

MTTK

MAATALOUDEN TUTKIMUSKESKUS

Tiedote 25/85

SALME KORTET

Keski-Pohjanmaan tutkimusasema

Puna-apilan paikalliskantojen ekologia

Kirjallisuustutkimus

JOKIOINEN 1985
ISSN 0359-7652

MAATALOUDEN TUTKIMUSKESKUS

TIEDOTE 25/85

SALME KORTET

Puna-apilan paikalliskantojen ekologia

Keski-Pohjanmaan tutkimusasema

69310 LAITALA

(968) 866 11

ISSN 0359-7652

SISÄLLYS

JOHDANTO	1
1. Populaation sisäinen muuntelu	3
1.1. Muuntelun merkitys	3
1.2. Rekombinaatio	3
1.2.1. Lisääntymistapa	4
1.3. Mutaatiot	5
1.4. Migraatio l. geenivirta	6
1.5. Valinta	6
1.5.1. Tasapainottava l. stabilisoiva valinta	7
1.5.2. Suuntaava l. lineaarinen valinta	7
1.5.3. Kirjavoiva l. disruptiivinen valinta	8
1.6. Satunnaisajautuminen	8
2. Sopeutuminen l. adaptaatio	9
2.1. Populaatioiden erilaistuminen	9
2.2. Geenivirta ja isolaatio	10
2.2.1. Siementen ja siitepölyn leviäminen	10
2.2.2. Kukinta-aika	10
2.2.3. Lisääntymistapa	11
2.2.4. Inkompatibiliteetti	11
2.3. Luonnonvalinta	12
2.4. Kliinit ja mosaiikki	13
2.5. Sopeutuminen erilaisiin ympäristötekijöihin	14
2.5.1. Edafiset tekijät l. maaperä	14
2.5.2. Klimaattiset tekijät l. ilmasto	18
2.5.3. Bioottiset tekijät	19
2.5.3.1. Vastavuoroinen sopeutuminen l. koadaptaatio	19
2.5.3.1. Taudit ja tuholaiset	22
2.6. Viljelykasvien domestikaatio ja maatiaiskannat	23
3. Puna-apilan adaptaatio	25
3.1. Puna-apilan viljelyhistoria	25
3.2. Puna-apilan tyypit	26
3.2.1. Aikainen puna-apila	27
3.2.2. Myöhäinen puna-apila	28

3.2.3. Keskimyöhäinen puna-apila	28
3.2.4. Luonnonvarainen puna-apila	28
3.2.5. Myöhäisen apilatyypin kehitystä selittävät teoriat	29
3.3. Päivänpituusreaktio	30
3.3.1. Valojakson vaikutus puna-apilan vegetatiiviseen kehitykseen	32
3.3.1.1. Versoutuminen	32
3.3.1.2. Varren pituuskasvu	32
3.3.1.3. Lehtevyys	32
3.3.1.4. Kemiallinen koostumus	34
3.3.2. Kukinta	35
3.3.3. Päivänpituuden vaikutus puna-apilan talvehtimiseen	37
3.3.4. Päivänpituuden vaikutus puna-apilan satoon	39
3.4. Puna-apilan paikalliskantojen kehityksestä	42
3.4.1. Talvi kasvuston karsijana	45
3.4.2. Muista kehitysrytmiin vaikuttaneista tekijöistä	47
3.4.3. Viljelytekniikan vaikutuksista	49
3.5. Paikalliskantakokeiden tuloksista	50
3.5.1. Etelä-Suomen kokeet	50
3.5.2. Pohjois-Suomen kokeet	55
3.6. Paikalliskantojen nykytilanteesta	57
KIRJALLISUUS	59

JOHDANTO

Paikalliskannat ovat pitkän ajan kuluessa sopeutuneet viljelyympäristönsä erityispiirteisiin. PULLIN ja TURTOLAN (1983) selvityksen mukaan puna-apilan paikalliskannat säilyivät maataloil-la nurmessa merkitsevästi kauemmin kuin jalosteet. Lukuisia puna-apilan paikalliskantoja hävisi 1960- ja 1970-lukujen aikana, mutta Pohjoismainen geenipankki sai vuosina 1979 - 1984 Suomesta kokoelmiinsa vielä noin 90 puna-apilan paikalliskantaa.

Puna-apilan paikalliskantojen viljelyarvoa on selvitetty pääasiassa Etelä-Suomessa järjestetyissä kokeissa, eivätkä tulokset anna todellista kuvaa pohjoissuomalaisten kantojen ominaisuuksista niiden omalla kotiseudulla. Keski-Pohjanmaan tutkimusasemalla on v. 1981 lähtien järjestetty keski- ja pohjoissuomalaisia puna-apilan paikalliskantoja nykyisiin kauppalajikkeisiin vertailevia kokeita. Samaan koesarjaan kuuluvia kokeita on perustettu myös muille Pohjois-Suomen tutkimusasemille.

Tämä kirjallisuustutkimus on v. 1985 Helsingin yliopiston kasvinviljelytieteen laitoksella tehdyn pro gradu -työn kirjallisuusosa. Työn kokeellisessa osassa käsitellään kahden Keski-Pohjanmaan tutkimusasemalle v. 1981 perustetun puna-apilan paikalliskantakokeen tuloksia. Tässä kirjallisuustutkimuksessa käsitellään aluksi kasvipopulaatioiden sopeutumista erilaisiin ympäristötekijöihin, sopeutumisen edellytyksiä ja siihen vaikuttavia tekijöitä. Sen jälkeen selvitetään puna-apilan päivänpituusreaktointia ja puna-apilan paikalliskantojen kehitykseen vaikuttaneita tekijöitä. Lopuksi esitellään Suomessa järjestettyjen paikalliskantakokeiden tuloksia.

1. Populaation sisäinen muuntelu

1.1. Muuntelun merkitys

Kasvilajit muodostuvat lukuisista paikallisesti sopeutuneista populaatioista. Populaatio on aktuaalisesti tai potentiaalisesti keskenään risteytyvien yksilöiden muodostama joukko. Populaation kaikki geenit yhdessä muodostavat sen geenistön (gene pool). (METTLER ja GREGG 1969, HALKKA 1973.)

Lajin mahdollisuudet säilyä ja kehittyä perustuvat sen sisältämään geneettiseen muunteluun. Lajin sisäinen muuntelu muodostuu populaatioiden sisäisestä ja niiden välisestä muuntelusta. Populaation sisäinen geneettinen muuntelu on välttämätöntä, jotta populaatio voi sopeutua ympäristönsä muutoksiin pitkällä aikavälillä (adaptability). Toisaalta liian runsas muuntelu heikentää sen sopeutuneisuutta (adaptation) vallitseviin oloihin, sillä olojen pysyessä muuttumattomina on edullista, jos sopeutuneisuuden kannalta arvokkaat geeniyhdistelmät säilyvät sukupolvesta toiseen. Viljelykasvien nykyiset lajikkeet ovat geneettisesti hyvin yhtenäisiä ja ne ovat menettäneet kykynsä sopeutua ympäristöolojen vaihteluihin. Viljelykasvien sopeutuminen tulevaisuuden oloihin perustuukin jalostajan kokoelmien sisältämään muunteluun. Luonnonvaraiset kasvi- ja eläinpopulaatiot sisältävät tässä suhteessa riittävästi muuntelua. (SIMMONDS 1962.) Geneettinen muuntelu on mutaatioiden, geenivirran ja geneettisen aineiston rekombinaation tulosta.

1.2. Rekombinaatio

Tärkein populaation sisäisen geneettisen vaihtelun lähde on olemassa olevan perintöaineksen rekombinaatio. Rekombinaatio luo uusia geeniyhdistelmiä populaation geeniaineistosta. Biseksuaalisten kasvi- ja eläinlajien rekombinaatiotapahtumat voidaan ryhmitellä neljälle tasolle (HALKKA 1973):

1. kromosomien sisäinen rekombinaatio (crossing over)
2. kromosomien välinen rekombinaatio (kromosomien meioottinen lajittuminen l. mendelismi)
3. gameettien välinen rekombinaatio (sukusolujen erilaiset yhtymismahdollisuudet)
4. populaatioiden välinen rekombinaatio (populaatioiden välinen immigraatio ja emigraatio)

Eri kasvilajit eroavat toisistaan siinä, mikä rekombinaatiotapa niillä on vallitsevin (HALKKA 1973).

Populaatiossa esiintyvän rekombinaation ja syntyvien uusien geeniyhdistelmien määrää säätelevät yhdessä useat tekijät. Usein ne vaikuttavat samanaikaisesti päinvastaisiin suuntiin toisten lisäessä ja toisten rajoittaessa rekombinaatiota. Kasvipopulaatioiden rekombinaatiota säätelevät mm. kromosomiluku, crossing over'in yleisyys, lisääntymistapa, pölytystapa, leviämisetäisyys (siemenet, siitepöly), populaation koko, risteytymisestä, steriilisysesteet, ulkoiset isolaatiomekanismit ja sukupolven ikä (GRANT 1958, 1975).

1.2.1. Lisääntymistapa

Lisääntymistapa vaikuttaa populaation sisäisen muuntelun määrään ja sen jakautumiseen. Ristisiittoisissa populaatioissa syntyy jatkuvasti uusia geeniyhdistelmiä. Yksilöt ovat heterotsygoottisia ja muuntelu esiintyy yksilöiden välisinä eroina. Itsesiittoiset populaatiot muodostuvat teoriassa homotsygoottisista puhtaista linjoista, ja populaation sisäinen muuntelu ilmenee linjojen välisinä eroina. Autogamia on harvoin kuitenkaan täydellistä ja satunnainen ristisiitos aiheuttaa muuntelua ja heterotsygotiaa. Myös mutaatiot luovat muuntelua ja heterotsygoottien mahdollinen valintaetu homotsygootteihin verrattuna ylläpitää sitä. Vegetatiivisesti ja apomiktisesti lisääntyvissä populaatioissa ei muuntelua synny lainkaan lisääntymistapahtuman yhteydessä. Populaatiot koostuvat erilaisista "roduista" tai kloo-

neista ja muuntelu ilmenee niiden välisinä eroina. Vegetatiivisilla ja apomiktisilla populaatioilla on kuitenkin usein jäljellä kyky lisääntyä suvullisesti, mikä satunnaisesti lisää populaation muuntelua. (SIMMONDS 1962, METTLER ja GREGG 1969, GRANT 1971, HARPER 1977.) CARSON (1957, ref. GRANT 1975) erottaa kolme rekombinaatiojärjestelmätyyppiä: suljettu (closed), rajoitettu (restricted) ja avoin (open). Ristisiittoisten populaatioiden rekombinaatio on avointa. Pääasiallisesti itsesiittoisesti lisääntyvillä populaatioilla se on rajoitettua. Vegetatiivisesti tai apomiktisesti lisääntyvillä populaatioilla se on suljettua, sillä teoriassa niillä ei muodostu lainkaan uusia geeniyhdistelmiä.

Erot eri lisääntymistapojen välillä eivät kuitenkaan ole jyrkät. Samassa populaatiossa saattaa osa siemenistä syntyä apomiktisesti ja osa normaalisti sukusolujen yhtymisen tuloksena, osa ristisiitoksen ja osa itsesiitoksen tuloksena. Saman populaation keski- ja reunaosissa lisääntymismenetelmä voi olla erilainen. Erilaisissa ympäristöissä optimitasapaino uusien geeniyhdistelmien syntymisen ja entisten säilyttämisen välillä on erilainen ja siten myös rekombinaation määrä vaihtelee. (GRANT 1971.)

