,55	0,66	20,6	38,2	21,5	23,0	79,7	58,5	76,9	76,4	0,0	7,2	27,7	10,72				
3	Klooni 84	<u>0,76</u>	0,54	28,7	34,5	19,8	10,3	53,3	57,5	79,4	89,1	18,0	7,2	27,7	10,72				
3	Grindstad	1,13	0,73	4,5	19,1	12,2	7,3	62,6	47,5	86,7	92,0	34,1	27,7	10,72	10,72				
	Keskiarvo	1,35	0,54	26,59	29,27	19,87	17,35	57,52	58,60	78,78	82,13	15,49	10,72	27,7	10,72				
	SEM	1,07	0,38	10,75	12,27	9,42	6,09	14,28	14,53	9,91	6,33	11,54	10,72	27,7	10,72				
	p-arvo	NS	NS	<0,001	<0,001*	NS	0,005	0,030*	0,004*	NS	0,007	0,007*	<0,001**	27,7	10,72				

* Rikkapitoisuus kovariaattina.

** Käytetty nelijuurimuunnosta.

Taulukko 5. Nurmisadon määrälliset ja laadulliset ominaisuudet. Korkein osuus lihavoitu ja alhaisin alleiviivattu. Luokka 1= hyvä sulavuus, 2= keskimääräinen sulavuus ja 3= heikko sulavuus ensimmäisessä sadossa. Luokitus on tehty ennen kokeen alkua.

Luokka	1			2			3			SEM	p-arvo									
	34	50	51	56	65	85	KAS8	33	36			63	KAS9	lki	41	84	Grin.	Ka		
Niitto	1	2008	2580	1541	1852	2185	1180	2380	920	2459	2060	958	2532	2204	1992	2129	1864	688	0,18	
		2009	3429	2677	3539	1498	1633	3385	6069	1329	3759	2298	1908	3667	3850	4270	5476	3252	976	<0,001
	2	2008	2233	1069	2201	1467	2026	1941	1838	2808	2655	1582	2005	1726	2205	1938	3406	2073	800	0,21 *
		2009	1958	1657	2295	1328	1612	2027	1616	2585	2367	1633	1648	2404	2220	1913	5465	2182	508	<0,001*
1	2008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		2009	79,7	80,3	79,0	78,7	82,0	77,0	74,2	84,0	84,7	79,3	76,3	85,3	88,3	83,3	88,7	81,4	3,8	0,004
	2008	61,7	52,3	65,7	51,0	64,2	63,3	39,1	65,3	68,5	69,0	61,0	68,2	61,8	63,8	74,3	62	8,07	0,052	
		2009	64,0	49,7	67,7	61,0	54,3	56,0	35,0	55,7	69,7	55,0	55,0	67,0	67,7	56,3	85,3	60,0	8,84	0,003
2	2008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		2009	55	52	54	48	52	51	44	56	56	57	54	56	54	57	58	54	3,2	0,011
	2008	34	32	37	34	34	38	26	33	41	32	32	41	33	37	59	36	6,57	0,002	
		2009	34	29	38	36	29	22	29	40	26	34	34	34	34	34	53	33	4,91	<0,001
1	2008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		2009	32,1	35,8	35,9	33,1	31,7	30,5	37,5	27,5	28,3	32,7	32,8	31,0	35,1	28,8	26,1	31,9	3,00	0,009
	2008	34,6	36,6	30,2	31,5	32,3	34,8	37,1	28,4	28,9	33,1	28,4	25,5	34,3	27,4	23,3	31,1	2,47	<0,001	
		2009	40,5	52,3	33,7	43,6	41,3	44,9	31,9	39,7	33,5	49,4	44,4	34,4	39,3	41,0	23,5	39,6	4,82	<0,001
2	2008	42,1	56,8	34,6	43,3	39,6	52,7	41,8	46,0	37,7	58,5	44,1	36,0	48,3	48,1	29,9	44,0	5,12	<0,001	
	2009	42,1	56,8	34,6	43,3	39,6	52,7	41,8	46,0	37,7	58,5	44,1	36,0	48,3	48,1	29,9	44,0	5,12	<0,001	

* Rikkapitoisuus kovariaattina.

Taulukko 6. Korsifraktioiden laatuominaisuudet ensimmäisessä ja toisessa sadossa eri vuosina. NS= ei merkitsevä p-arvo (p > 0,1). Luokka 1= hyvä sulavuus, 2= keskimääräinen sulavuus ja 3= heikko sulavuus ensimmäisessä sadossa. Luokitus on tehty ennen kokeen alkua.

		1			2			3										
Luokka		34	50	51	56	65	85	33	36	63	84	Grin.	Ka.	SEM	p-arvo			
Niitto	Vuosi																	
VT																		
ADF, g kg ⁻¹ ka																		
1	2008	428	410	<u>380</u>	414	402	402	414	426	386	400	392	415	<u>439</u>	380	406	14,4	<0,001
	2009	426	417	<u>386</u>	425	409	402	408	411	418	412	412	428	<u>440</u>	414	415	9,3	<0,001
2	2008	385						<u>329</u>	335			338	355	359	350	14,4	0,05	
	2009	401		408				406			402	423	<u>436</u>	<u>380</u>	408	14,5	NS	
iNDF, g kg ⁻¹ ka																		
1	2008	126	115	<u>100</u>	135	135	124	137	154	119	126	118	136	<u>167</u>	122	129	13,4	<0,001
	2009	143	133	<u>106</u>	142	134	119	143	156	154	137	138	160	<u>173</u>	149	142	10,7	0,002
2	2008	119						93	91			<u>86</u>	102	107	100	8,1	0,09	
	2009	119		<u>115</u>				134			127	144	<u>150</u>	128	131	11,3	NS	
NDF, g kg ⁻¹ ka																		
1	2008	778	747	705	752	731	739	754	772	723	735	714	762	<u>784</u>	<u>692</u>	742	19,5	<0,001
	2009	747	737	<u>706</u>	744	721	712	718	732	731	730	716	753	752	714	730	11,1	0,004
2	2008	720						<u>656</u>	673			665	703	681	683	20,5	0,047	
	2009	719		739				739			732	764	<u>772</u>	<u>687</u>	736	18,8	NS	
Lignini, g kg ⁻¹ ka																		
1	2008	39	39	<u>28</u>	37	36	38	39	43	35	36	36	39	<u>44</u>	36	37	2,9	<0,001
	2009	38	38	<u>31</u>	37	36	34	40	39	37	38	38	41	<u>44</u>	40	38	1,5	<0,001
2	2008	38						<u>33</u>	36			34	36	42	36	2,7	NS	
	2009	39		37				44			37	44	<u>46</u>	42	41	2,2	NS	

Taulukko 6. (jatkoa)

		1					2					3							
Luokka		Klioni	34	50	51	56	65	85	33	36	63	KAS9	Iki	41	84	Grin.	Ka.	SEM	p-arvo
Niitto Vuosi																			
1	2008	GEN	695	708	730	690	692	699	680	663	711	697	707	680	<u>646</u>	694	692	14,7	<0,001
	2009		677	683	727	681	689	707	687	665	678	689	685	656	<u>643</u>	667	681	12,1	<0,001
2	2008	ELONG	700						712	705			721	708	<u>680</u>	704	6,6	0,021	
	2009		685		703					682		688	<u>662</u>	664	665	679	11,9	NS	
								OAS, g kg⁻¹ OA											
1	2008	GEN	652	669	676	650	653	665	640	629	664	654	660	637	<u>612</u>	656	651	10,0	<0,001
	2009		636	642	685	645	653	659	657	638	647	651	645	621	<u>614</u>	636	645	13,5	0,015
2	2008	ELONG	668						676	669			686	673	<u>647</u>	670	7,3	0,036	
	2009		657		670					656		660	<u>638</u>	642	648	653	9,1	NS	
								D-arvo, g kg⁻¹ ka											
1	2008	GEN	50	42	86	63	60	50	55	50	84	64	66	73	52	51	60	12,4	0,026
	2009		71	74	80	71	65	83	62	63	74	68	74	74	56	54	69	10,5	NS
2	2008	ELONG	38						51	45			51	41	<u>37</u>	44	3,8	0,06	
	2009		35		42					34			46	35	<u>28</u>	35	4,5	NS	
								Raakavalkuainen, g kg⁻¹ ka											
1	2008	GEN	69	67	83	69	72	66	72	67	75	75	80	78	70	69	72	5,8	0,05
	2009		72	76	72	69	72	79	65	65	69	71	73	75	67	66	71	5,7	NS
2	2008	ELONG	56						61	59			63	61	<u>56</u>	59	5,9	NS	
	2009		63		71					62			74	64	63	64	5,9	NS	
								Tuhka, g kg⁻¹ ka											
1	2008	GEN	32	29	36	36	37	33	35	36	34	35	34	36	38	33	35	3,3	NS
	2009		37	35	35	38	37	35	36	40	41	36	37	40	40	36	37	2,9	NS
2	2008	ELONG	31						28	25			26	28	25	27	1,6	0,08	
	2009		30		31					31			31	33	33	35	2,4	NS	
								iNDF:lignini-suhde											

Taulukko 7. Pearsonin osittaiskorrelaatiokertoimet ja niiden p-arvot ensimmäisessä sadossa. Rikkapitoisuuden vaikutus poistettu. Merkitsevät p-arvot lihavoitu