1.3. Mutaatiot

Geneettisen vaihtelun perimmäisenä lähteenä ovat mutaatiot. Mutaatiot voidaan määritellä sellaisiksi perimän muutoksiksi, jotka eivät johdu geeniaineksen rekombinaatiosta. Mutaatioihin voidaan lukea geeni- ja kromosomimutaatiot, polyploidia ja aneuploidia. Kapeammin määriteltynä mutaatio merkitsee yhdessä geenilokuksessa tapahtuvaa rakenteellista muutosta, jonka tuloksena syntyy uusi alleeli. (MERRELL 1981.) Mutaatiofrekvenssit ovat usein varsin pieniä, arviolta 10^{-6} - 10^{-8} mutaatiota geeniä ja sukupolvea kohden. Arvio vaihtelee eri geenien ja eri eliöiden osalta. (HALKKA 1973, SORSA ym. 1973.)

Suurin osa mutanttigeeneistä on vallitsevissa oloissa haitallisia tai neutraaleja. Koska mutanttigeenit yleensä ovat resessivisiä, ne voivat säilyä heterotsygoottisissa yksilöissä piilossa valintapaineilta. Suurin osa mutanttigeeneistä häviää popu-

laatiosta sattuman vaikutuksesta, ja vain pieni osa niistä yleistyy ja tulee merkittäväksi populaation geenistön osaksi. Mitä suurempi valintaetu geenillä on, sitä paremmat mahdollisuudet sillä on vakiintua. (HALKKA 1973, PARKIN 1979, MERRELL 1981.)

1.4. Migraatio l. geenivirta

Populaatiogenetiikassa migraatio ja geenivirta ovat synonyymejä. Geenivirta voidaan rinnastaa mutaatioihin, sillä ne molemmat tuovat populaatioon uutta geeniainesta. Kasvipopulaatioiden välillä geenivirtaa aiheuttaa pääasiassa siementen ja siitepölyn leviäminen. Geenivirran vaikutus populaatioiden geenifrekvensseihin riippuu sen voimakkuudesta ja populaatioiden geenifrekvenssien välisistä eroista. Geenivirran merkitys vaihtelee lajeittain, populaatiosta toiseen ja saman populaation osalta eri aikoina. (METTLER ja GREGG 1969, HALKKA 1973, MERRELL 1981.)

1.5. Valinta

Luonnonvalinta muovaa populaatiossa esiintyvää muuntelua. Valinta kohdistuu fenotyyppiin, ja siinä määrin kuin fenotyyppi on genotyypin säätelemä, se kohdistuu myös genotyyppiin ja geeneihin. Valinnan tehokkuus tietyn ominaisuuden suhteen riippuu siitä miten suuri osa tässä ominaisuudessa havaittavasta muuntelusta on perinnöllistä.

Luonnonvalinta suosii parhaiten sopeutuneita yksilöitä. Sopeutuneisuus l. adaptaatio on suhteellista ja riippuu aina vallitsevista oloista. Yksilön sopeutuneisuutta ilmentää sen kyky tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä (fitness). Luonnonvalinta toimii siten, että parhaiten sopeutuneet yksilöt tuottavat eniten jälkeläisiä, jolloin niiden geeniyhdistelmät populaatiossa yleistyvät ja heikommin sopeutuneiden yksilöiden geeniyhdistelmät harvinaistuvat. (mm. METTLER ja GREGG 1969, HALKKA 1973, MERRELL 1981.) Kasvit reagoivat ympäristönsä stressitekijöihin mm. siten, että niiden tuottamien siementen määrä vaihtelee suunnattomasti, useilla yksivuotisilla lajeilla jopa kaksisataakertaisesti (BRADSHAW 1972). Populaation geneettisen koostumuk-

sen näin muuttuessa se sopeutuu yhä paremmin ympäristöönsä.

Populaation reagointi valintaan riippuu valintapaineiden suunnasta ja voimakkuudesta, populaation muuntelusta ja sen geneettisestä systeemistä sekä yksittäisten geenien ja geenien välisen vuorovaikutuksen osuudesta fenotyypin muodostumiseen. (MATHER 1955 ref. METTLER ja GREGG 1969): Valintapaineet voidaan karkeasti jakaa vaikutustapojensa puolesta kolmeen päätyyppiin: tasapainottava l. stabilisoiva, suuntaava l. lineaarinen ja kirjava l. disruptiivinen valinta (mm. METTLER ja GREGG 1969, HALKKA 1973). Kuva 1.

1.5.1. Tasapainottava l. stabiloiva valinta

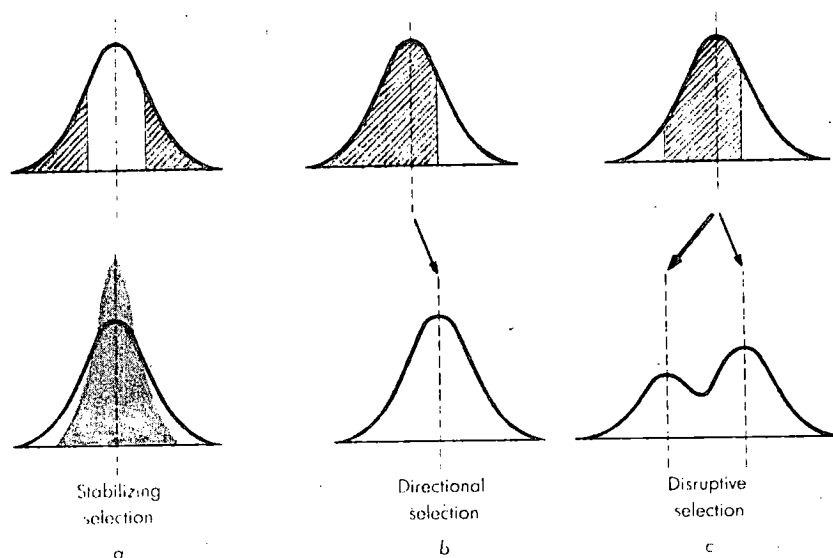
Jos populaatio elää useiden sukupolvien ajan muuttumattomassa ympäristössä, se sopeutuu siihen jatkuvasti yhä paremmin. Kun populaatio saavuttaa optimifenotyypin, valinta ei lakkaa vaikuttamasta, vaan se karsii optimista poikkeavia fenotyyppisiä. Huonosti sopeutuneita yksilöitä syntyy jatkuvasti mutaatioiden, geenivirran ja rekombinaation tuloksena. Fenotyyppien vaihtelu keskittyy optimia muistuttaviin fenotyyppisiin ja populaation kokonaisuuntelu vähenee. (METTLER ja GREGG 1969.)

1.5.2. Suuntaava l. lineaarinen valinta

Suuntaava l. lineaarinen valinta liittyy tilanteeseen, jolloin valintapaineiden voimakkuus muuttuu tai syntyy uusia valintapaineita. Näin tapahtuu esim. jonkin ympäristötekijän muuttuessa. Valintapaineiden muuttuessa optimifenotyyppi muuttuu ja suuntaava valinta siirtää vähitellen populaation alkuperäistä fenotyyppiä kohti uutta optimia. Samalla populaation geenifrekvenssit muuttuvat. Kasvinjalostuksessa sovellettava valinta on usein lineaarista. (METTLER ja GREGG 1969, HALKKA 1973.)

1.5.3. Kirjavoiva 1. disruptiivinen valinta

Kirjavoivaa 1. disruptiivista valintaa esiintyy kun populaation elinympäristö on paikan tai/ja ajan suhteen mosaiikkimaisesti vaihteleva. Optimifenotyyppiä on useita. Eräät fenotyypit ovat sopeutuneet elämään mosaiikin tietyillä ruuduilla, toiset fenotyypit toisilla. (HALKKA 1973.) Disruptiivinen valinta voi johtaa polymorfismiin, populaation osien erilaistumiseen ja paikallisesti sopeutuneiden osapopulaatioiden syntyyn (METTLER ja GREGG 1969). Populaatioon saattaa samanaikaisesti vaikuttaa erisuuntaisia valintapaineita.



Kuva 1. Valinnan kolme päätyyppiä ja niiden vaikutukset populaation muunteluun. (METTLER ja GREGG 1969.)

1.6. Satunnaisajautuminen (genetic drift)

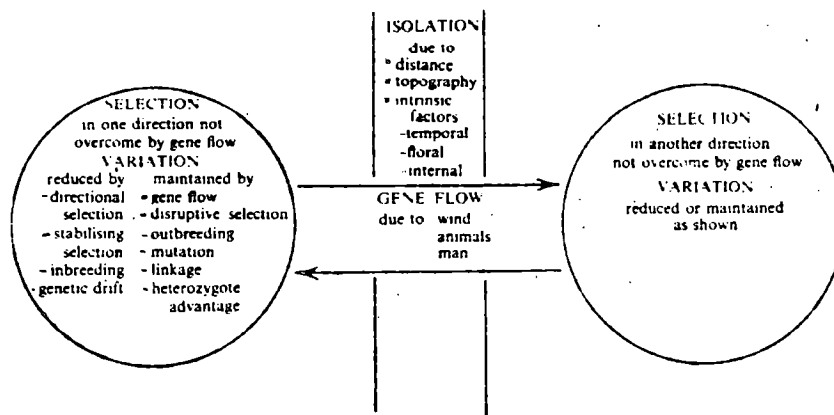
Satunnaisajautumisella tarkoitetaan alleelien geenifrekvenssien satunnaisia vaihteluja. Ilmiöllä ei ole määrättyä suuntaa. Pienissä, eristetyissä populaatioissa satunnaisajautuminen saattaa muuttaa geenifrekvenssejä merkittävästi. Useiden sukupolvien ajan jatkuessaan se alleeliparin kohdalla johtaa toisen alleelin häviämiseen ja toisen kiinnittymiseen (fixed), siis homotsygotiaan. Tällöin satunnaisajautuminen vähentää populaation geneettistä muuntelua. Satunnaisajautumisen merkityksestä populaatioiden evoluutiossa ei olla yksimielisiä. (METTLER ja GREGG 1969, PARKIN 1979, MERRELL 1981.)

2. Sopeutuminen 1. adaptaatio

2.1. Populaatioiden erilaistuminen

Levinneisyalueellaan kasvilaji muodostuu lukuisista populaatioista, joihin kohdistuvat valintapaineet saattavat olla hyvin erilaisia. Valinnan vaikutuksesta populaatiot erilaistuvat ja sopeutuvat paremmin kasvupaikkansa ympäristötekijöihin (habitaattiinsa, ekologiseen lokeroonsa). Tässä yhteydessä sopeutumisella 1. adaptaatiolla tarkoitetaan sellaisia populaation geenifrekvensseissä tapahtuvia muutoksia, jotka parantavat populaation keskimääräistä sopeutuneisuutta 1. fitnessiä. Populaatiogenetiikan kannalta fitnessiä ilmentää keskeisimmin yksilöiden kyky tuottaa jälkeläisiä (pitkällä tähtäyksellä eikä vain seuraavaan sukupolveen). Sopeutumisen edellytyksenä on riittävä populaation sisäinen muuntelu. (mm. METTLER ja GREGG 1969, MERRELL 1981.)

Populaatioiden erilaistuminen riippuu pääasiallisesti niiden välisen geenivirran määrästä ja valintapaineiden voimakkuudesta (mm. JAIN ja BRADSHAW 1966, McNEILLY 1968, EHRlich ja RAVEN 1969, METTLER ja GREGG 1969, MERRELL 1981). Geenivirtaa kasvipopulaatioiden välillä saa aikaan siitepölyn ja siementen leviäminen. Kuva 2.



Kuva 2. Populaatioiden erilaistumiseen vaikuttavat tekijät (BRADSHAW 1975).

2.2. Geenivirta ja isolaatio

Kasvipopulaatioiden välinen geenivirta kaventaa populaatioiden välisiä eroja, estää niiden erilaistumista ja saattaa heikentää niiden sopeutumista kasvupaikkaansa. Geenivirran vaikutus riippuu sen määrästä ja populaatioiden geenifrekvenssien välisistä eroista. (mm. MERRELL 1981.)

2.2.1. Siementen ja siitepölyn leviäminen

Pelkkä etäisyys rajoittaa populaatioiden välistä geenivirtaa. Siitepölyn leviämisen on todettu olevan paikallista siitä huolimatta, että tuulipölytteisten lajien siitepölystä osa saattaa kulkeutua pitkiä matkoja, jopa 150 - 1300 km. (FAEGRI ja van der PIJL 1966). Suurin osa tuulipölytteisistä kasveista risteytyy kuitenkin lähiympäristönsä samanlajisten yksilöiden kanssa. Hyönteispölytteisillä lajeilla pölyttäjien käyttäytyminen vaikuttaa siitepölyn leviämisetäisyyteen. (FAEGRI ja van der PIJL 1966, JAIN ja BRADSHAW 1966, EHRLICH ja RAVEN 1969, JONES ja WILKINS 1971, BRADSHAW 1972.) BRADSHAW (1972) mukaan ristipölytteisillä lajeilla, olivatpa ne sitten tuuli- tai hyönteispölytteisiä, ristipölytyksen osuus 10 metrin etäisyydellä on vain viisi prosenttia.

Siementen leviämisetäisyys riippuu niiden leviämistavasta, ja sen vuoksi siitä on vaikea sanoa mitään yleispätevää. Siementen leviämistä on lisäksi tutkittu vähemmän kuin siitepölyn leviämistä. (BRADSHAW 1972, HARPER 1977.) Suurimman osan siemenistä voidaan käytettävissä olevien tulosten perusteella olettaa puutoavan samalle keskimääräiselle kasvupaikalle kuin missä niiden emokasvit kasvavat (JONES ja WILKINS 1971, BRADSHAW 1972).

2.2.2. Kukinta-aika

Myös varsinaisia isolaatiomekanismeja saattaa kehittyä erilais-
tuvien populaatioiden välille. Kukinta-ajan erot rajoittavat tehokkaasti geenivirtaa. Viereiset populaatiot saattavat kehittyä kukinta-ajaltaan erilaisiksi sopeutuessaan kasvupaikkansa mikro-

ilmastoon. Kukinta-ajan erot voivat syntyä myös geenivirtaa rajoittavien valintapaineiden tuloksena. Kukinnan eriaikaisuus ei kuitenkaan täysin estä populaatioiden välistä geenivirtaa. (McNEILLY ja ANTONOVICS 1968, BRADSHAW 1972.)

2.2.3. Lisääntymistapa

Kasvien lisääntymistapa on joustava. ANTONOVICS (1968) havaitsi, että kaivosten alueilla kasvavat nurmirölliin ja tuoksusimakkeen metallitolerantit populaatiot olivat paljon itsesiittoisempia kuin samojen lajien viereisellä laidunmaalla kasvavat populaatiot. Itsesiittoisuus oli perinnöllistä ja Antonovics tulkitsi sen kehittyneen luonnonvalinnan tuloksena: itsesiittoisuus auttoi kaivospopulaatioita ylläpitämään sopeutuneisuuttaan rajoittamalla viereisistä ei-toleranteista populaatioista tulevaa voimakasta geenivirtaa.

Useat kasvilajit pystyvät lisääntymään vegetatiivisesti ja ovat monivuotisia. Siitä huolimatta, että ne säännöllisesti tuottavat siementä, saattavat siementaimien elinmahdollisuudet olla pienet tiheässä kasvustossa. Geenivirta ei tällöin välttämättä vaikuta populaation geenifrekvensseihin. (ASHTON ja BRADSHAW 1966, BRADSHAW 1972.) Myös apomiktinen lisääntyminen estää geenivirran vaikutukset.

2.2.4. Inkompatibiliteetti

Läheisten kasvilajien välillä saattaa esiintyä geneettisistä syistä johtuvaa inkompatibiliteettiä, joka eristää näiden lajien populaatiot toisistaan. McNEILLY ja ANTONOVICS (1968) tutkivat kukinnan eriaikaisuuden lisäksi lajin sisäisen inkompatibiliteetin esiintymistä nurmirölliin ja tuoksusimakkeen kaivos- ja laidunpopulaatioiden välillä. He eivät havainneet selvää inkompatibiliteettiä, mutta tuoksusimakkeen laidun- ja kaivospopulaatioiden risteytymiset tuottivat vähemmän siementä laidunyksilöiden ollessa emikasveina kuin ko. populaatioiden sisäiset risteytymiset. Tuoksusimakkepopulaatioiden välinen vähäinen inkompatibiliteetti saattoi olla syvempien erojen ja isolaatiomekanismien kehittymisen alkuna.

2.3. Luonnonvalinta

Kun populaatioiden välillä esiintyy geenivirtaa, valintapaineiden suunta ja voimakkuus ratkaisevat missä määrin populaatiot erilaistuvat. Valintapaineet saattavat olla varsin erilaiset hyvin läheisissä mikroympäristöissä vain muutaman metrin etäisyydellä (JAIN ja BRADSHAW 1966). Valintapaineet ovat riittävän voimakkaita selittämään runsaasta geenivirrasta huolimatta tapahtuvan erilaistumisen. (mm. JAIN ja BRADSHAW 1966, McNEILLY 1968, MERRELL 1981.) Luonnonvaraisissa populaatioissa valinta saattaa ylläpitää populaatioiden erilaistuneisuutta huolimatta siitä, että 50 - 60 % siitepölystä on peräisin vieraista populaatioista (JAIN ja BRADSHAW 1966).

Valintapaineiden vaikutusta kasvipopulaatioiden erilaistumiseen on tutkittu ehkä perusteellisimmin Englannissa metallikaivosten (Cu, Zn, Pb) lähiympäristöissä. ANTONOVCS ym. (1971) toteavat, että korkeita maaperän raskasmetallipitoisuuksia sietävien populaatioiden kehittyminen on paras esimerkki luonnonvalinnan esiintymisestä kasvipopulaatioissa. Äärimmäisen ankarissa ympäristöissä, jollaisiksi kaivokset tekee maaperän korkea raskasmetallipitoisuus, jokin fysikaalinen tekijä on hallitseva. Siksi on helppo ymmärtää minkälaisia valintapaineita populaatioon kohdistuu ja mitkä niiden vaikutukset ovat. Normaaleissa ympäristöissä fysikaaliset valintapaineet eivät ole yhtä ankaria, mutta sensijaan kilpailun on todettu aiheuttavan yhtä voimakasta valintaa. (McNEILLY 1968, BRADSHAW 1971.)

Koska luonnonvaraisilla kasveilla siementen ja siitepölyn leviäminen on paikallista, jälkeläiset kasvavat samassa keskimääräisessä habitaatissa kuin niiden vanhemmat. Tämän vuoksi valintapaineet kohdistuvat populaation geenistöön useiden sukupolvien ajan samansuuntaisina. (BRADSHAW 1972.) Monivuotisuus ja vegetatiivinen lisääntyminen voimistavat valinnan vaikutuksia, koska tällöin vain pieni osa yksilöistä korvautuu vuosittain uusilla siementaimilla. Molemmissa tapauksissa valintapaineet kohdistuvat useiden vuosien ajan samoihin genotyyppeihin ja ovat todennäköisesti hyvin voimakkaita. (ASHTON ja BRADSHAW 1966, BRADSHAW 1972.) Äärimmäisen pikkutarkkaa erilaistumista kuvastaa Snaydonin (BRADSHAW ym 1965) havainto, että sinkkipäällystei-

sen aidan juurella kasvaneet Festuca ovina ja Agrostis canina yksilöt sietivät merkittävästi korkeampia kasvualustan Zn-pitoisuuksia kuin 30 cm:n etäisyydellä aidasta kasvaneet yksilöt. Ankarat valintapaineet ja vegetatiivinen lisääntyminen olivat mahdollistaneet erilaistumisen näin lyhyellä välimatkalla. Muutamat tolerantit yksilöt olivat vegetatiivisesti levittäytyneet aidan juurelle, missä maaperä sisälsi kasveille haitallisia määriä aidasta liuennutta sinkkiä.

Jos valinta on voimakasta, se voi suurista populaatioista poimia esille hyvin harvinaisia geeniyhdistelmiä ja populaation koostumus voi muuttua ratkaisevasti lyhyessä ajassa (WALLEY ym. 1974). Metallitoleranssin on havaittu kehittyneen muutaman tai jopa yhden sukupolven aikana ei-tolerantissa populaatiossa tapahtuneen karsinnan tuloksena (ANTONOVICS ym. 1971, WALLEY ym. 1974, KARATAGLIS 1980). Myös CROSSLEY ja BRADSHAW (1968) totesivat, että valinta saattaa muuttaa populaation geneettistä koostumusta jo muutaman sukupolven aikana. SNAYDON (1970) oletti muuntelun vähyiden ainakin jonkin verran rajoittaneen tutkimiensä tuoksusimakepopulaatioiden erilaistumista maaperän happamuuden ja ravinnepitoisuuden suhteen. KHANin (1969, ref. BRADSHAW 1971) mukaan eräiden kasvilajien leviämistä kaivosalueille rajoittaa se, etteivät niiden populaatiot sisällä lainkaan metallitolerantteja yksilöitä.

2.4. Kliinit ja mosaiikki

Mikäli valintapaineita aiheuttavat ympäristötekijät muuttuvat asteittain, myös sellaiset kasvilajin morfologiset ja fysiologiset ominaisuudet, jotka ovat näiden valintapaineiden muovaamia muuttuvat vähitellen eli muodostavat kliinin. Asteittain muuttuvia ympäristötekijöitä ovat esim. päivänpituus, valon intensiteetti, lämpötila- ja kosteussuhteet ja kasvukauden pituus. Kliinejä esiintyy sekä kvalitatiivisten että kvantitatiivisten ominaisuuksien suhteen ja niiden taustalla on populaation geenifrekvenssien vähittäinen muuttuminen. Kliinejä on havaittu esim. kehitysrytmin (dormanssi, itäminen, kukinta), eri kehitysvaiheiden lämpötilaoptimin, kylmänkestävyyden, kosteusvaatimusten, versoutumisen runsauden, kasvin ja sen lehtien ja siementen koon

sekä terälehtien pituuden suhteen. (ALLARD 1970, JONES ja WILKINS 1971, MERRELL 1981.) COOPER (1964) havaitsi, että Lolium perenne kasvurytmi noudatti Etelä-Euroopasta Pohjois-Norjaan siirryttäessä vuodenaikaisrytmin muutosta.