		1. sato									
		Nurmisato	VEG-osuus	ELONG-osuus	GEN-osuus	OAS	D-arvo	Korkeus	Kehitysstaste	LWR	Kuolleen osuus
2008	Nurmisato		0,16	-0,34	0,33	-0,40	-0,15	0,48	0,48	-0,41	-0,16
	VEG-osuus	-0,28	0,3	0,03	0,04	0,010	0,4	0,002	0,001	0,008	0,3
	ELONG-osuus	0,09		0,28	-0,33	-0,25	-0,20	-0,004	0,22	0,10	-0,04
	GEN-osuus	-0,52	0,26	0,1	0,04	0,1	0,2	1,0	0,2	0,5	0,8
	OAS	<0,001	0,1		-1,0	0,15	-0,055	-0,27	-0,31	0,81	0,18
	D-arvo	0,53	0,1		<0,001	0,3	0,7	0,09	0,050	<0,001	0,2
	Korkeus	<0,001	-0,35	-1,0		-0,14	0,064	0,26	0,29	-0,81	-0,18
	Kehitysstaste	-0,19	0,03	<0,001		0,4	0,7	0,1	0,1	<0,001	0,3
	LWR	0,3	0,29	0,11	-0,14		0,86	-0,47	-0,44	0,39	0,24
	Kuolleen osuus	-0,082	0,07	0,5	0,4		<0,001	0,002	0,004	0,01	0,13
2009	Nurmisato		0,12	-0,052	0,038	0,91		-0,30	-0,28	0,23	0,050
	VEG-osuus	0,6	0,5	0,8	0,8	<0,001		0,05	0,08	0,1	0,8
	ELONG-osuus	-	-	-	-	-	-	-	0,32	-0,34	-0,11
	GEN-osuus	-	-	-	-	-	-	-	0,04	0,03	0,49
	OAS	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,44	-0,30
	D-arvo	-	-	-	-	-	-	-	-	0,004	0,06
	Korkeus	-0,51	0,33	0,66	-0,67	0,49	0,32	-	-	-	0,26
	Kehitysstaste	0,001	0,04	<0,001	<0,001	0,002	0,048	-	-	-	0,10
	LWR	-0,30	0,01	0,14	-0,14	0,33	0,16	-	-	0,35	
	Kuolleen osuus	0,07	1,0	0,4	0,4	0,04	0,3	-	-	0,03	

Taulukko 8. Pearsonin osittaiskorrelaatiokertoimet ja niiden p-arvot toisessa sadossa. Rikkapitoisuuden vaikutus poistettu. Merkitsevät *p*-arvot lihavoitu.

2. sato

	Nurmisato	VEG-osuus	ELONG-osuus	GEN-osuus	OAS	D-arvo	Korkeus	Kehityaste	LWR	Kuolleen osuus
2008										2009
Nurmisato		-0,24	-0,034	0,38	-0,45	-0,27	0,49	0,61	-0,41	0,045
VEG-osuus	-0,43		0,8	0,019	0,005	0,1	0,002	<0,001	0,01	0,8
ELONG-osuus	0,007	0,10		-0,51	0,51	0,44	-0,55	-0,66	0,71	0,46
GEN-osuus	0,55	<0,001	>0,001	0,001	0,001	0,006	<0,001	<0,001	<0,001	0,004
OAS	0,39	-0,41		-0,22	-0,30	-0,34	0,27	0,29	-0,22	-0,42
D-arvo	0,02	<0,001	-0,43	0,2	0,07	0,03	0,10	0,08	0,2	0,008
Korkeus	-0,39	0,62	0,01		-0,35	-0,19	0,43	0,58	-0,73	-0,13
Kehityaste	0,02	<0,001	0,04	-0,34	0,03	0,3	0,007	<0,001	<0,001	0,4
LWR	-0,32	0,56	-0,37	0,2		0,93	-0,44	-0,57	0,44	0,32
Kuolleen osuus	0,05	<0,001	0,02	-0,22	0,94	<0,001	0,006	<0,001	0,006	0,05
	0,41	-0,44	0,37	0,083	<0,001		-0,36	-0,47	0,23	0,32
	0,01	0,006	0,02	0,6	-0,57	-0,59	0,03	0,62	0,2	0,05
	0,35	-0,34	-0,01	0,41	<0,001	<0,001		<0,001	-0,54	-0,18
	0,03	0,04	1,0	0,01	-0,59	-0,49	0,55		<0,001	0,3
	-0,50	0,76	-0,19	-0,67	<0,001	0,002	<0,001	-0,42	-0,58	-0,42
	0,001	<0,001	0,3	<0,001	<0,001	<0,001	0,02	0,01	<0,001	0,009
	-0,10	0,56	-0,41	-0,17	0,25	0,15	-0,29	-0,16	0,24	0,11
	0,5	<0,001	0,01	0,3	0,1	0,4	0,07	0,3	0,1	0,5

5.5 Laatuominaisuuksien ja genomien yhteys

Timoteilajikkeiden tärkeät viljely- ja laatuominaisuudet syntyvät geenien yhteistoiminnan ja ympäristön vaikutuksen tuloksena. Kun geeniperimän vaikutus tunnetaan, voidaan lajikejalostuksen apuna käyttää DNA-tason työkaluja. Kasvigenomiikka eli kasvin koko perimän tutkimus tarjoaa uudenlaisen näkökulman kasvin kehityksen kaikkiin vaiheisiin: itämiseen, erilaistumiseen, kasvuun ja stressin sietoon. Kasvigenomiikan tutkimuksesta saatava tieto tulee lähivuosina suuresti muuttamaan kasvinjalostusta. DNA-sekvensointi mahdollistaa perimän vertailun kasvilajien ja kasvilajikkeiden välillä. Sen avulla opitaan ymmärtämään, miksi tietty lajike menestyy paremmin ja tuottaa suuremman ja parempilaatuisen sadon meidän oloissamme.

Timotein genomitutkimus on kuitenkin vasta alullaan ja lajin DNA-sekvenssitieto on vähäistä. Tässä hankkeessa on jatkettu MTT:llä aloitettua työtä timotein genomiikan parissa. Aiemmassa hankkeessa on kloonattu ja sekvensoitu timotein rehulaatuun vaikuttavia geenejä (TIMPPA-projekti 2005–2008, Make-ra). MTT on lisäksi sekvensoinut yhdessä norjalaisen yhteistyökumppanin kanssa karaistumisen aikana ilmeneviä geenejä (VARATIMPPA-hanke 2007–2010, NKJ). Nyt päättyneessä NURFYS-hankkeessa on Helsingin Yliopiston ja MTT:n yhteistyönä sekvensoitu tietyissä korren kehitysvaiheissa ilmeneviä geenejä. Kun timoteikasvin ominaisuuksien ja DNA-sekvenssin välinen yhteys tunnetaan, voidaan kehittää timotein lajikejalostukseen geenisekvenssiin perustuvia valintamerkkejä, jotka nopeuttavat ja täsmentävät jalostusta. Geeneissä sijaitsevat valintamerkit ovat lajikejalostuksen apuvälineinä parhaita, sillä niitä voidaan käyttää perimältään hyvin erilaisissa kasviaineistoissa ja niiden tarkkuus on hyvä. Timotei on genomiikan tutkimuskohteena erittäin haastava kasvilaji. Se on monivuotinen kasvi, jonka satoa korjataan 2–3 kertaa kesässä useana vuonna peräkkäin. Lisäksi timotei on ristisiittoinen, mikä yhdessä kuusinkertaisen perimän kanssa tekee genomista erittäin monimutkaisen.

Aiemmassa TIMPPA-hankkeessa kehitettiin rehun sulavuuteen liittyviä geenimerkkejä ns. kandidaatti-geenianalyysin avulla. Erilaisista timoteiyksilöistä kloonattiin ligniinisynteesiin liittyviä geenejä raiheinän vastaavien geenien sekvenssitiedon perusteella. *COMT*-geeniin (caffeic acid ortho-methyltransferase) liittyvä geenimerkki selitti osan kontrolloidun timoteijälkeläistön laatuvaihtelusta. Nyt päättyneessä NURFYS-hankkeessa testattiin tätä merkkiä Boreal Kasvinjalostus Oy:n jalostusmateriaalissa, jonka geneettinen tausta oli erilainen kuin aiemmassa tutkimuksessa. Neljästäkymmenestä tutkitusta yksilöstä yhdentoista yksilön DNA-näytteestä löytyi *COMT*-geeniin liittyvä geenimerkki. Se, monenako annoksena geenimerkki heksaploidissa genomissa esiintyi, ei käynyt tutkimuksessa selville. Geenimerkin esiintymistä verrattiin timoteiyksilöiden laatutuloksiin. Geenimerkin esiintyminen selitti 12 % ensimmäisen niiton iNDF-arvojen vaihtelusta ($F=5,04$, $P=0,031$). Niillä timoteiyksilöillä, joilla oli ko. geenimerkki, iNDF-arvojen keskiarvo oli 11,4 kun muilla yksilöillä se oli 10,4. Muiden laatuominaisuuksien kohdalla ei löydetty tilastollisesti merkitseviä eroja. Geenimerkki ei siis selittänyt kovin merkittävää osaa ominaisuuksissa havaitusta vaihtelusta. Toisaalta timotein heksaploidin, heterotsygoottisen perimän huomioiden tämä ei ole kovin yllättävää. Geenimerkin yleistettävyyden kasviaineistosta toiseen ei ole itsestäänselvyys, pikemminkin oli iloinen yllätys, että aiemmassa tutkimuksessa erityisesti korren iNDF-arvoja selittävä geenimerkki selitti koko kasvista mitattuja iNDF-arvoja myös timotein jalostusmateriaalissa. Tämä viittaa siihen, että *COMT*-geenin alleeleilla on todellista vaikutusta kasvin iNDF-arvoihin.

NURFYS-hankkeessa tutkittiin osittain samaa timoteikloonimateriaalia kuin aiemmassa TIMPPA-hankkeessa. Kloonien väliset erot laatuominaisuuksissa olivat pääosin tilastollisesti merkitseviä (Taulukko 9). Laatuominaisuuksien periytyvyys (heritabiliteetti, broad sense) vaihtelivat tässä kloonijalostuksessa 56–80 %:n välillä. Periytyvyysasteet olivat vastaavalla tasolla kuin aiemmissa tutkimuksissamme. Esimerkiksi koko kasvista mitattun iNDF-arvon periytyvyys oli aiemmassa tutkimuksessa 67 % ja tässä hankkeessa 63 %. Jos oletetaan, että myös Borealin jalostusaineistossa periytyvyys on 65 % tasolla, selittää tutkittu geenimerkki 18 % geneettisestä vaihtelusta ensimmäisen niiton iNDF-arvoissa. Selvittämättä on siis edelleen 82 % perimän aiheuttamasta vaihtelusta eli työskätkää riittää ennen kuin iNDF-arvojen valinnassa voidaan siirtyä merkkiavusteiseen valintaan.

Taulukko 9. Genotyypin vaikutus laatuominaisuuksiin NURFYS-hankkeen suppeassa timoteiklooniaiaineistossa.

Laatuominaisuus	Ensimmäinen niitto			Toinen niitto		
	F-arvo	P-arvo	Periytyvyys	F-arvo	P-arvo	Periytyvyys
ADF	2,03	0,056 n.s.		4,05	0,001	67 %
D-arvo	2,98	0,007	61 %	1,04	0,447 n.s.	
NDF	1,97	0,063 n.s.		4,80	<0,001	71 %
iNDF	3,31	0,004	63 %	2,50	0,023	56 %
OAS	5,76	<0,001	75 %	2,24	0,039	53 %
Ligniini	3,01	0,007	61 %	8,02	<0,001	80 %
Sulavuus	7,52	<0,001	80 %	2,67	0,016	57 %

5.6 Yhteenveto

Timotein eliittiklooniaiaineistossa eri kloonit poikkesivat toisistaan lähes kaikkien mitattujen ominaisuuksien suhteen. Kloonien väliset erot versotyypijakaumissa pysyivät kohtuullisen samankaltaisina yli vuosi-en, joten tätä voidaan pitää sinänsä melko stabiilina geneettisenä ominaisuutena. Näyttää siltä, että timotein sadon laatua säätelevät ainakin osittain eri tekijät ensimmäisessä ja toisessa sadossa. Versotyypijakauma vaikutti monelta osin sadonmuodostukseen, mutta se ei selittänyt systemaattisesti eri genotyyppien välisiä eroja. Perinteiset satofysiologiset parametrit - kasvuston korkeus, kehitysvaihe ja lehtevyys - selittivät sadon määrää ja laatua versotyypijakaumaa paremmin ja ne ovat myös nopeammin mitattavissa. Kasvuston korkeus ja kehitysvaihe korreloivat voimakkaan positiivisesti sadon määrään ja negatiivisesti orgaanisen aineen sulavuuteen ja D-arvoon. Ennakolta ensimmäisen niiton satotulosten perustella lajitellut kloonit käyttäytyivät melko odotetusti ensimmäisessä niitossa, mutta eivät välttämättä 2. niitossa, mikä painottaa 2. sadon tulosten merkitystä jalostusvalintaa tehdessä.

Korren anatomisen rakenteen tarkastelussa kävi ilmi, ettei puutuneen tukirenkaan muodostuminen timotein korteen ollut yhteydessä kärkikasvupisteen kehitysasteeseen. Tätä havaintoa tuki myös timotein klooniaiaineistossa havaittu voimakas korrelaatio korren korkeuden ja sen sulavuuden välillä: mitä korkeampaa kasvusto oli, sitä huonompi oli sulavuus. Tämä on merkittävä havainto korren lignifioitumistutkimuksen kannalta, sillä aikaisemmin on oletettu, että kärkikasvupisteen erilaistuminen ohjaa korren pituuskasvua ja lignifioitumista. Tutkittujen kloonien GEN-korsifraktiossa ei havaittu tilastollisesti merkittävää vaihtelua iNDF:ligniini-suhteessa vaan sekä iNDF- että ligniinipitoisuus olivat korkeita huonon sulavuuden omaavilla genotyypeillä. Tutkimusaineistossa oli genotyyppisiä, joissa yhdistyivät myös kohdalainen tai hyvä sadontuottokyky hyvään ravitsemukselliseen arvoon. Kasvuston kehitysnopeuden ja korkeuden vaikutusta lignifikaatioon ja sulavuuteen on syytä tutkia tarkemmin.

Hankkeessa jatkettiin MTT:llä aloitettua työtä timotein genomiikan parissa. Tutkimuksessa testattiin *COMT*-geeniin liittyvän geenimerkin yhteyttä timotein rehuarvo-ominaisuuksiin. Geenimerkin esiintyminen selitti 12 % ensimmäisen niiton sulamattoman NDF-kuidun (iNDF) arvojen vaihtelusta. Vaikka geenimerkki ei selittänyt kovin merkittävää osaa havaitusta vaihtelusta, on sen yleistettävyyden positiivinen viite siitä, että *COMT*-geenin alleleilla on todellista vaikutusta timotein iNDF-arvoihin. Muiden laatuominaisuuksien kohdalla ei löydetty toimivia geenimerkkejä. Lisäksi tutkittiin *VRN1*- sekä *VRN2*-geenien yhteyttä vernalisaatioon ja kukinnan edistymiseen. Tulosten mukaan timotein toisessa sadossa aitokorrellisten versojen muodostumista säädellään eri säätelyverkostojen kautta kuin syysviljoilla. Sen sijaan ensimmäiseen satoon muodostuvien kukkivien versojen säätelyn taustalla on mahdollisesti *VRN1*-geenin ilmeneminen.

Timotein ja ruokonadan lajieroista on toki tiedetty jo aikaisemminkin, mutta hankkeessa saatiin selville monien eroavaisuuksien syyt ja niiden merkitys käytännössä. Tuloksilla on käyttöarvoa kasvilajikohtaisia suosituksia annettaessa. Tulokset auttavat ymmärtämään nurmen sadon korjuun ajoittamista, etenkin toisen sadon osalta: kasvuston korsiintumista, lehtien kasvua ja kuolemaa sekä kuolleen aineksen kerääntymistä. Tuloksia on käytetty menestyksellä esimerkiksi neuvonnallisten kehittämishankkeiden havaintojen selittämiseen: yhdessä tuloksista muodostuu aiempaa vahvempi kokonaisuus. Vaikka tutkimus ei tuonut suoraan käyttökelpoisia geenimerkkejä jalostuksen käyttöön – mitä ei myöskään oletettu hakemusta kirjoitettaessa - *COMT*-geenin alleelin ja kasvin iNDF-pitoisuuden välinen yhteys on hyödyllinen havainto. Lisäksi tutkimus toi syvällistä tietoa jalostusmateriaalina käytettävien timoteikloonien ominaisuuksista. Tulosten korkean tieteellisen tason ansiosta pääsimme yhteistyöhön alan kansainvälisten huippututkimusryhmien kanssa.

5.7 Kirjallisuus

- Abberton, M.T., Marshall, A.H. Humpheys, M.W., Macduff, J.H. Collins, R.P. & Marley, C.L. 2008. Genetic improvement of forage species to reduce the environmental impact of temperate livestock grazing systems. *Advances in Agronomy* 98:311-345.
- Akin, D.E. 1989. Histological and physical factors affecting digestibility of forages. *Agronomy Journal* 81: 17-25.
- Bélanger, G. & McQueen, R.E. 1997. Leaf and stem nutritive value of timothy cultivars differing in maturity. *Canadian Journal of Plant Science* 77: 237-245.
- Bélanger, G., Michaud, R., Jefferson, P.G., Tremblay, G.F. & Bréard, A. 2001. Improving the nutritive value of timothy through management and breeding. *Canadian Journal of Plant Science* 81: 577–585.
- Bertrand, A., Tremblay, G.F., Pelletier, S., Castonguay, Y. & Bélanger, G. 2008. Yield and nutritive value of timothy as affected by temperature, photoperiod and time of harvest. *Grass and Forage Science* 63: 421-432.
- Buxton, D. R. & Redfean, D.D. 1997. Plant limitations to fiber digestion and utilization. Teoksessa: *Proceedings of American Society for Nutritional Sciences. New developments in forage science contributing to enhanced fiber utilization by ruminants. Supplement*, p. 814-818.
- Casler, M.D. 2000. Breeding forage crops for increased nutritional value. *Advances in Agronomy* 71:51-107.
- Claessens, A., Michaud, R., Bélanger, G. & Mather D.E. 2005. Responses to divergent phenotypic selection for fiber traits in timothy. *Crop Science* 45: 1017-1022.
- Deinum, B., Debeyer, J., Nordfeldt, P.H., Kornher, A., Ostgard, O. & Vanbogaert, G. 1981. Quality of herbage at different latitudes. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* 29: 141-150.
- Grabber, J.H., Ralph, J., Lapierre, C. & Barriere, Y. 2004. Genetic and molecular basis of grass cell-wall degradability. I. Lignin-cell wall matrix interactions. *C. R. Biologies* 327: 455-465.
- Hay, R.K.M. & Pedersen, K. 1986. Influence of long photoperiods on timothy varieties from different latitudes in northern Europe. *Grass and Forage Science* 41: 311-317.
- Höglind, M., Schapendonk, A.H.C.M. & Van Oijen, M. 2001. Timothy growth in Scandinavia: Combining quantitative information and simulation modelling. *New Phytologist* 15: 355-367.
- Höglind, M., Hanslin, H. M. & Van Oijen, M. 2005. Timothy regrowth, tillering and leaf area dynamics following spring harvest at two growth stages. *Field Crops Research* 93: 5163.
- Jing, Q., Bélanger, G., Baron, V., Bonesmo, H., Virkajärvi, P. & Young, D. 2012. Regrowth simulation of the perennial grass timothy. *Ecological Modelling* 232: 64-77.
- Jung, H.-J., Samac, D. & Sarath, G. 2012. Modifying crops to increase cell wall digestibility. *Plant Science*. 185-186: 65-77.
- Kangas, A., Laine, A., Niskanen, M., Salo, Y., Vuorinen, M., Jauhiainen, L. & Nikander, H. 2010. Virallisten lajikekokeiden tulokset 2003–2010: Results of official variety trials 2003–2010. *MTT Kasvu* 13: 174 s.
- Kondo, T., Watanabe, T., Ohshita, T. & Kyuma, T. 1998. Physico-chemical characteristics of soluble lignin fractions released from forage grasses by ruminant digestion. *Japan Agricultural Research Quarterly* 32: 187-195.