Jos valintapaineita aiheuttavat ympäristön osatekijät muuttuvat jyrkästi, niin erilaistuessan populaatiot seuraavat tarkasti näitä muutoksia, muodostavat mosaiikin. (JAIN ja BRADSHAW 1966, ASHTON ja BRADSHAW 1966, ALLARD 1970, ANTONOVICS ym. 1971, JONES ja WILKINS 1971, BRADSHAW 1971, 1972, MERRELL 1981). Useilla kasvilajeilla on havaittu vain muutaman metrin matkalla selvää erilaistumista populaatioiden tai populaation osien välillä. Perusteellisimmin tässä suhteessa on tutkittu raskasmetallitoleranssia ja on havaittu, että eri kasvilajeilla toleranssin suhde kasvualustan raskasmetallipitoisuuteen on kiinteä (ANTONOVICS ym. 1971). Paikallista erilaistumista tapahtuu sekä itse- että ristisiittoisilla lajeilla.

Se, että kvantitatiiviset ominaisuudet ovat useiden geenien säätelyn tulosta ja niistä kullakin on vain vähäinen vaikutus tiettyyn ominaisuuteen, sallii hyvin herkät reaktiot pieniinkin ympäristötekijöiden eroavaisuuksiin ja pikkutarkan sopeutumisen kasvuympäristöön (BENNETT 1970). Helposti havaittavien morfologisten erojen lisäksi ja niiden taustalla on populaatioiden välillä vaikeammin todettavia ja mitattavia fysiologisia eroja (BRIGGS ja WALTERS 1969). Paikallisen erilaistumisen problematiikka liittyy kiinteästi lajiutumiseen sekä alalajien ja rotujen syntymiseen.

2.5. Sopeutuminen erilaisiin ympäristötekijöihin

2.5.1. Edafiset tekijät 1. maaperä

Eri kasvilajien ravinne- ja muut maaperävaatimukset ovat erilaiset, mistä osittain johtuu kasvupaikkojen erilainen kasvilajikoostumus (esim. kalkinsuosijat ja kalkinkarttajat). Myös saman kasvilajin eri yksilöiden välillä on merkitseviä eroja kasvinravinteiden otossa, kuljetuksessa, ravinteiden käytössä ja niiden

kerääntymisessä kasvin solukkuun. Viljelykasvien osalta perusteellisen yhteenvedon esittää CLARK (1983). Koska yksilöt ovat geneettisesti erilaisia em. ominaisuuksien suhteen, populaatiot voivat sopeutua kasvualustansa erityispiirteisiin, onpa sitten kyseessä jonkin yleisen ravinteen vaihteleva pitoisuus tai jonkin raskasmetallin toksinen pitoisuus. (JONES ja WILKINS 1971.)

SNAYDON (1970) tutki Englannissa pitkäaikaisen nurmen (permanent grassland) lannoituskokeen erilaisia lannoite- ja kalkituskäsittelyjä saaneiden koeruutujen tuoksusimakepopulaatioita. Eri tavoin lannoitettujen, joko kalkittujen (pH 7) tai kalkitsemattomien (pH 4) koeruutujen populaatioiden reagointi kasvualustan pH-arvoon riippui voimakkaasti niiden alkuperäisen kasvupaikan pH-lukemasta. Riippuvuus ilmeni useissa kokeissa ja eri korjuukerroilla. Populaatiot olivat 40 vuoden aikana erilaistuneet sekä fysiologisesti että morfologisesti alle 30 metrin etäisyydellä toisistaan.

Havaitaankin helposti, että populaatiot erilaistuvat maaperän suhteen ja, että se todennäköisesti parantaa niiden menestymistä ko. ympäristössä. On kuitenkin vaikeampaa selvittää mitkä yksittäiset maaperätekijät ovat erilaistumisen kussakin tapauksessa aiheuttaneet (JONES ja WILKINS 1971). Tutkittaessa esim. populaatioiden erilaistumista pH:n suhteen valintapaineita ja erilaistumista aiheuttavat useat tekijät, sillä pH:n vaikutus kasveihin on epäsuora. Alhaiseen pH-arvoon liittyvät maanesteen korkeat Al- ja Mn-ionikonsentraatiot, eräiden ravinteiden tiukka sitoutuminen (P, Mo), heikko mikrobitoiminta ja siten hidas orgaanisen aineksen hajoaminen ja alhaiset ravinnepitoisuudet. Happamat maat sisältävät usein myös niukasti kalsiumia. (RUSSELL 1978.) Myös eri kasvinravinteiden väliset vuorovaikutukset ja kilpailu vaikeuttavat niiden suhteen tapahtuneen erilaistumisen selvittämistä.

SNAYDON ja BRADSHAW (1969) tutkivat kalkkipitoisilta (pH 7,9 - 8,7) ja happamilta (pH 4,9 - 5,4) mailta peräisin olevien valkoopilapopulaatioiden reagointia kasvualustan erilaisiin Ca-, K- ja Mg-pitoisuuksiin. Kalkkipitoisilta mailta peräisin olevat populaatiot kärsivät happamien maiden populaatioita enemmän kasvualustan matalasta Ca-pitoisuudesta, ja niiden sadot kasvoivat

voimakkaammin Ca-pitoisuuden noustessa. Se, että happamien maiden populaatiot sietivät alhaista pH:ta saattoi osaksi johtua siitä, että ne sietivät alhaisia Ca-pitoisuuksia. Eroja saattoi olla myös populaatioiden fosforin hyväksikäytössä. Myös kalkkipitoiselta kasvupaikalta peräisin olleet englanninraiheinä- ja koiranheinäpopulaatiot reagoivat voimakkaammin Ca-pitoisuuden nousuun (CROSSLEY ja BRADSHAW 1968). Valkoapilalla magnesiumin ja kaliumin osalta olennaisimpia olivat ravinnekationien suhteet, eivät niiden pelkät konsentraatiot. Populaatiot menestyivät parhaiten ja olivat satoisimpia sellaisilla koekäsittelyillä, joiden ravinnekationien aktiivisuuksien suhteet ($K/\sqrt{Ca+Mg}$ ja $\sqrt{Mg/Ca+Mg}$) vastasivat alkuperäisen kasvualustan arvoja. Havaitut erot saattoivat johtua juuriston morfologian, kationinvaihtokapasiteetin, ravinteiden oton, kuljetuksen ja metabolian eroista.

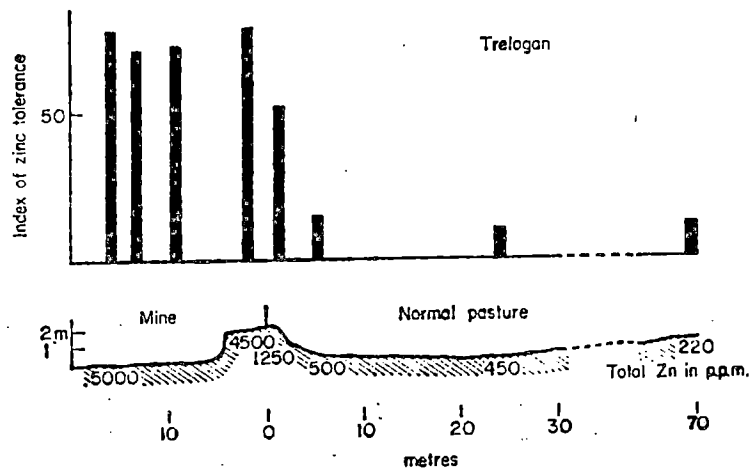
SNAYDON ja BRADSHAW (1962) tutkivat valkoapila-populaatioita, joiden alkuperäisen kasvupaikan maaperän liukoisen fosforin pitoisuus vaihteli 0,73 - 31,5 mg P_2O_5 / 100 mg maata. Järjestetyissä astiakokeissa ravinneliuksen fosforipitoisuus vaihteli 2 - 64 ppm P. Populaatiot olivat selvästi erilaistuneet kasvualustan fosforipitoisuuden suhteen. Vähiten alhaisista fosforipitoisuuksista kärsivät populaatiot, joiden alkuperäisellä kasvupaikalla oli niukasti liukoista fosforia. Niiden sadot eivät myöskään nousseet ravinneliuksen fosforipitoisuuden noustessa. Kun ravinneliuksen fosforipitoisuus kasvoi neljästä kuuteentoista ppm:n, niin todettiin merkitsevä positiivinen korrelaatio ($r = +0,96$ riskillä 1%) sadonlisäyksen ja populaation alkuperäisen kasvupaikan P-pitoisuuden välillä. Populaatio hyötyi P-pitoisuuden noususta sitä enemmän mitä korkeampi oli sen alkuperäisen kasvupaikan maaperän P-pitoisuus. Mataliin P-pitoisuuksiin sopeutuneet populaatiot menestyivät ravinneliuksen alhaisesta P-pitoisuudesta huolimatta ilmeisesti siksi, että ne pystyivät muita tehokkaammin ottamaan fosforia ravinneliuksesta. Tässä suhteessa populaatiotyyppien väliset erot olivat suurimmat alhaisimmilla P-tasoilla.

CHAPIN (1983) vertaili keskenään luonnonvaraisia kasvilajeja, joista toiset olivat sopeutuneet kasvamaan mm. fosforin suhteen köyhillä mailla ja toiset runsaasti ravinteita mm. fosforia sisältävillä kasvupaikoilla. Fosforin oton tehokkuudessa ei ha-

vaihtu eroja eikä myöskään juuriston koossa. Korkeisiin P-pitoisuuksiin sopeutuneet lajit kasvoivat nopeimmin, mutta kärsivät myös eniten kasvualustan matalasta P-pitoisuudesta. Alhaisiin P-pitoisuuksiin sopeutuneet lajit olivat hidaskasvuisia eivätkä ne kärsineet puutetta niukastakaan fosforin saannista huolimatta. Koska fosforin otossa ei ollut eroja, em. lajien korkeampi kuiva-aineen P-pitoisuus johtui hitaammasta kasvunopeudesta. Chapinin mukaan hidaskasvuisuus on luonnonvaraisten kasvien pääasiallinen tapa sopeutua niukkaravinteisille, karuille kasvu- paikoille.

Populaatiot reagoivat ympäristöönsä kokonaisuutena eivätkä erikseen esim. edafisiin tekijöihin. Populaatioiden todelliset erot tulevat esille vasta kilpailutilanteessa (SNAYDON 1962, CROSSLEY ja BRADSHAW 1968, SNAYDON 1971).

Korkeita raskasmetallipitoisuuksia sietävien populaatioiden kehittämisessä kaivosalueilla yksi ainoa maaperätekijä on ollut valintapaineiden pääasiallinen aiheuttaja ja ylittänyt muiden tekijöiden vaikutukset. Toleranssi on metallispesifistä ja sen heritabiliteetti on hyvin suuri. Toleranssin taso riippuu kasvualustan raskasmetallipitoisuudesta ja sitä on havaittu seuraavien metallien suhteen: Cu, Zn, Pb, Ni, Cu+Ni, Pb+Ni ja Zn+Pb. Kuva 3. s. 18. Toleranssi saattaa perustua eroihin raskasmetallien otossa ja erilaisiin raskasmetallien vaikutukset solun metabolismin kannalta tärkeissä kohteissa estäviin sisäisiin mekanismeihin. Toleranttien ja ei-toleranttien populaatioiden välillä on havaittu muitakin fysiologisia ja morfologisia eroja, jotka parantavat kasvien sopeutumista ankaraan kaivoshabitaattiin. Metallitoleranssia käsitteleviä tutkimustuloksia on julkaistu lukuisia ja ANTONOVICS ym. (1971) esittävät aiheesta perusteellisen yhteenvedon.



Kuva 3. Tuoksusimakepopulaatioiden Zn-toleranssi-indeksi erään kaivoksen lähiympäristössä. (BRADSHAW 1971.)