- Kärkönen, A., Laakso, T., Tapanila, T., Korhonen, P., Joki-Tokola, E., Virkajärvi, P., Isolahti, M. & Sairanpää, P. 2012. Lignin analyses in timothy (*Phleum pratense*) clones of different digestibility. Proceedings of XVI International Silage Congress. Hämeenlinna, Finland. (submitted) .
- McElroy, A.R. & Christie, B.R. 1986. Variation in digestibility decline with advance in maturity among timothy (*Phleum pratense* L.) genotypes. *Canadian Journal of Plant Science* 66: 323–328.
- McElroy, A.R. & Kunelius, H.T. 1995. Timothy. Teoksessa: Barnes, R.F., Nelson, C.J., Collins, M. Moore, K.J. (toim.). *Forages: An Introduction to grassland agriculture (Volume I)*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. s.305–311.
- Miller, D.A. & Hanna, W.W. 1995. Forage Breeding. Teoksessa: Barnes, R.F., Nelson, C.J., Collins, M. Moore, K.J. (toim.). *Forages: An Introduction to grassland agriculture (Volume I)*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. s.117–125.
- Nousiainen, J., Rinne, M., Hellämäki, M. & Huhtanen, P. 2003. Prediction of the digestibility of primary growth and regrowth grass silages from chemical composition pepsin-cellulase solubility and indigestible cell wall content. *Animal Feed Science and Technology* 110:61-74.
- Pärssinen, P. 2004. Nurmikasvien kehittäminen jalostuksen keinoin Suomessa. Suomen nurmijhdistyksen julkaisu 21. p 22-26.
- Richards, J.H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. Proceedings of the XVII International Grassland Congress, 8 – 21 Feb. 1993, Palmerston North, New Zealand. s. 85–94.
- Simon, U., & Park, B.H.. 1981. A descriptive scheme for stages of development in perennial forage grasses. s. 416–418. Teoksessa: J.A. Smith and V.W. Hays (Toim.) Proceedings of the 14th International Grassland Congress. Lexington, Kentucky, USA
- Van Soest, P.J., Mertens, D.R. & Deinum, B. 1978. Preharvest factors influencing quality of conserved forage. *Journal of Animal Science* 17: 712 – 720.
- Virkajärvi, P., Sairanen, A., Nousiainen, J.I. & Khalili, H. 2003. Sward and milk production response to early turnout of dairy cows to pasture in Finland. *Agricultural and Food Science Finland* 12: 21-34.
- Virkajärvi, P. 2004. Growth and utilization of timothy - meadow fescue pastures. Doctoral Dissertation. University of Helsinki. Department of Applied Biology. Section of Crop Husbandry. Publication 19: 56 p.
- Wilkins, P.W. & Humphreys, M.O. 2003. Progress in breeding perennial forage grasses for temperate agriculture. *Journal of Agricultural Science* 140: 129–150.

6 Tulosten soveltaminen ja merkitys käytännössä

Perttu Virkajärvi¹⁾, Kirsi Pakarinen¹⁾, Maarit Hyrkäs¹⁾, Jyri-Pekka Lemettinen¹⁾, Marketta Rinne²⁾, Outi Manninen³⁾, Mervi Seppänen⁴⁾

¹⁾ MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Halolantie 31 A, 71750 Maaninka, etunimi.sukunimi@mtt.fi

²⁾ MTT Kotieläintuotannon tutkimus, Animale, 31600 Jokioinen, etunimi.sukunimi@mtt.fi

³⁾ MTT Biotekniikka- ja elintarviketutkimus, Myllytie 1, 31600 Jokioinen, outi.m.manninen@mtt.fi (nyk. outi.manninen@boreal.fi)

⁴⁾ Helsingin yliopisto, Maataloustieteiden laitos, Latokartanonkaari 5, 00014 Helsingin yliopisto, etunimi.sukunimi@helsinki.fi

’Nurmikasvien satofysiologia nurmen laadun perustana’ -hankkeen tarkoituksena oli lisätä teoreettista tietämystä nurmen kasvun dynamiikasta ja kasvuprosessien säätelystä. Pää tarkoituksena oli hyödyttää nurmikasvien sadon mallinnusta ja jalostusta. Koska työssä määritettiin myös runsaasti nurmirehun ravitsemuksellisen arvon parametrejä, voidaan tuloksista johtaa myös käytäntöä palvelevia neuvoja.

Timotei on suomalaisiin oloihin sopiva nurmiheinälaji, mutta tämän hankkeen aikana sen on havaittu eroavan kasvutavaltaan melkoisesti natalajeista. Erityisesti jälkikasvun käynnistyminen ja kiivaus on timoteilla hitaampaa. Ruokonadalla on erinomainen jälkikasvukyky myös kuivina vuosina ja sen puolesta sitä voi suositella poudanaroille lohkoille. Timotein sadontuotto kyky nojaa pitkälti korrenkasvuun, kun taas ruokonatakasvusto on jatkuvasti lehtevämpi. Ruokonadan lehdet ovat suuria ja lehtilavat pitkiä, jonka vuoksi niiden rakenteen täytyy olla lähtökohtaisesti vahvempi kuin timotein tai nurminadan lehtien. Tämä näkyykin lehtien rakenteessa: johtojänteitä on tiheässä, ja niiden puutuessa lehtien orgaanisen aineen sulavuus alenee. Koska lehdet luonnollisesti sisältävät enemmän kivennäisiä kuin korret, näkyy timotein ja ruokonadan lehtien välinen ero vielä korostuneemmin D-arvossa. Niinpä etenkin korjuun ajoituksessa on oltava ruokonadan kohdalla tarkkana: sen lehtevyys voi hämätä. Muita nurmia nopeampi kasvuunlähtö niiton jälkeen johtaa siihen, että ruokonadan toiselle sadolle kertyy tosiasiaa enemmän lämpösummaa kuin timotein toiselle sadolle, jos toinen niitto tehdään samaan aikaan. Näin ollen ruokonadan toinen sato on korjattava aikaisemmin kuin timotein, joka lähtee kasvuun useita päiviä ruokonataa hitaammin, etenkin kuivina tai lämpiminä kesinä. Lisäksi näyttää siltä, että ruokonadan lehtien D-arvo laskee nopeammin kuin timotein lehtien ja sekin puoltaa ruokonadan aikaista toista niittoa. Tämä johtaa usein siihen, että ruokonatavaltaiset nurmet niitetään kolmesti Etelä- ja Keski-Suomessa.

Kasvavassa nurmessa käy jatkuva kuhina: uusia versoja ja lehtiä muodostuu ja vanhoja kuolee. Kokonaisen versojen kuolema on harvinaisempaa kuin yksittäisten lehtien, ja versokuolemia tapahtuu eniten stressiolosuhteissa, kuten pian niiton jälkeen. Sen sijaan lehtien elinikä on varsin rajallinen, yleensä muutamasta viikosta 4–6 viikkoon lämpötilasta riippuen. Lisäksi lehtisolukot voivat kohdata ennen aikaisen kuoleman varjostuksen, kuumuuden, ravinteiden tai veden puutteen sekä kasvintuhoojien johdosta. Ensimmäisessä niitossa kuollutta solukkoa ei yleensä kerry merkittäviä määriä, paitsi jos kasvusto menee lakoon. Sen sijaan toiseen ja kolmanteen satoon voi kertyä jopa 20–25 % ka:sta kuollutta solukkoa, jonka D-arvo on 15–30 % huonompaa kuin elävän solukon. Kun halutaan hyvälaatuinen toinen sato, on nurmia tarkasteltava muutoinkin kuin päältä: kuollut solukko kertyy kasvuston sisään. Erityisesti sitä kertyy, kun on kosteaa ja lämmintä ja tällöin toisen sadon korjuuta on syytä aikaistaa.

Joinain vuosina nurmirehun sulavuus tai D-arvo ei laske normaaliin tapaan vaan voi jopa nousta korjuuta viivästyttäessä. Tässä hankkeessa olemme osoittaneet, että näin voi todellakin käydä – vika ei siis ole välttämättä näytteenotossa eikä analyysilaboratoriossa, vaan nurmen kasvun dynamiikassa: uusia versoja ja lehtiä muodostuu ja vanhoja kuolee. Näin ei käy kovin usein, mutta D-arvon lasku voi pysähtyä, ja D-arvo voi jopa nousta, kun nurmessa myöhäinen versominen on runsasta ja vanha kasvimassa korvautuu nuoremmalla, etenkin jos uudet versot kasvavat viileämissä olosuhteissa kuin vanhat versot.

Kun kationi-anionitasapaino on voimakkaan positiivinen, lisääntyy sekä poikimahalvausriski että ns. subkliinisen poikimahalvauksen (ts. ’huono poikiminen’) todennäköisyys. Suomessa ei juuri ole määritetty nurmirehun Cl- ja S- pitoisuuksia, joten kationi-anionitarkastelut ovat harvinaisia. Havaitut kationi-

anionisuhteet ylittävät annetun suosituksen $290 \text{ mmol}_c \text{ kg}^{-1} \text{ ka}$ (Pelletier ym. 2008), etenkin ensimmäisessä niitossa ja etenkin ruokonadalla, joten asiaa kannattaisi selvittää jatkossa tarkemmin. Toisessa niitossa suhde on selvästi alhaisempi, etenkin timoteilla. Ruokonata ottaa maasta runsaasti ravinteita, etenkin kaliumia, mikä osin johtuu juuri sen lehtevyydestä. Sen kationi-anionisuhde oli jatkuvasti korkeampi kuin timotein, erityisesti kosteana kasvukautena 2007. Ruokonadan korkeana säilyvä lehtevyys oli todennäköisesti syynä siihen, ettei sen kationi-anionisuhde laskenut niittoa myöhästyttämällä. Mikäli rehun korkea kaliumpitoisuus on merkittävä ongelma tilalla (laidunhalvaus, poikimahalvaus tai huono poikiminen), kannattaa ruokonataa välttää korkean kaliumtilan omaavilla peltolohkoilla ja viljellä esimerkiksi timoteita sen sijaan. Toisena vaihtoehtona on syöttää ummessaoleville lehmille (jos se muuten on mahdollista) toisen niiton timoteisatoa sen alhaisen kationi-anionisuhteen ansiosta.

Timotein ja ruokonadan lajieroista on toki tiedetty jo aikaisemminkin, mutta hankkeessa saatiin selville monien eroavaisuuksien syyt ja niiden merkitys käytännössä. Tuloksilla on käyttöarvoa kasvilajikohtaisia suosituksia annettaessa. Tulokset auttavat ymmärtämään nurmen sadon korjuun ajoittamista, etenkin toisen sadon osalta: kasvuston korsiintumista, lehtien kasvua ja kuolemaa sekä kuolleen aineksen kerääntymistä. Tuloksia on käytetty menestyksellä esimerkiksi neuvonnallisten kehittämishankkeiden havaintojen selittämiseen: yhdessä tuloksista muodostuu aiempaa vahvempi kokonaisuus.

7 Sanasto

ADF (Acid Detergent Fibre). Happodetergenttikuitu.

Aitokorsi. Korsi, johon on muodostunut solmuja ja solmuvälit ovat pidentyneet.

Apikaalinen meristeemi. Kärkikasvupisteen solunjakautumisvyöhykkeen solukko. Voi erilaistua kukinnoksi.

D-arvo. Sulavan orgaanisen aineen pitoisuus kuiva-aineessa.

DCAD (Dietary Cation-Anion Difference). Kationi-anionitasapaino. Positiivisten K- ja Na-ionien milliekvivalenttimäärän (meq) summan ja negatiivisten Cl- ja S-ionien milliekvivalenttimäärän summan erotus kilossa kuiva-ainetta $(K^+_{meq} + Na^+_{meq}) - (Cl^-_{meq} + S^-_{meq})$. Laskentakaavoja on useita, joista toisissa otetaan huomioon myös Ca, Mg ja P –konsentraatiot.

Dissektointi. Versojen anatominen leikkaus tai avaus, yleensä kasvupisteen kehitysvaiheen määrittämiseksi. Destruktiivinen analyysi.

Defoliaatio. Maanpäällisen kasvuston poisto, esim. niitto tai laidunnus.

Dormanssi. Solukon lepotila, jossa aktiivista solujen jakautumista ei tapahdu.

Fyllokroni (phyllochron). Peräkkäisten fytomeerien muodostumisen välinen aika eli aikaväli, jona kasvupisteessä muodostuneiden kahden peräkkäisen lehden aiheet kehittyvät lehdiksi.

Fytomeeri (phytomer). Identtisten kasvinosien muodostama moduuli. Nurmiheinissä fytomeeri koostuu solmusta, sivusilmusta, lehtitupesta ja lehtilavasta.

Generatiivinen (GEN). Kasvun vaihe ja/tai versotyyppi, jossa versoon syntyy paitsi lehteä, lehtituppea ja aitokortta, myös kukinto. Vrt. vegetatiivinen, vegetatiivinen elongoituva.

Gibberelliinihappo (gibberellic acid, GA). Kasvihormoni, joka mm. stimuloi korren ja juuriston kasvua, solujen kasvua ja jakautumista (erityisesti lehdissä) sekä itämistä.

Heksaploidi. Kasvi, jolla on kuusinkertainen kromosomisto.

iNDF. Sulamaton NDF-kuitu.

Interkalaarinen meristeemi. Solmujen tai lehtitupen ja lehtilavan välille sijoittuva solunjakautumisvyöhykkeen solukko.

Kasvivyksilö. Yhdestä siemenestä syntynyt kasvi, joka voi talvehtia (monivuotisilla kasveilla) ja johon voi kuulua useita versoja samanaikaisesti.

Kehitysaste (Simon & Park). Kasvin fenologisen kehityksen kuvaaja. Simon & Park (1981) asteikko on erityisesti heinäkasveille kehitetty numeroasteikko. Erilaisia koodistoja on kehitetty useita, joista mainittakoon nurmille kehitetty Moore ym. 2007 asteikko.

LAI, lehtialaindeksi (Leaf Area Index). Vakiintunut parametri, joka kuvaa kasvuston yhteyttämiskoneiston suuruutta. LAI on lehtien pinta-ala jaettuna sen maa-alan pinta-alalla, jolta lehdet on mitattu.

Lateraalinen meristeemi. Sivusilmujen solunjakautumisvyöhykkeen solukko.

LWR (Leaf Weight Ratio). Lehti-varsisuhde, lehtevyys. Yleensä tarkoitetaan lehtilapojen massan suhdetta kokonaisuutensa.

Meristeemi. Solunjakautumisvyöhykkeen solukko, josta uuden solukon kasvu on mahdollista. Meristeemi voi olla aktiivinen tai dormanssissa.

NDF (Neutral Detergent Fiber). Neutraalidetergenttikeitossa jäljelle jäävä kuitu, joka koostuu potentiaalisesti sulavasta kuidusta (pdNDF) ja sulamattomasta kuidusta (iNDF).

OAS. Orgaanisen aineen sulavuus (tai OMD, Organic Matter Digestibility).

Pseudokorsi. Valekorsi, jossa ei ole solmuja. Koostuu sisäkkäin kasvavista lehtitupista.

Pääverso. Pääversoksi katsotaan mm. siemenestä ensimmäisenä kehittyvän apikaalimeristeemin tuottama verso. Samoin talven jälkeen ensimmäisenä kehittyvät versot tulkitaan pääversoiksi ja pääversion tyveltä lateraalimeristeemistä (so. sivusilmuista) syntyvät versot tulkitaan tytär- tai sivuversoiksi. Käytännössä jako saattaa olla varsin hankalasti tehtävissä ja vaatii kasviyksilön kaivamista maasta ja sen pesemistä, ennen kuin voidaan sanoa mikä on pää- ja mikä sivuverso.

Vegetatiivinen (VEG). Kasvullinen kasvuvaihe ja/tai versotyyppi, jossa versoon syntyy lehteä ja lehtituppea, mutta ei aitokortta. Usein (sivu)versonta on vilkasta vegetatiivisessa kasvuvaiheessa. Vrt. generatiivinen, vegetatiivinen elongoituva.

Vegetatiivinen elongoituva (ELONG). Kasvun vaihe ja/tai versotyyppi, jossa versoon syntyy paitsi lehteä ja lehtituppea, myös aitokortta. Vrt. generatiivinen, vegetatiivinen.

Vernalisaatio. Useilla heinäkasveilla kukinnan induktioon tarvittava kylmäkaraistuminen.

Verso (tiller, shoot). Kasviyksilön yhdestä lateralisesta meristeemistä kehittymään lähtenyt osa.

8 Liitteet

Liite 1. Timotein ja ruokonadan kivennäispitoisuus, K:N-suhde sekä DCAD...	103
Liite 2. Timotein ja ruokonadan kivennäispitoisuus, K:N-suhde sekä DCAD...	104
Liite 3. Timotein versotyyppeiden osuudet ja morfologiset ominaisuudet ensimmäisessä sadossa	105
Liite 4. Ruokonadan versotyyppeiden osuudet ja morfologiset ominaisuudet ensimmäisessä sadossa	106
Liite 5. Timotein versotyyppeiden osuudet ja morfologiset ominaisuudet toisessa sadossa	107
Liite 6. Ruokonadan versotyyppeiden osuudet ja morfologiset ominaisuudet toisessa sadossa	108
Liite 7. Timotein versotyyppeiden ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa	109
Liite 8. Ruokonadan versotyyppeiden ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa	110
Liite 9. Timotein versotyyppeiden ruokinnallinen arvo toisessa sadossa	111
Liite 10. Ruokonadan versotyyppeiden ruokinnallinen arvo toisessa sadossa	112
Liite 11. Timotein korsien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa	113
Liite 12. Ruokonadan korsien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa	114
Liite 13. Timotein lehtien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa vuosina 2006–2007	115
Liite 14. Timotein korsien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa vuosina 2006–2007	115
Liite 15. Ruokonadan lehtien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa	116
Liite 16. Ruokonadan korsien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa	117
Liite 17. Timotein ja ruokonadan VEG-korsien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa...	118
Liite 18. Timotein lehtien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa vuosina 2006–2007	118
Liite 19. Ruokonadan lehtien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa	119
Liite 20. Timotein ja ruokonadan VEG-lehtien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa...	120

Liite 1. Timotein ja ruokonan kivennäispitoisuus, K:N-suhde sekä kationi-anionitasapaino (DCAD) ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