2.5.2. Klimaattiset tekijät 1. ilmasto

Lauhkeassa vyöhykkeessä selvästi toisistaan poikkeavien vuodenaikojen vaihtelu määrää kasvukauden pituuden. Kasvilajien on sopeutettava kehitysrytminsä kasvupaikan fotoperiodiin ja lämpötilarytmiin, joiden yhteisvaikutus pitkälti säätelee kasvien kehitystapahtumia. Siementen itäminen, vegetatiivinen kasvu, kukinta, siemensadon kypsyminen, kasvun päättyminen ja dormanssi ovat tavallisesti tarkasti sopeutuneet paikallisiin ilmasto-oloihin. (COOPER 1964, 1965, JONES ja WILKINS 1971.) COOPER (1964) havaitsi Lolium perennellä ja Dactylis glomeratalla kasvurytmin suhteen Euroopassa etelä-pohjoissuuntaisen kliinin. Luonnonvalinta oli Etelä-Euroopassa suosinut talvella alhaisessa lämpötilassa ja valonintensiteetissä aktiivisesti kasvavia tyyppisiä. Manner- ja Pohjois-Euroopassa esille oli karsiutunut talvenkestävä, alhaisessa lämpötilassa ja valojakson lyhetessä dormassiin menevä tyyppi, joka kehittyy nopeasti kesän pitkässä päivässä ja voimakkaassa valaistuksessa.

Lauhkeassa vyöhykkeessä kukinnan alkua säätelee tavallisesti korkea päivänpituusvaatimus. Sen kriittisen valojakson pituudessa, joka on kukinnan alkamisen edellytyksenä havaitaan lauhkeassa

vyöhykkeessä useilla kasvilajeilla etelä-pohjoissuuntainen kliini. Syksyllä kun kasvi lopettaa kasvunsa, karaistuu ja siirtyy dormanssiin, tapahtumaa säätelee osittain kasvin tietty valojaksovaatimus. Kriittiset valojaksonpituudet ovat sopeutumisen tulosta ja varmistavat, että kasvi ehtii kasvukauden aikana kukkia, tuottaa siementä ja valmistautua talvehtimaan. (COOPER 1965, JONES ja WILKINS 1971.) Paikallinen mikroilmasto saattaa muuttaa huomattavasti kliinin perusilmettä. Tietyllä leveysasteella esim. korkeuserot ja mantereisuus-merellisyytys vaikuttavat optimaaliseen kehitysrytmiin. Myös kasvin eri aineenvaihduntatapah- tumien optimilämpötilat seuraavat ilmaston muutoksia. Tämä voi- daan havaita sekä eri lajien että saman lajin eri populaatioiden suhteen. Taustalla ovat entsyymaattiset erot, jotka säätelevät kasvien kasvua ja kehitystä.

2.5.3. Bioottiset tekijät

2.5.3.1. Vastavuoroinen sopeutuminen 1. koadaptaatio

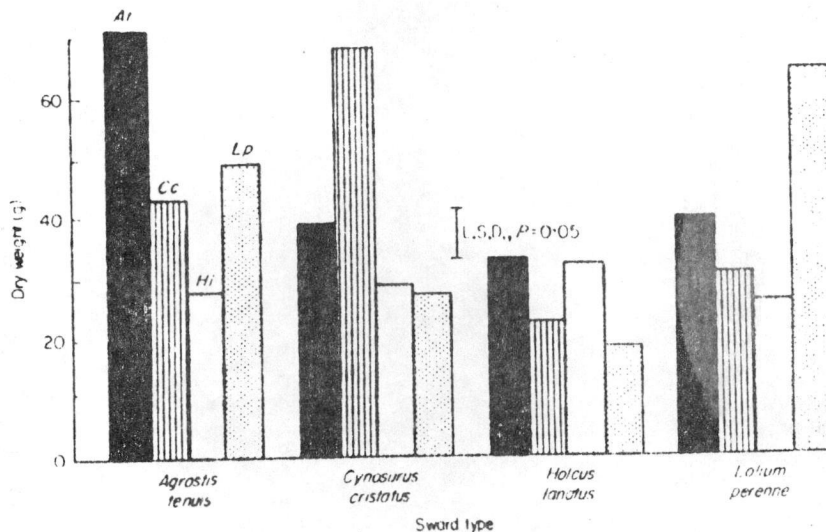
Kasvipopulaatioiden erilaistumista suhteessa bioottisiin teki- jöihin siis mm. toisiin kasveihin on tutkittu melko vähän. Kilpailu on ehkä tärkein kasvien välinen vuorovaikutusilmiö, sillä kaikki kasvit tarvitsevat pohjimmiltaan samoja elementtejä: va- loa, vettä, ravinteita ja hiilidioksidia. Jotta kaksi kasvila- jia voi kasvaa pysyvästi samalla kasvupaikalla, on niiden jossaki- n suhteessa käytettävä eri tavoin hyväkseen kasvupaikan tarjo- amia resursseja. Niiden ekologisen lokeron on oltava erilainen. (BRAAKHEKKE 1980.) Eräs kilpailua vähentävä ja lajien yhdessä viihtymistä edistävä ilmiö on koadaptaatio 1. vastavuoroinen so- peutuminen, jota esiintyy pitkän aikaa samalla kasvupaikalla kasvaneiden eri lajien populaatioiden välillä.

Koadaptaation eli vastavuoroisen sopeutumisen saavat aikaan po- pulaatioiden toisiinsa kohdistamat valintapaineet. Ne erilaista- vat populaatioita siten, että niiden välinen kilpailu vähenee ja ne sopeutuvat paremmin kasvamaan toistensa seurassa. Lajien vä- listä kilpailua samalla kasvupaikalla vähentävät mm. erilainen kasvutapa ja -rytmi, erilaiset ravinnelähteet (symbioottinen

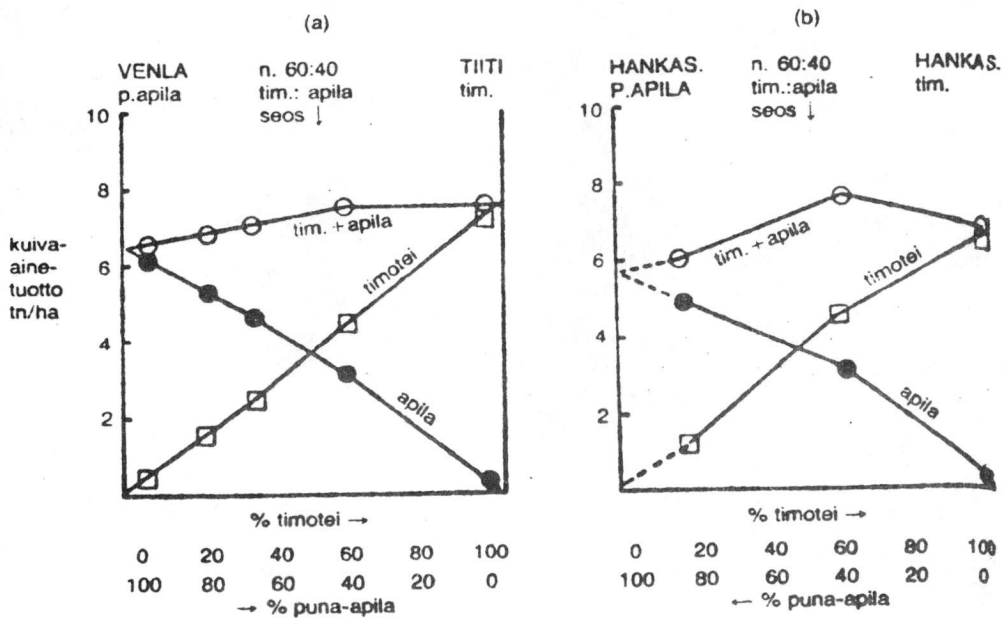
N-sidonta, mykorritsat), juuriston erilainen sijainti, ravinteiden oton eriaikaisuus ja kohdistuminen eri maakerrokseen sekä erot kasvien tarvitsemien ravinteiden suhteellisissa määrissä ja eri ravinteiden oton tehokkuudessa (BRAAKHEKKE 1980).

TURKINGTON (1975 ref. HARPER 1977) ja TURKINGTON ja HARPER (1979) havaitsivat, että tutkitun pitkäikäisen nurmen valkoapilapopulaatiot olivat erilaisia riippuen siitä, mikä heinäkasvilaji kussakin osassa nurmea oli sen valtalajina. Kukin valkoapilapopulaatio menestyi, säilyi merkitsevästi pitempään ja tuotti kokeessa merkitsevästi suuremman kuiva-ainesadon sen heinäkasvilajin seurassa kasvaessaan jonka vallitsemasta nurmesta se oli lähtöisin. TURKINGTON (1979) tutki valkoapilan lisäksi myös sinimailasen ja jänönmailasen erilaistumista 10 vuoden ikäisissä timotei-, koiranheinä- ja rehukattaranurmista. Valkoapilan ja sinimailasen populaatiot säilyivät kokeessa kauimmin ja valkoapilapopulaatioiden kuiva-ainesadot olivat suurimmat niiden heinäkasvilajien seurassa, joiden kanssa ne olivat alunperinkin kasvaneet. Sinimailasen kuiva-ainesato ei sen sijaan käyttäytynyt täysin odotetusti. Molemmissa em. tutkimuksissa kävi ilmi, että eri heinäkasvilajit kilpailivat eri tavoin kunkin nurmipalkokasvilajin kanssa ja kohdistivat niihin erilaisia valintapaineita. Kuva 4.

EVANS ym. (1982) tutkivat valkoapilan ja englanninraiheinän koadaptatiota. He viljelivät seoksena viittä oletettavasti vastavuoroisesti sopeutunutta valkoapila-raiheinä -populaatioparia sekä kutakin valkoapilapopulaatiota kahden jalostetun raiheinälajikkeiden kanssa seoksena. Ensimmäisenä koevuotena valkoapila ja raiheinä kilpailivat maan typpivarjoista ja kukin apila oli paras kilpailija oman raiheinänsä seurassa kasvaessaan. Toisena koevuotena raiheinä oli riippuvainen apilan typensidonnasta ja raiheinäsato korreloi positiivisesti apilasadon kanssa. Vastavuoroisesti sopeutuneet seokset olivat toisena koevuotena sekä kokonaissadoltaan että apilapitoisuudeltaan parhaita. Raiheinälajikkeista toinen, jonka jalostuksessa oli pyritty parantamaan yhteensopeutuvuutta valkoapilan kanssa, menestyikin hyvin useimpien valkoapilapopulaatioiden seoksissa.



Kuva 4. Valkoapilayksilöiden kuivapainot kun niitä kokeessa kasvatettiin seoksena eri heinäkasvilajien kanssa. Valkoapilapopulaatiot olivat peräisin nurmesta, jonka eri osissa olivat valtalajina eri heinäkasvilajit. "Apilatyypit": At, Agrostis tenuis; Cc, Cynosurus cristatus; Hl, Holcus lanatus; Lp, Lolium perenne. (TURKINGTON ja HARPER 1979.)



Puna-apila-timoteiseoksen kuiva-ainesadot I vuoden nurmessa. Vaikka Venla on Hankasalmen puna-apilaa ja Tiiti Hankasalmen timoteita satoisampi, Hankasalmen timotei-apilaseos (b) on yhtä tuottoisa kuin vastaava jalosteiden seos (a).