1. sato	2006										2007									
	1		2		3		ka		Aika		SEM	Vuosi	Laji	Aika	V*L	V*A	L*A	V*L*A		
	Aika	Aika	Aika	Aika	Aika	Aika	Aika	Aika	Aika	Aika									P-arvo	
Ca	Timotei	3,02	3,02	3,02	3,13	2,94	3,13	3,29	3,12	0,21	0,052	0,043	0,30	0,038	0,47	0,42	0,72			
(g kg⁻¹ ka)	Ruokonata	4,23	4,20	4,40	4,28	3,66	3,69	3,58	3,64											
K	Timotei	26,7	24,8	23,0	24,8	26,1	24,8	22,6	24,5	0,8	0,38	0,008	0,008	0,53	0,25	0,57	0,19			
(g kg⁻¹ ka)	Ruokonata	32,9	30,3	29,8	31,0	33,1	29,7	27,7	30,2											
Mg	Timotei	1,03	1,00	1,03	1,02	1,00	1,01	1,01	1,01	0,05	0,30	0,001	0,14	0,43	0,47	0,17	0,56			
(g kg⁻¹ ka)	Ruokonata	2,05	1,89	1,97	1,97	2,03	1,88	1,81	1,91											
Na	Timotei	0,046	0,033	0,050	0,043	0,045	0,039	0,049	0,044	0,006	0,79	0,018	0,055	0,94	0,44	0,073	0,40			
(g kg⁻¹ ka)	Ruokonata	0,076	0,052	0,068	0,066	0,089	0,054	0,059	0,067											
P	Timotei	2,94	2,45	2,28	2,56	2,86	2,55	2,24	2,55	0,10	0,24	0,067	0,003	0,083	0,14	0,99	0,38			
(g kg⁻¹ ka)	Ruokonata	2,67	2,26	2,11	2,35	2,55	2,16	1,88	2,20											
S	Timotei	1,61	1,44	1,41	1,48	1,57	1,50	1,38	1,48	0,09	0,18	0,008	0,016	0,18	0,16	0,26	0,37			
(g kg⁻¹ ka)	Ruokonata	2,39	1,98	2,10	2,16	2,24	2,00	1,76	2,00											
Cl	Timotei	8,23	6,83	7,50	7,52	8,87	8,70	8,50	8,69	0,4	0,11	0,020	0,004	0,21	0,012	0,023	0,052			
(g kg⁻¹ ka)	Ruokonata	12,67	8,60	8,16	9,81	11,04	9,78	9,76	10,19											
Cu	Timotei	5,29	4,43	4,06	4,59	5,16	4,79	3,99	4,65	0,43	0,44	0,31	0,21	0,55	0,48	0,14	0,63			
(mg kg⁻¹ ka)	Ruokonata	4,98	4,67	4,55	4,73	4,76	5,11	5,38	5,08											
Fe	Timotei	70,0	70,4	82,6	74,3	68,2	64,1	81,2	71,2	4,2	0,92	0,086	0,039	0,32	0,14	0,19	0,11			
(mg kg⁻¹ ka)	Ruokonata	92,3	68,9	77,6	79,6	78,1	78,1	90,6	82,2											
Mn	Timotei	27,9	26,1	27,3	27,1	27,2	26,5	26,8	26,8	4,9	0,12	0,093	0,22	0,10	0,70	0,37	0,62			
(mg kg⁻¹ ka)	Ruokonata	34,8	32,2	39,2	35,4	44,3	38,6	43,8	42,2											
Zn	Timotei	20,2	19,3	20,2	19,9	19,7	20,3	19,8	19,9	1,8	0,13	0,052	0,83	0,093	0,45	0,88	0,33			
(mg kg⁻¹ ka)	Ruokonata	14,4	12,7	12,3	13,1	16,3	15,3	17,7	16,4											
K:N	Timotei	1,21	1,32	1,32	1,28	1,21	1,48	1,55	1,41	0,08	0,073	0,011	0,009	0,67	0,73	0,28	0,39			
	Ruokonata	1,43	1,68	1,90	1,67	1,63	1,89	2,01	1,84											
DCAD	Timotei	393	388	327	369	360	334	289	328	18,6	0,11	0,036	0,064	0,58	0,021	0,25	0,031			
	Ruokonata	399	460	455	438	454	412	369	412											

Liite 3. Timotein versotyyppejen osuudet ja morfologiset ominaisuudet ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

	2006												2007					SEM	Vuosi	Aika	Versotyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT
	Aika						Aika																		
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2	3	ka													
Osuus (%)	VEG	5	3	1	3	1	3	2	2	1	0	1	3,4	1,0	1,0	<0,001	1,0	0,60	0,091	<0,001					
	ELONG	15	31	31	26	44	25	19	29																
	GEN	80	66	67	71	54	74	81	70																
Tiheys* (kpl m⁻²)	VEG	656	639	302	532	292	256	180	243					0,23	0,44	<0,001	0,78	0,014	0,069	0,005					
	ELONG	662	1277	1375	1105	1407	1149	1145	1233																
	GEN	1633	777	836	1082	656	989	1019	888																
Verson paino (mg ka)	VEG	40	32	32	34	28	31	20	27	23,29				0,21	<0,001	<0,001	0,052	0,053	<0,001	0,014					
	ELONG	110	185	187	161	154	151	159	155																
	GEN	270	505	660	478	412	521	774	569																
Lehtien osuus (%)*	VEG	59	44	49	50	52	48	67	56					0,86	0,009	<0,001	0,073	0,035	0,001	0,023					
	ELONG	44	36	31	37	40	35	29	35																
	GEN	36	21	16	24	31	23	16	23																
Kuolleiden osuus (%)	VEG	14	35	22	24	23	29	11	21	3,4				0,26	0,10	0,004	0,041	0,72	0,038	0,058					
	ELONG	9	8	10	9	9	8	6	8																
	GEN	3	6	4	4	5	3	2	4																

* Käytetty logaritimuunnosta.

Liite 4. Ruokonadan versotyypin osuudet ja morfologiset ominaisuudet ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

	2007										SEM	Vuosi	Aika	Versotyyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT
	2006					2007												
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2								
Osuus (%)	VEG	96	91	91	93	81	86	60	76	3,1	1,0	1,0	<0,001	1,0	0,002	0,002	0,004	
	ELONG	0,2	0,0	1	0	2	0,4	1	1									
	GEN	4	9	8	7	17	13	39	23									
Tiheys * (kpl m⁻²)	VEG	3323	2888	2795	3002	2846	2743	2384	2658	.	0,19	0,19	<0,001	0,66	0,18	0,078	0,20	
	ELONG	4	-	4	4	32	2	11	15									
	GEN	48	61	42	50	158	113	344	205									
Verson paino (mg)	VEG	167	207	211	195	145	207	233	195	104	0,44	0,005	0,001	0,99	0,29	0,007	0,93	
	ELONG	176	-	596	386	198	268	563	343									
	GEN	409	600	942	650	518	722	1035	758									
Lehtien osuus (%)	VEG	64	65	57	62	61	63	58	61	8,0	0,12	0,20	0,001	0,12	0,31	0,078	0,43	
	ELONG	53	-	47	50	31	35	47	38									
	GEN	31	30	5	22	24	16	9	16									
Kuolleiden osuus (%)	VEG	8	4	13	8	11	11	12	11	4,1	0,026	0,108	0,85	0,36	0,006	0,24	0,30	
	ELONG	5	-	1	3	28	10	17	18									
	GEN	12	3	8	8	9	7	11	9									

* Käytetty logaritimuunnosta.

Ljite 5. Timotein versotyyppein osuudet ja morfologiset ominaisuudet toisessa sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

Timotei, 2. sato.	2007										SEM	Vuosi	Aika	Versotyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT
	2006			Aika			Aika											
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2								
Osuus (%)	VEG	80	48	29	52	88	43	32	54	5,4	1,0	1,0	<0,001	1,0	0,27	<0,001	0,58	
	ELONG	20	51	63	45	12	45	53	37									
	GEN	0	1	8	3	0	11	15	9									
Tiheys * (kpl m⁻²)	VEG	3576	1838	1853	2422	1941	1345	1460	1582	.	0,15	0,014	<0,001	0,15	0,055	0,007	0,64	
	ELONG	254	859	1140	751	41	488	437	322									
	GEN	0	4	44	16	0	11	46	19									
Verson paino (mg ka)	VEG	64	104	105	91	50	73	79	67	7,1	0,87	0,005	<0,001	0,58	0,096	0,060	0,22	
	ELONG	210	239	374	274	168	233	431	277									
	GEN	-	354	1203	778	-	737	1176	956									
Lehtien osuus (%)	VEG	69	65	54	62	70	71	61	67	3,9	0,22	0,010	<0,001	0,97	0,72	0,42	0,47	
	ELONG	51	48	33	44	55	48	36	47									
	GEN	-	19	12	15	-	25	13	19									
Kuolleiden osuus (%)	VEG	8,4	13,7	18,4	14	11,4	6,0	19,5	12	2,8	0,39	0,040	0,004	0,36	0,91	0,20	0,42	
	ELONG	3,0	6,7	9,0	6	1,1	2,4	8,9	4									
	GEN	-	4,0	5,5	5	-	1,3	3,6	2									

* Käytetty logaritimuunnosta.

Liite 6. Ruokonadan versotyyppejen osuudet ja morfologiset ominaisuudet toisessa sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

	2006						2007						P-arvo						
	Aika			Aika			Aika			Aika			V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT			
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3							
Ruokonata. 2. sato.																			
Osuus (%)	VEG	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	1,0	0,33	0,29	0,29	
	ELONG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	GEN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
Tiheys (kpl m⁻²)	VEG	2670	2733	3752	3052	2433	2020	1821	2091	137	0,009	0,14	-	0,002	-	-	-	-	-
Verson paino (mg)	VEG	160	282	240	227	151	248	312	237	25,3	0,69	0,016	-	0,21	-	-	-	-	-
Lehtien osuus (%)	VEG	62	60	55	59	62	63	60	62	1,9	0,13	0,047	-	0,19	-	-	-	-	-
Kuolleiden osuus (%)	VEG	11,9	13,6	15,7	14	17	14,0	16,5	16	1,6	0,17	0,30	-	0,20	-	-	-	-	-

Liite 7. Timotein versotyyppeiden ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