Kuva 5. Puna-apilan ja timotein ensimmäisen nurmivuoden kuiva-ainesadot seoksissa ja puhtaina kasvustoina. (JOY 1981.)

JOY ja LAITINEN (1980) totesivat yhden koevuoden tulosten perusteella, että vuosien ajan seoksena viljeltyjen maatiaispuna-apilan ja -timotein seoksen kokonaissato oli suurempi kuin näiden keskimääräinen monokulttuurisato. Maatiaiskannat hyötyivät seosviljelystä enemmän kuin jalosteet, joilla ei ollut yhteistä viljelytaustaa. Yhteensopeutuvuus tuli parhaiten esille viljeltäessä ilman typpilannoitusta, eikä sitä juuri havaittu enää 100 kg:n/ha typpilannoituksella. Kuva 5.

2.5.3.2. Taudit ja tuholaiset

Kasvilajien ja niiden taudinaiheuttajien ja tuholaiden suhde on kiinteä. Useat patogeenit ja kasvituholaiset ovat hyvin isäntäspesifisiä, esim. viljojen nokitaudit, ruosteet ja härmät. Jo tämä osoittaa isäntäkasvien, taudinaiheuttajien ja tuholaiden läheistä sopeutumista toisiinsa ja yhteistä evoluutiota (HARPER 1977). Uusien viljelykasvilajikkeiden taudinkestävyyden murtuminen osoittaa kuinka taudinaiheuttajat seuraavat isäntäkasveissaan tapahtuvia geneettisiä muutoksia. Kun jalostetaan uusi olemassaolevia taudinaiheuttajarotuja vastaan resistentti viljelykasvilajike, taudinaiheuttajasta valikoituu esille sellaisia yksilöitä, jotka kykenevät murtamaan viljelykasvin resistenssin. Vehnän ja kauran resistenssin murtamiseen on ruosteilta laskettu vuosina 1910 -1950 tehtyjen havaintojen perusteella menevän 5 - 10 vuotta (KIVI ja TIGERSTEDT 1975). Monessa tapauksessa jalostajan etumatka on supistunut 3 - 7 vuoteen (NISSINEN 1975). Pysytysuora, kantaspesifinen resistenssi ei ole pysyvää (HARPER 1977).

Epidemiat ovat yleisimpiä kun kasvilaji tai taudinaiheuttaja joutuu tai siirretään täysin uuteen ympäristöön. Kun esim. jotakin viljakasvia on ryhdytty viljelemään täysin uudella alueella, ovat suuria tuhoja aiheuttaneet sellaiset taudinaiheuttajat / tuholaiset, joita ei aikaisemmilla lajin viljelyalueilla lainkaan esiinny. Myös kun uusi taudinaiheuttaja on levinnyt alueelle, jossa sitä ei aikaisemmin ole esiintynyt, se on saattanut aiheuttaa suunnattomia tuhoja ennenkuin uusi isäntäkasvi on kehittänyt resistenssin sitä vastaan. Patogeenit, tuholaiset ja niiden isäntäkasvit seuraavat hellittämättä toistensa geneettisiä muutoksia ja reagoivat niihin. (HARPER 1977.)

Luonnonvaraisissa ekosysteemeissä vallitsee isännän ja loisen välillä tasapainotila eikä isäntäkasvin olemassaolo ole vaarassa. Epidemiat ja tuholaisien massaesiintymiset luonnossa ovat harvinaisia ja liittyvät ekosysteemin tasapainon häiriytymiseen. Luonnonvaraisten kasvipopulaatioiden ja viljelykasvien maatiaiskantojen taudinkestävyys on luonnonvalinnan tulosta. Niiden taudinkestävyys on usein horisontaalista ja polygeenisen säätelyn tulosta. Taudinkestävyuden kehittymisen edellytyksenä on riittävä geneettinen muuntelu.

2.6. Viljelykasvien domestikaatio ja maatiaiskannat

Tieteellinen kasvinjalostus alkoi vuosisadan vaihteessa, mutta siihen mennessä viljelykasvit olivat kehittyneet alkuperäisistä luonnonvaraisista muodoista poikkeaviksi ja sisälsivät runsaasti erilaisia viljelymuotoja, rotuja ja paikallisia lajikkeita. Viljelykasvien geeniaineistoon kohdistuneet valintapaineet ovat aikojen kuluessa muuttuneet. Ensimmäisessä vaiheessa, kun ihminen ryhtyi kasveja viljelemään, valinta muokkasi niitä paremmin viljelykäyttöön sopeutuviksi. Esim. viljakasvien siemensadon valmistuminen ajallisesti yhtenäistyi, siementen varisemattomuus yleistyi, siementen dormanssi heikentyi tai hävisi kokonaan ja mukulakasvien rönsyt lyhenivät. Domestikaatio, joksi tätä prosessia kutsutaan, oli siten evoluutiota ihmisen muokkaamassa ympäristössä, ja sen edellytyksenä oli useiden sukupolvien ajan toistunut siemensadon korjuu ja kylvä. Domestikaation saivat aikaan osaksi viljelytoimien aiheuttamat kasveihin kohdistuvat valintapaineet (automatic selection, unintentional selection), jotka olivat erilaisia kuin luonnonvaraisissa kasvustoissa vaikuttavat valintapaineet, osaksi ihmisen tarkoituksellinen valinta (intentional selection). Ihmisen ansiosta saattoivat yleistyä sellaiset idiotyyppit, jotka luonnonvalinta olisi karsinut pois. Kasveissa tapahtui sekä morfologisia että fysiologisia muutoksia. (EVANS ja DUNSTONE 1970, HARLAN ym. 1973, HARLAN 1975, DE WET ja HARLAN 1975, ZEVEN ja ZHUKOVSKY 1975, EVANS 1977, DE WET 1979.)

Viljelykasvien laajan leviämisen edellytyksenä on ollut erittäin runsas geneettinen muuntelu, joka on mahdollistanut paikallises-

ti sopeutuneiden populaatioiden, maatiaiskantojen kehittymisen. Paikalliskantoja ovat muokanneet lukuisat valintapaineet. Ankarin karsija on ollut ilmasto. Paikalliskannat ovat sopeutuneet myös maaperän ja viljelymenetelmien erityispiirteisiin sekä paikallisesti yleisimpiin tauteihin ja tuholaisiin. (HARLAN 1975.) Kun luonnonvaraisilla kasveilla on havaittu kehittyneen ekologista kombinaatiokykyä eri lajeihin kuuluvien yksilöiden välillä, oletetaan sitä esiintyvän myös viljelykasvien paikalliskannoilla (JOY ja LAITINEN 1980, EVANS ym. 1982).

Nykyisin viljelykasvien kehitystä ohjaa kasvinjalostus, jonka yhtenä tärkeimpänä tavoitteena on jatkuvasti kasvava satopotentiaali. Maatiaislajikkeet eivät välttämättä ole kovin satoisia, mutta ne tuottavat satoa tasaisesti vaihtelevista kasvukausista huolimatta. Niiden viljelyvarmuus perustuu siihen, että ne sisältävät geneettisesti erilaisia yksilöitä, jotka reagoivat eri tavoin ympäristöoloihin. Jonakin vuonna tietyt genotyypit muodostavat suurimman osan sadosta, seuraavana vuonna niiden osuus on ehkä pieni, mutta sato on suunnilleen samansuuruinen, koska toisenlaiset genotyypit olivat menestyneet. Vaikka populaation geneettinen koostumus vaihtelee vuosittain, se palautuu kuitenkin aina lähelle tiettyä keskiarvoa, mikäli olosuhteet eivät muutu ratkaisevasti. (DORST 1957.) Geneettisesti paikalliskannat ovat vaihtelevia, mutta vaihtelu ei ole sattumanvaraista, vaan kaikki idiotyypit ovat pitkäaikaisen karsiutumisen tulosta ja sopeutuneet myös toisiinsa (HARLAN 1975).

Yhtenäiset lajikkeet ovat syrjäyttäneet perinteiset maatiaiskannat viimeisten sadan vuoden aikana. Sellaisenaan maatiaisilla ei ole merkitystä nykypäivän maataloudessa, sillä ne ovat heikkosatoisia, sopeutuneet traditionaaliseen maanviljelyyn, alhaiseen kasvutiheyteen ja maan heikkoon ravinnetasoon. (HARLAN 1975, JUNBACK 1978.) Muuntelunsa ansiosta maatiaiset ovat kuitenkin arvokasta aineistoa kasvinjalostajalle. Ne sisältävät usein runsaasti taudinkestävyysgeenejä, eikä niissä synny helposti epidemioita. Erityisen arvokasta pitkän ajan kuluessa sopeutunut paikalliskanta-aineisto on pohjolan oloissa, sillä useimpien viljelykasviemme geenikeskukset ovat paljon etelämpänä. (TIGERSTEDT 1978.) Nurmikasvien paikalliskannat saattavat sisältää arvokasta geeniaainesta kun pyriytään jalostamaan paremmin seoksiin sopeutuvia nurmikasvilajikkeita.

Nurmikasvien viljelyhistoria muihin viljelykasveihin verrattuna on lyhyt, eikä useimmilla nurmikasvijalosteilla ole selviä morfologisia piirteitä, jotka erottaisivat ne luonnonvaraisista kasveista. Tärkeimpiä viljeltyjen nurmikasvien ominaisuuksia ovat luonnonvaraisia muotoja korkeampi satopotentiaali ja heikentynyt tai kokonaan hävinnyt siementen dormanssi. Harvoin nurmikasvien siemenet ovat varisemattomia kuten viljakasveilla. Nykyinen kasvinjalostus on osa nurmikasvien domestikaatiota. (SCHOLZ 1975.)

3. Puna-apilan adaptaatio

3.1. Puna-apilan viljelyhistoria

Ensimmäiset maininnat puna-apilan viljelystä ovat peräisin 1000- ja 1200-luvuilta, mutta puna-apilan viljelyhistoria on jo ennen tätä saattanut olla pitkä (WEXELSEN 1937a., FERGUS ja HOLLOWELL 1960). EVANSin (1976) ja WILLIAMSin (1945 ref. COOPER 1965) mukaan puna-apilaa viljeltiin Etelä-Euroopassa jo 200- ja 300-luvuilla jKr., ja silloiset viljellyt muodot saivat alkunsa paikallisista luonnonvaraisista puna-apilakannoista. Varmuudella tiedetään puna-apilan viljelyhistorian peltokasvina ulottuvan 1500-luvulle. Kirjallisten lähdetietojen mukaan sitä viljeltiin v. 1555 ensimmäistä kertaa peltokasvina Alankomaissa, Lombardiassa ja Espanjassa. (WEXELSEN 1937a., JULÉN 1959.) Suurin osa viljelystä puna-apilasta kehittyi luonnonvaraisesta puna-apilasta hyvin pitkän ajan kuluessa erilaisten valintapaineiden karsimana. Osa kuitenkin on melko myöhäistä alkuperää. Jotkut norjalaiset ja ruotsalaiset paikalliskannat ovat saaneet alkunsa ko. alueiden villiapilasta vasta 1800-luvulla (JULÉN 1959).

Hollannista tuli 1600-luvulta lähtien puna-apilan viljelyn keskus, josta levisi sekä apilan siementä että viljelytekniistä tietämystä muualle Eurooppaan ja siirtolaisten mukana Pohjois-Amerikkaan. (WEXELSEN 1937a., JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959, FERGUS ja HOLLOWELL 1960.) Puna-apila oli hyvin muunteleva ja sisälsi erilaisia piirteitä jo ennen kuin se alkoi Hollannista

levitä muualle Eurooppaan, sillä eri alueilla viljeltynä siitä kehittyi hämmästyttävän nopeasti suuri määrä erilaisia tyyppisiä ja paikallisia rotuja (WEXELSEN 1937a., JULÉNin (1959) mukaan puna-apilan siementä ryhdyttiin tuomaan Hollannista Pohjoismaihin 1600-luvun alussa (Anfang des 17. Jahrhunderts). UMÆRUS ja ÅKERBERG (1959) sen sijaan mainitsevat, että puna-apilan tuonti Skandinaviaan alkoi Hollannista 1700-luvun alussa (i början av 1700-talet). Lieneekö kyseessä erehdys vai mistä johtuu vuosisadan ero?

Vaikka puna-apilan viljelyä aloiteltiinkin eri maissa jo yli 400 vuotta sitten, yleisesti viljelty kasvi puna-apila on ollut vasta n. 200 vuoden ajan. Pohjolan oloissa Hollannista tuotu, todennäköisesti aikaisen tyyppin apila talvehti huonosti. Vasta kun myöhäinen tyyppi kehittyi, vakiintui puna-apila Skandinavian ja Venäjän viljelykasvivalikoimaan. Taloudellisesti arvokas viljelykasvi puna-apilasta meillä tuli vasta maatalouden kehityttyä yksipuolisesta viljanviljelystä monipuoliseen karjatalousvaltaiseen muotoonsa. (WEXELSEN 1937a., JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959.)

3.2. Puna-apilan tyypit

Puna-apila, Trifolium pratense, kuuluu heimoon Leguminosae ja alaheimoon Papilionaceae (FERGUS ja HOLLOWELL 1960). Trifolium-sukuun kuuluu noin 250 yksi- ja monivuotista lajia, joista n. 10 on maatalouden kannalta tärkeitä. Puna-apila ryhmitellään Trifolium-suvun sektioon Trifolium, johon sen ohella kuuluvat mm. veriapila ja aleksandrianapila. (EVANS 1976.) Apiloiden muuntelukeskus on itäisen Välimeren alueella (EVANS 1976), jossa tavataan suurin määrä eri Trifolium-lajeja ja niiden erilaisia ekotyyppisiä (FERGUS ja HOLLOWELL 1960).

Puna-apila jaotellaan seuraaviin tyyppeihin, joiden erot eivät kuitenkaan ole jyrkät (JULÉN 1959):

T.pratense var. spontaneum WILLK. luonnonvarainen puna-apila
subvar. perenne monivuotinen puna-apila

T.pratense var. subnudum WITTE viljelty eurooppalainen
subvar. praecox WITTE aikainen puna-apila
subvar. serotinum WITTE myöhäinen puna-apila

T.pratense var. expansum HAUSSK. viljelty amerikkalainen
puna-apila

FERGUSin ja HOLLOWELLin (1960) mielestä näin yksityiskohtainen taksonominen jaottelu on kyseenalaista, koska aikaisen ja myöhäisen tyyppien erot eivät ole jyrkät vaan niiden välillä esiintyy sarja välimuotoja.

3.2.1. Aikainen puna-apila

Aikainen puna-apila on kehitysrytmiltään nopea, ja se kukkii jo kylvövuonna. Seuraavana vuonna se kukkii 2 - 3 viikkoa aikaisemmin kuin tyypillinen myöhäinen puna-apila. Niiton jälkeen jälkikasvu on nopeaa ja kukkaversoja kehittyy jokaisen niiton jälkeen niin kauan kuin se ilmastosta riippuen on mahdollista. Aikaisen puna-apilan versot haaroittuvat hyvin runsaasti, solmunvälit ovat pitkät ja lehtiruusu kehittey heikommin kuin myöhäisellä tyypillä. Se on arka kylmyydelle ja altis apilamädälle eikä ole yhtä pitkäikäinen kuin myöhäinen apila. Aikaista apilaa viljellään yleisesti Etelä- ja Keski-Euroopassa. Sen viljelyn pohjoisraja kulkee Etelä-Ruotsissa, Tanskassa, Etelä-Baltiassa ja Kaakois-Venäjällä. (JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959.) Etelä-Ruotsissa aikaisen tyyppien apilaa käytetään yksivuotisissa nurmissa, eikä siltä siten vaadita talvenkestävyyttä (JULÉN 1974, 1978).

3.2.2. Myöhäinen puna-apila

Myöhäinen puna-apila ei kukki normaalioloissa kylvövuonna, ja sen jälkeenkin se kukkii tavallisesti vain kerran kasvukaudessa. Se on lehtevämpi, ja sen lehtiruusu- ja talvehtimissilmät kehittyvät voimakkaammin kuin aikaisella tyyppillä. Loppukesän aikana juuristoon kerääntyy vararavintoja. Jälkikasvu on hidasta ja muodostuu pääosiltaan lehdistä. Myöhäinen apila on sopeutunut pohjolan pitkään talveen ja lyhyeen kasvukauteen.

Kunkin tyyppin sisällä esiintyy runsaasti vaihtelua eri populaatioiden välillä mm. kukinta-ajan suhteen. Myöhäisessä apilassa voidaan erottaa sekä aikaisin että myöhään kukkivia fraktioita. Ruotsissa norrlantilaisytyyppinen myöhäinen puna-apila kukkii aikaisemmin, sillä on pitempi talvilepo ja sulkeisempi lehtiruusu- kuin keskiruotsalaisella myöhäisen tyyppin apilalla (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959, BINGEFÅRS ja ÅKERBERG 1961). Sama havaitaan suomalaisten puna-apilan paikalliskantojen suhteen (RAVANTTI 1960, 1961). Myöhäisen puna-apilan viljelyaluetta ovat Skandinavia, Baltia sekä Itä- ja Pohjois-Venäjä (JULÉN 1959; UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959).

3.2.3. Keskimyöhäinen puna-apila

Keskimyöhäinen puna-apila on useilta ominaisuuksiltaan kahden edellisen välimuoto. Esim. sen kukinta-ajankohta vaihtelee, ja se saattaa kukkia jo kylvövuonna sekä myös jälkikasvussa. Keskimyöhäisen puna-apilan viljelyalue on aikaisen ja myöhäisen tyyppin viljelyalueen rajalla. Mm. Tanskassa ja Etelä-Ruotsissa on keskimyöhäisiä paikalliskantoja. (JULÉN 1959.) Etelä-Ruotsissa keskimyöhäinen tyyppi on satoisin varsinkin toisen vuoden nurmessa (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959).

3.2.4. Luonnonvarainen puna-apila

Puna-apila esiintyy luonnonvaraisena koko Euroopassa, Pohjois-Afrikassa sekä Pohjois- ja Keski-Aasiassa. Runsas geneettinen muuntelu mahdollistaa sopeutumisen erilaisiin ympäristöoloihin.

Puna-apila on lähes täysin ristisiittoinen.

Luonnonvarainen apila on tyypillisesti matalakasvuinen, kasvutavaltaan lamoava. Sen varret ovat ohuimmat ja kovemmat ja lehdet pienemmät kuin viljelymuodoilla. (WEXELSEN 1937a. ja b., JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959.) Lehtiä luonnonvaraisella apilalla on viljeltyä vähemmän, ja sen sato on viljellyn satoa varsi-pitoisempaa (EVANS 1976). Kukinta-aika vaihtelee paljon. Pohjoisten alueiden puna-apila kukkii alueen viljeltyä puna-apilaa aikaisemmin. Päinvastoin kuin viljellyllä tyypillä, ei luonnonvaraisella apilalla esiinny korrelaatiota aikaisuuden ja talvenkestävyyden välillä, vaan pohjoisten alueiden aikaisin kukkivat populaatiot ovat usein erittäin talvenkestäviä. (WEXELSEN 1937a., JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959.) Luonnonvaraisen puna-apilan siemenet ovat hieman viljeltyjen siemeniä pienikokoisempia (FERGUS ja HOLLOWELL 1960). WEXELSEN (1937b., 1965) tutki norjalaisia luonnonvaraisia populaatioita ja NÜESCH (1960) sveitsiläisiä.

3.2.5. Myöhäisen apilatyypin kehitystä selittävät teoriat

Eurooppaan ja Amerikkaan 1600- ja 1700-luvuilla levinnyt puna-apila oli yksinomaan tai ainakin pääasiallisesti aikaista tyyppiä. Skandinaviassa ja Venäjällä viljely yleistyi hitaasti, osittain koska puna-apila talvehti heikosti. Vähitellen pohjoisilla alueilla kehittyi myöhäinen apilatyyppi, jonka ansiosta viljely yleistyi. JULÉN (1959) ja UMÆRUS ja ÅKERBERG (1959) tarkastelevat myöhäisen tyypin kehittymistä kirjallisuuden ja foto-periodismia käsittelevien tutkimusten perusteella. He esittävät kolme teoriaa, jotka selittävät myöhäisen puna-apilan kehitystä.

1. Myöhäinen puna-apila saattoi kehittyä pohjoisten viljelyalueiden luonnonvaraisesta apilasta tai eteläistä alkuperää olevan aikaisen ja paikallisen luonnonvaraisen apilan risteytymisen tuloksena. Osa pohjoisruotsalaisista ja norjalaisista paikalliskannoista on ilmeisesti kehittynyt alkujaan luonnonvaraisesta puna-apilasta. Luonnonvaraisen apilan kukinta on kuitenkin niin aikaista ja kasvutapa niin toisenlainen kuin viljellyn apilan, että suurin osa myöhäisen tyypin apilakannoista ei ole tätä alkuperää. (WEXELSEN 1937a., JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959.)

2. Toinen teoria perustuu käsityksiin, joiden mukaan Euroopassa kehittyi jo varhain kaksi puna-apilan viljelykeskusta, Brabant ja Steiermark, ja näillä alueilla syntyi luonnonvaraisesta apilasta kaksi viljeltyä apilarotua; atlanttinen ja kontinentaalinen. Myöhäinen tyyppi olisi mahdollisesti kehittynyt Keski-Euroopassa jo 1700-luvun alkuun mennessä. BLOMEYERIN (1889 ref. JULÉN 1959) mukaan myöhäinen apilatyypin kehittyi Steiermarkin alueella. Pohjois-Eurooppaan ja Venäjälle tuotu puna-apila olisi siten sisältänyt aikaisen lisäksi myös myöhäisen tyypin siementä tai ollut näiden kahden seosta. Luonnonvalinnan tuloksena myöhäinen tyyppi kestävämpänä yleistyi pohjoisilla alueilla ja muodosti siellä paikallisesti sopeutuneita populaatioita. (JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959.)

3. Kolmannen teorian mukaan myöhäinen puna-apila kehittyi luonnonvalinnan kautta aikaisesta viljelystä tyypistä Pohjois-Euroopan ja Venäjän ankarassa ilmastossa. Puna-apilan päivänpituusreaktion selvittäminen selkeytti käsityksiä myöhäisen ja aikaisen tyypin suhteista.

3.3. Päivänpituusreaktio

Puna-apilan populaatioiden, kantojen ja lajikkeiden jaottelu eri tyyppeihin perustuu niiden kehitysrytmin ja varsinkin kukintajan ja kukinnan runsauden eroihin. Kun eri teorioiden avulla koetettiin ymmärtää myöhäisen tyypin kehittymistä pohjoisilla alueilla, kritisoitiin sitä teoriaa, jonka mukaan myöhäinen tyyppi kehittyi luonnonvalinnan kautta viljelystä aikaisesta tyypistä. Oli epätodennäköistä, että eteläinen, aikainen tyyppi olisi sisältänyt niin runsaasti geneettistä muuntelua, että siitä olisi valinnan tuloksena voinut kehittyä 2 - 4 viikkoa myöhemmin kukkiva, lehtevä ja pohjolan ankaraa talvea kestävä matalakasvuinen, sulkeisen lehtiruusukkeeseen omaava tyyppi. (WEXELSEN 1937a., JULÉN 1959, UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959.)