	2006						2007						SEM	Vuosi	Aika	Versotyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT	
	Aika			Aika			Aika			Aika											
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3									
Timotei, 1. sato.																					
Raakavalk.	165	141	154	154	150	146	165	153	153	165	153	5,1	0,26	0,001	<0,001	0,099	0,18	<0,001	0,047	0,047	
(g kg ⁻¹ ka)	ELONG	144	110	98	117	131	108	82	107	82	107										
	GEN	128	92	81	100	111	90	69	90	69	90										
Tuhka	105	102	104	104	98	96	104	99	99	104	99	2,4	0,23	0,003	<0,001	0,35	0,44	<0,001	0,001	0,001	
(g kg ⁻¹ ka)	ELONG	83	79	73	78	83	73	61	72	61	72										
	GEN	75	66	58	66	74	64	52	64	52	64										
OAS	731	723	727	727	748	745	757	750	750	757	750	3,9	0,002	<0,001	<0,001	0,013	0,003	<0,001	0,42	0,42	
(g kg ⁻¹ OA)	ELONG	713	668	645	675	751	719	710	727	710	727										
	GEN	726	659	627	671	760	712	693	721	693	721										
D-arvo	655	649	651	652	674	674	678	675	675	678	675	4,2	0,002	<0,001	0,003	0,007	0,002	<0,001	0,071	0,071	
(g kg ⁻¹ ka)	ELONG	653	614	597	621	689	666	666	674	666	674										
	GEN	672	615	589	625	703	677	656	679	656	679										
NDF	564	580	573	572	585	590	567	581	581	567	581	7,2	0,32	0,017	<0,001	0,006	0,066	0,062	0,021	0,021	
(g kg ⁻¹ ka)	ELONG	600	648	644	630	633	627	587	616	587	616										
	GEN	603	674	658	645	640	644	624	636	624	636										
iNDF	59,7	77,1	68,0	68	79,4	86,1	61,9	76	76	61,9	76	4,4	0,063	0,001	0,004	<0,001	0,030	<0,001	0,047	0,047	
(g kg ⁻¹ ka)	ELONG	50,1	90,1	119,0	86	84,0	94,8	98	98	115,9	98										
	GEN	50,2	99,1	143,2	97	76,6	93,0	94	94	113,7	94										
Ligniini	34,7	35,8	34,8	35	34,0	33,8	35,3	34	34	35,3	34	1,3	0,11	0,005	0,003	0,009	0,14	0,001	0,004	0,004	
(g kg ⁻¹ ka)	ELONG	35,8	42,4	47,4	42	39,3	36,7	39,5	39	39,5	39										
	GEN	29,7	41,1	48,8	40	35,5	35,2	39,5	37	39,5	37										
iNDF:ligniini	1,72	2,15	1,96	1,94	2,34	2,56	1,76	2,22	2,22	1,76	2,22	0,15	0,022	0,010	0,045	0,033	0,12	0,004	0,47	0,47	
	ELONG	1,39	2,13	2,51	2,01	2,14	2,59	2,94	2,56	2,94	2,56										
	GEN	1,70	2,42	2,93	2,35	2,15	2,67	2,89	2,57	2,89	2,57										

Lite 8. Ruokonadan versotyypin ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

Ruokonata. 1. sato.	2007										P-arvo							
	2006					Aika					SEM	Vuosi	Aika	Versotyyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2								
Raakavalk.	130	107	99	112	129	108	95	111	9,0	0,22	0,009	0,048	0,49	0,55	0,030	0,11		
ELONG	111	-	103	107	97	105	100	101										
GEN	88	93	87	90	101	85	72	86										
Tuhka	102	96	101	100	104	99	92	98	5,3	0,10	0,12	0,004	0,80	0,050	0,081	0,011		
ELONG	91	-	90	90	84	86	93	87										
GEN	88	81	73	81	81	70	65	72										
OAS	753	718	687	719	786	761	758	768	16,6	0,008	0,014	0,010	0,60	0,97	0,26	0,050		
ELONG	694	-	673	684	742	738	729	736										
GEN	655	653	640	650	737	696	668	700										
D-arvo	676	650	617	648	704	686	689	693	13,7	0,005	0,022	0,020	0,43	0,58	0,41	0,019		
ELONG	629	-	615	622	679	674	659	671										
GEN	596	600	594	597	677	647	624	649										
NDF	508	552	590	550	560	559	547	555	17,8	0,73	0,19	0,005	0,017	0,31	0,080	0,086		
ELONG	570	-	578	574	605	591	563	586										
GEN	609	610	650	623	605	603	634	614										
iNDF	38,2	57,5	76,1	57,3	97,2	76,0	73,6	82,3	12,7	0,39	0,11	0,001	0,17	0,032	0,17	0,048		
ELONG	93,6	-	123,0	108,3	102,6	113,8	115,4	110,6										
GEN	126,9	132,4	151,1	136,8	102,4	119,7	147,3	123,1										
Lignini *	11,5	15,6	16,7	14,6	19,2	18,2	17,3	18,3	.	0,16	0,27	0,005	0,076	0,059	0,25	0,081		
ELONG	21,4	-	24,7	23,1	28,2	26,1	21,7	25,3										
GEN	28,4	28,8	32,8	30,0	25,5	28,1	31,5	28,4										
iNDF:lignini	3,33	3,68	4,59	3,87	5,01	4,17	4,28	4,49	0,57	0,27	0,19	0,37	0,51	0,21	0,80	0,11		
ELONG	4,19	-	4,79	4,49	4,42	4,33	5,23	4,66										
GEN	4,39	4,60	4,61	4,53	4,01	4,26	4,78	4,35										

* Käytetty logaritimuunnosta.

Liite 9. Timotein versotyyppeiden ruokinnallinen arvo toisessa sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

	2006						2007						SEM	Vuosi	Aika	Versotyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT
	Aika		Aika		Aika		Aika		Aika		P-arvo									
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2		3								
Raakavalk.	183	107	92	127	239	159	122	173	7,6	0,023	<0,001	<0,001	0,076	0,011	0,034	0,032				
(g kg ⁻¹ ka)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
Tuhka	95	76	72	81	101	89	84	91	2,3	0,015	<0,001	<0,001	0,010	0,11	0,089	0,10				
(g kg ⁻¹ ka)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
OAS	699	708	712	706	770	760	725	751	7,2	0,027	0,030	<0,001	0,022	0,026	0,69	0,11				
(g kg ⁻¹ OA)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
D-arvo	633	654	662	649	692	692	664	682	6,8	0,044	0,16	<0,001	0,014	0,036	0,95	0,14				
(g kg ⁻¹ ka)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
NDF	546	543	537	542	550	592	610	584	7,8	0,002	0,20	0,019	0,002	0,011	0,003	0,11				
(g kg ⁻¹ ka)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
iNDF	47,7	56,2	57,7	54	53,6	56,6	78,0	63	5,4	0,015	0,010	0,003	0,41	0,006	0,049	0,25				
(g kg ⁻¹ ka)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
Ligniini	27,7	27,4	24,1	26	21,6	35,6	32,9	30	0,6	0,005	0,006	<0,001	0,002	0,067	0,001	<0,001				
(g kg ⁻¹ ka)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
iNDF:ligniini	1,72	2,05	2,39	2,05	2,47	1,59	2,37	2,15	0,16	0,027	0,009	0,038	0,050	0,011	0,12	0,085				
(g kg ⁻¹ ka)	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN	VEG	ELONG	GEN		
	-	1,95	2,23	1,97	1,83	1,99	2,61	2,14		2,80	3,23	3,02								
	-	1,95	2,04	2,00	-	2,80	3,23	3,02												

Lite 10. Ruokonadan versotyypin ruokinnallinen arvo toisessa sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

	2006						2007						SEM	Vuosi	Aika	Versotyyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT
	Aika			Aika			Aika			P-arvo										
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2	3	ka								
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	VEG	117	82	70	90	161	128	90	127	12,6	0,10	0,007	-	0,36	-	-	-	-		
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	VEG	92	77	72	81	112	95	89	99	2,9	0,019	0,004	-	0,95	-	-	-	-		
OAS (g kg ⁻¹ OA)	VEG	670	665	673	669	742	746	728	739	7,5	0,006	0,77	-	0,25	-	-	-	-		
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	VEG	609	614	625	616	658	675	663	666	7,7	0,012	0,43	-	0,33	-	-	-	-		
NDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG	548	538	529	539	560	548	568	559	10,0	0,13	0,58	-	0,37	-	-	-	-		
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG	79,6	80,8	79,8	80,1	87,0	81,7	87,2	85,3	3,9	0,21	0,81	-	0,61	-	-	-	-		
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	VEG	15,3	13,8	15,1	14,7	17,2	21,8	22,3	20,4	1,2	0,021	0,25	-	0,079	-	-	-	-		
iNDF:iigniini	VEG	5,22	5,91	5,32	5,49	5,07	3,77	3,97	4,27	0,32	0,019	0,36	-	0,022	-	-	-	-		

Liite 11. Timotein korsien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

Timotei korret	2006			2007			P-arvo										
	Aika			Aika			SEM	Vuosi	Aika	Versotyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT			
	1	2	3	ka	1	2									3	ka	
Raakavalk.	ELONG	111	72	61	81	91	69	46	69	8,6	0,14	0,001	0,036	0,16	0,61	0,40	0,33
(g kg ⁻¹ ka)	GEN	95	58	48	67	74	55	42	57								
Tuhka	ELONG	82	70	60	71	81	65	48	65	6,3	0,36	0,001	0,032	0,14	0,56	0,39	0,78
(g kg ⁻¹ ka)	GEN	73	60	51	61	71	58	43	57								
OAS	ELONG	688	631	591	637	727	688	679	698	13,2	0,009	0,001	0,55	0,053	0,57	0,065	0,85
(g kg ⁻¹ OA)	GEN	708	621	580	636	742	676	663	693								
D-arvo	ELONG	632	587	555	591	668	643	647	652	14,6	0,012	0,003	0,47	0,052	0,55	0,077	0,87
(g kg ⁻¹ ka)	GEN	657	584	550	597	689	637	634	653								
NDF	ELONG	657	711	704	691	704	679	624	669	22,3	0,18	0,10	0,21	0,023	0,97	0,53	0,13
(g kg ⁻¹ ka)	GEN	665	737	707	703	701	691	652	681								
iNDF	ELONG	-	123	165	144	110	121	145	125	5,2	0,36	0,002	0,45	0,004	0,008	0,30	-
(g kg ⁻¹ ka)	GEN	66	124	181	124	97	117	134	116								
Ligniini	ELONG	32,6	39,8	50,4	40,9	34,4	34,5	39,3	36,1	3,7	0,075	0,003	0,72	0,022	0,77	0,065	0,32
(g kg ⁻¹ ka)	GEN	26,2	42,2	56,2	41,5	33,2	34,5	40,7	36,1								
iNDF:ifigniini	ELONG	-	3,1	3,3	3,2	3,2	3,6	3,6	3,5	0,24	0,16	0,21	0,052	0,75	0,48	0,86	-
GEN		2,6	3,0	3,2	2,9	2,9	3,5	3,3	3,2								

Lite 12. Ruokonadan korsien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

1. sato	2006			2007			SEM	Vuosi	Aika	Versotyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT	P-arvo	
	Aika			Aika												
	1	2	3	1	2	3										ka
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	VEG 99	73	74	82	92	92	78	67	79	3,3	0,44	0,002	-	0,13	-	-
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	VEG 99	87	94	93	99	99	97	83	93	3,5	0,84	0,064	-	0,053	-	-
OAS (g kg ⁻¹ OA)	VEG 746	717	701	721	761	761	748	752	753	6,7	0,018	0,040	-	<0,001	-	-
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	VEG 672	655	635	654	685	685	675	690	684	8,1	0,026	0,21	-	0,006	-	-
NDF* (g kg ⁻¹ ka)	VEG 553	585	595	578	617	617	593	548	586	.	0,22	0,38	-	0,002	-	-
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG 59	94	104	86	91	91	99	115	102	4,3	0,046	0,003	-	0,067	-	-
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	VEG 10,7	15,5	18,1	14,8	20,4	20,4	20,6	19,9	20,3	1,4	0,036	0,16	-	0,091	-	-
iNDF:ligniini	VEG 6,0	6,3	5,8	6,1	4,5	4,5	4,8	5,8	5,0	0,7	0,25	0,77	-	0,37	-	-

* Käytetty logaritimuunnosta.

Liite 13. Timotein lehtien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa vuosina 2006–2007.

Timotei lehdet

1. sato

	ELONG	GEN	SEM	P-arvo
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	178	174	5,8	0,55
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	87	83	1,5	0,13
OAS (g kg ⁻¹ OA)	754	763	21,1	0,14
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	688	700	19,3	0,12
NDF (g kg ⁻¹ ka)	528	503	6,7	0,031
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	32,0	27,4	4,9	0,082
Ligniini * (g kg ⁻¹ ka)	41	38	1,5	0,030
iNDF:ligniini	0,77	0,74	0,15	0,68

* Friedmanin testi ja suorat keskiarvot.

Liite 14. Timotein korsien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa vuosina 2006–2007.

Timotei korret

2. sato

	VEG	ELONG	GEN	SEM	P-arvo
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	115	57	36	21,0	0,019
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	93	54	32	13,6	0,005
OAS (g kg ⁻¹ OA)	746	697	624	15,3	<0,001
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	677	661	603	18,2	0,024
NDF (g kg ⁻¹ ka)	593	616	615	50,0	0,77
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	70	102	137	9,6	0,001
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	21,4	31,3	37,0	5,0	0,006
iNDF:ligniini	3,59	3,34	3,49	0,53	0,88

Lite 15. Ruokonadan lehtien ruokinnallinen arvo ensimmäisessä sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuiston kehitysvaihe.

	2006						2007						P-arvo			
	Aika			Aika			Aika			Aika						
	1	2	3	ka	1	2	3	ka	1	2	3	ka				
Ruokonata lehdet																
1. sato																
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	VEG 150	124	118	131	153	125	112	130	SEM 4,4	Vuosi 0,85	Aika 0,001	Versotyppi -	V*A 0,36	V*VT -	A*VT -	V*A*VT -
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	VEG 100	97	98	98	109	101	95	102	SEM 3,4	0,33	0,17	-	0,038	-	-	-
OAS (g kg ⁻¹ OA)	VEG 760	719	673	717	788	748	732	756	SEM 8,0	0,027	0,002	-	0,20	-	-	-
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	VEG 684	649	607	647	703	673	663	679	SEM 9,1	0,039	0,009	-	0,15	-	-	-
NDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG 471	530	575	525	503	516	519	513	SEM 12,2	0,33	0,029	-	0,008	-	-	-
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG 21,6	37,5	57,0	38,7	36,0	44,0	57,8	45,9	SEM 2,6	0,072	0,001	-	0,12	-	-	-
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	VEG 10,3	15,2	14,2	13,2	15,3	13,9	14,0	14,4	SEM 1,4	0,43	0,55	-	0,063	-	-	-
iNDF:ligniini	VEG 2,26	2,47	4,14	2,96	2,35	3,17	4,28	3,27	SEM 0,38	0,39	0,025	-	0,46	-	-	-

Liite 16. Ruokonadan korsien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

2. sato	2006			2007			P-arvo									
	Aika			Aika			SEM	Vuosi	Aika	Versotyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT		
	1	2	3	1	2	3									ka	ka
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	VEG	79	60	50	63	115	86	59	87	12,1	0,18	0,073	-	0,42	-	-
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	VEG	84	61	51	65	115	87	76	93	4,6	0,032	0,005	-	0,59	-	-
OAS (g kg ⁻¹ OA)	VEG	708	731	743	727	781	788	783	784	8,6	0,015	0,23	-	0,31	-	-
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	VEG	649	686	705	680	693	718	723	711	10,5	0,081	0,048	-	0,48	-	-
NDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG	-	481	449	465	563	556	543	554	18,2	0,026	0,43	-	0,43	-	-
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG	91	83	73	83	77	96	90	88	6,8	0,31	0,32	-	0,16	-	-
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	VEG	-	8,6	12,6	10,6	10,0	21,7	19,9	17,2	1,4	0,042	0,039	-	0,061	-	-
iNDF:ligniini	VEG	-	11,2	7,2	9,2	7,3	5,7	5,8	6,3	1,6	0,050	0,12	-	0,029	-	-

Liite 17. Timotein ja ruokonadan VEG-korsien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa vuosina 2006–2007.

VEG korret					
2. sato					
	Timotei	SEM	Ruokonata	SEM	P-arvo
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	115	17	75	14	0,011
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	93	16	80	14	0,14
OAS (g kg ⁻¹ OA)	746	27	756	27	0,33
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	677	17	695	14	0,20
NDF (g kg ⁻¹ ka)	593	39	511	38	<0,001
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	71	6,4	85	5,3	0,017
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	21	4,4	15	4,0	0,027
iNDF:ligniini	3,7	1,4	6,5	1,1	0,038

Liite 18. Timotein lehtien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa vuosina 2006–2007.

Timotei lehdet				
2. sato				
	VEG	ELONG	SEM	P-arvo
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	175	157	23,9	0,61
Tuhka * (g kg ⁻¹ ka)	84	73	4,7	0,056
OAS * (g kg ⁻¹ OA)	741	736	13,7	0,12
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	679	686	16,7	0,43
NDF (g kg ⁻¹ ka)	541	522	26,8	0,24
iNDF * (g kg ⁻¹ ka)	37	32	4,4	0,10
Ligniini * (g kg ⁻¹ ka)	30	36	3,1	0,009
iNDF:ligniini *	1,26	0,87	0,07	0,014

* Friedmanin testi ja suorat keskiarvot.

Liite 19. Ruokonadan lehtien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa. Ajat: 1 = aikainen, 2 = keskimääräinen ja 3 = myöhäinen kasvuston kehitysvaihe.

Ruokonata lehdet 2. sato	2006			2007			P-arvo								
	Aika			Aika			SEM	Vuosi	Aika	Versotyyppi	V*A	V*VT	A*VT	V*A*VT	
	1	2	3	1	2	3									ka
Raakavalk. (g kg ⁻¹ ka)	VEG 144	97	83	108	196	147	106	149	15,3	0,10	0,008	-	0,42	-	-
Tuhka (g kg ⁻¹ ka)	VEG 94	80	75	83	112	98	94	101	3,1	0,018	0,008	-	0,97	-	-
OAS (g kg ⁻¹ OA)	VEG 666	649	653	656	769	752	731	751	7,7	0,003	0,092	-	0,22	-	-
D-arvo (g kg ⁻¹ ka)	VEG 603	597	604	601	683	678	662	674	8,1	0,006	0,61	-	0,28	-	-
NDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG 542	520	516	526	515	517	541	524	10,9	0,84	0,61	-	0,17	-	-
iNDF (g kg ⁻¹ ka)	VEG 57,0	58,8	56,8	57,6	40,4	50,1	58,8	49,8	1,9	0,038	0,025	-	0,021	-	-
Ligniini (g kg ⁻¹ ka)	VEG 15,4	12,5	12,2	13,3	13,5	17,1	18,9	16,5	1,7	0,10	0,86	-	0,073	-	-
iNDF:ligniini	VEG 3,72	4,88	4,75	4,45	3,07	2,99	3,26	3,11	0,44	0,064	0,44	-	0,29	-	-

Liite 20. Timotein ja ruokonadan VEG-lehtien ruokinnallinen arvo toisessa sadossa vuosina 2006–2007.

VEG lehdet

2. sato

	Timotei	SEM	Ruoko- nata	SEM	P-arvo
Raakavalk. (g kg⁻¹ ka)	174	24,2	129	23,7	0,010
Tuhka (g kg⁻¹ ka)	84	8,7	92	8,6	0,015
OAS (g kg⁻¹ OA)	743	38	703	38	<0,001
D-arvo (g kg⁻¹ ka)	681	28	638	28	<0,001
NDF (g kg⁻¹ ka)	548	10	525	8	0,056
iNDF (g kg⁻¹ ka)	38,1	2,8	53,7	2,1	<0,001
Ligniini (g kg⁻¹ ka)	29,9	2,1	14,9	1,8	<0,001
iNDF:ligniini	1,4	0,5	3,8	0,5	<0,001

MTT TEKEE TIETEESTÄ ELINVOIMAA

MTT RAPORTTI

www.mtt.fi/julkaisut

MTT Raportti -julkaisusarjassa julkaistaan maatalous -ja elintarviketutkimusta sekä maatalouden ympäristötutkimusta käsitteleviä tutkimusraportteja. Lukijoille tarjotaan tietoa MTT:n kaikilta tutkimusaloilta eli biologiasta, teknologiasta ja taloudesta.

MTT, 31600 Jokioinen.