Kun SCHULZE (1957) tutki puna-apilaa tarkemmin, hän havaitsi, että aikaisen ja myöhäisen tyypin väliset erot saattoi tiivistää yhteen olennaiseen seikkaan: niiden erilaiseen reagointiin valo-

jakson pituuteen. Useimmilla kasveilla kukinnan alkamisen säätely liittyy fotoperiodismi-ilmiöön. Kun kasvi siirtyy kehityksensä vegetatiivisesta generatiiviseen vaiheeseen, se ei pelkää merkitse sitä, että apikaaliset meristeemit alkavat muodostaa kukka-aiheita, vaan kasvin koko kasvutapa ja fotosynteesituotteiden jakautuminen eri kasvinosien kesken muuttuvat. Vegetatiivisessa vaiheessa puna-apila on lehtevä, runsaasti versoutuva, voimakasjuuristoinen ja lyhyiden solmunvälien vuoksi matalakasvuinen. Generatiivisessa vaiheessa kukka-aiheiden kehittyessä solmunvälit pitenevät. Fotosynteesituotteet käytetään varren kasvuun ja kehittyvien kukintojen hyväksi. Uusien versojen kehitys, juuristo ja lehdet jäävät toissijaisiksi.

Puna-apilan ovat pitkänpäivän kasviksi todenneet mm. WEXELSEN (1937a.), SCHULZE (1957), JULÉN (1959), UMÆRUS (1963a.) ja TANASCH (1979). Pitkänpäivän kasveilla valojakson on oltava tietyn kriittisen tuntimäärän mittainen tai sitä pidempi, tai oikeammin pimeäjakson pituus ei saa ylittää tiettyä tuntimäärää, jotta kasvi alkaa kukkia. SCHULZE (1957) havaitsi, että eteläistä alkuperää olevat, aikaiseen tyyppiin luokitellut lajikkeet kukkivat useita tunteja lyhyemmässä päivässä kuin pohjoista alkuperää olevat, myöhäisen tyyppin lajikkeet. Aikaisen ja myöhäisen tyyppin muutkin erot selittyivät niiden erilaisen päivänpituusreaktion pohjalta. Lisäksi lajikkeet kehittyivät generatiiviseen vaiheeseen sitä nopeammin, mitä enemmän valojakson pituus ylitti kukinnan vaatiman minimivalojakson pituuden. Päivänpituusreaktio oli kvantitatiivinen. Pitkänpäivän oloissa eteläisten, aikaisten lajikkeiden vegetatiivinen vaihe jäi lyhyeksi ja ne saivat sitä voimakkaammin aikaiselle puna-apilalle tyypillisiä, itse asiassa generatiiviselle vaiheelle ominaisia piirteitä, mitä pitemmässä päivässä ne kasvoivat. Se käyttäytyykö jokin puna-apilapopulaatio, -kanta tai lajike tietyissä viljelyoloissa aikaisen vai myöhäisen tyyppin tavoin, riippuu pääasiassa sen päivänpituusvaatimuksen ja ko. viljelyalueen valojakson pituuden välisestä suhteesta.

3.3.1. Valojakson vaikutus puna-apilan vegetatiiviseen kehitykseen

3.3.1.1. Versoutuminen

SCHULZEN (1957) mukaan erilaista alkuperää olevat puna-apilalajikkeet (9 kpl), joista eteläisin oli saksalainen Steinacher (49° N) ja pohjoisin norjalainen Molstad (61° N), versoutuivat huomattavasti enemmän 12 tunnin kuin 18 tunnin päivässä. UMÆRUS (1963b.) havaitsi, että 12, 18 ja 24 tunnin päivässä ja normaalissa päivänpituudessa kasvaneiden ruotsalaisten puna-apilalajikkeiden talvehtivien versojen lukumäärä oli kasvukauden päättyessä sitä pienempi, mitä pitempi kasvukauden valojakso oli. Normaalissa päivänpituudessa kasvaneet kasvit sijoittuivat 12 ja 18 tunnin valojaksokäsittelyiden välille. Käsittelyjen erot olivat tilastollisesti merkitsevät $p=0,001$ tasolla. Kasvin kuivapaino käyttäytyi kuten versoutuminen. TANASCHIN (1979) mukaan itävaltalalaisten apilalajikkeiden versoutuminen riippui päivänpituudesta samoin kuin em. tutkimuksissa.

3.3.1.2. Varren pituuskasvu

Valojakson pidetessä puna-apilan kehitysrytmi nopeutuu ja kukinnan alkaminen edistyy. Varren pituuskasvu liittyy generatiiviseen kehitysvaiheeseen. SCHULZE (1957), UMÆRUS (1963a.) ja TANASCH (1979) havaitsivat puna-apilan kasvavan sitä korkeammaksi mitä pitempi kasvukauden valojakso oli. UMÆRUKSEN (1963a.) mukaan lajikkeiden kasvukorkeuksien erot olivat suurimmat lyhyessä valojaksossa.

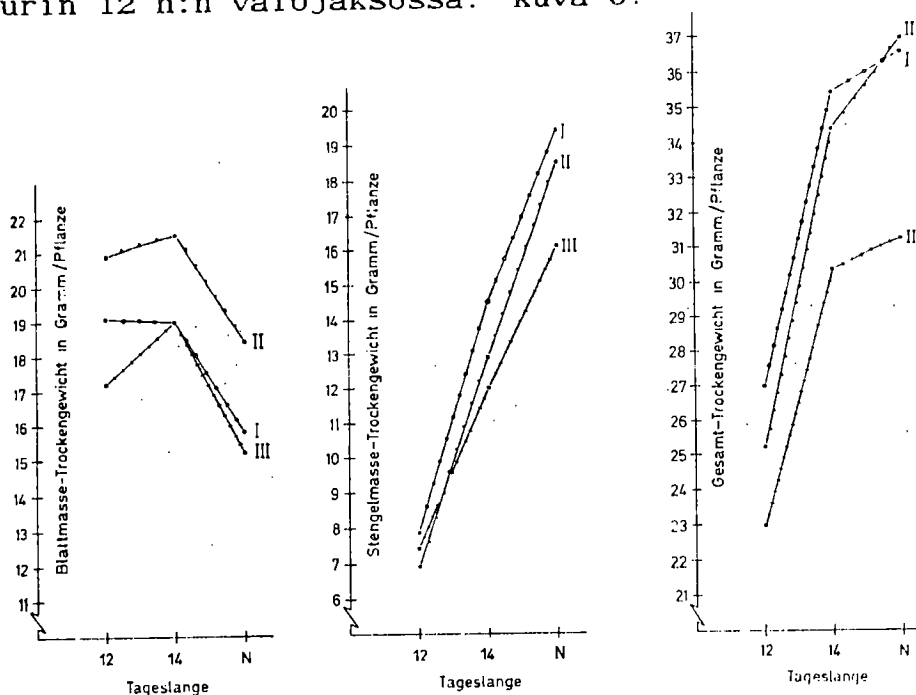
3.3.1.3. Lehtevyys

Vegetatiivisessa vaiheessa kasvit ovat lehtevimmillään. Kasvin vanhetessa sen lehtevyys alenee. SCHULZE (1957) havaitsi, että lehtien osuus tutkittujen puna-apilalajikkeiden tuorepainosta oli 12 tunnin päivässä keskimäärin 90 %, kun se 18 tunnissa oli noin 40 %. Lyhyessä päivässä lehdet kehittyivät suuriko-

koisiksi ja tummanvihreiksi. Pitkässä päivässä ne olivat pieniä ja vaaleanvihreitä. Kasvatettaessa lajikkeita erilaisissa päivänpituusoloissa (12, 15, 18, 21 ja 24 h) lehtien osuus maanpäällisten osien kokonaispainosta jäi sitä alhaisemmaksi mitä pitempi valojakso oli.

UMÆRUS (1963a.) totesi ruotsalaisilla lajikkeilla lehtien osuuden maanpäällisten osien kuivapainosta vähenevän lähes suoraviivaisesti 12 h:n, 18 h:n ja normaalin päivänpituuden oloissa kasvun vanhetessa. Kehitys oli hitainta 12 tunnissa, jolloin lehti-% alentui niin vähän, että se vielä kokeen päättyessä oli korkeampi kuin muilla päivänpituuskäsittelyillä kokeen alkaessa. Nopeimmin kasvusto kehittyi kukinta-asteelle 24 tunnin valojaksossa ja lehteisyys myös alentui nopeimmin. Kunakin määritysajankohdaksi lehteisyys oli sitä alhaisempi, mitä pitemmässä päivässä kasvusto kehittyi.

TANASCHin (1979) aineistossa suurimman määrän lehtiä kpl/verso ja kpl/kasvi lajikkeet tuottivat normaalissa päivässä (käsittelyt 12 h, 14 h ja normaali päivä 48°N). Sekä tuore- että kuivapainoltaan suurin määrän lehtiä g/kasvi kehittyi 14 h:n valojaksossa. Kun versojen sekä tuore- että kuivapaino lisääntyi päivän pidetessä 12 tunnista ja oli korkeimmillaan normaalissa päivässä, niin lehtien osuus maanpäällisten osien kokonaispainosta oli suurin 12 h:n valojaksossa. Kuva 6.



Kuva 6. Päivänpituuden vaikutus kolmen eri tyyppisen puna-apilan (I, II, III) lehtien, varsien ja koko kasvin kuivapainoon.

(TANASCH 1979.)

3.3.1.4. Kemiallinen koostumus

Valojakson pituus vaikuttaa eri kasvinosien suhteisiin ja siten sadon kemialliseen koostumukseen. Kasvit kasvavat sitä korkeammiksi ja lehti:varsi -suhde alenee sitä enemmän mitä pitempi valojakso on. Koska lehdet ovat edullisimman kemiallisen koostumuksensa vuoksi sadon arvokkain osa, heikkenee sadon laatu lehtevyyden alentuessa. Vegetatiivisessa vaiheessa eri kasvinosat ovat fysiologisesti nuoria ja rehuarvoltaan parhaita.

SCHULZEN (1957) mukaan jatkuvassa valaistuksessa kasvaneiden puna-apiloiden sekä maanpäällisten että maanalaisten osien rv-pitoisuus oli kaikkein alhaisin. UMÆRUS (1963a.) havaitsi, että 12, 16 ja 24 tunnin sekä normaalissa päivänpituudessa kasvaneen puna-apilan sadon rv-pitoisuuden aleneminen kasvukauden edetessä johtui sekä lehtevyyden vähenemisestä ja varren osuuden lisääntymisestä että varren rv-pitoisuuden alenemisestä. Varsien rv-pitoisuus aleni nopeimmin jatkuvassa valaistuksessa ja huomattavasti lehtien tasoa alhaisemmaksi. Lehtien rv-pitoisuuksissa ei ollut suuria eroja eri valojaksokäsittelyjen välillä. Sadon kuitupitoisuus nousi tutkimuksessa lineaarisesti kasvukauden edetessä. Nousu oli nopeinta ja alku- ja loppuarvot korkeimmat 24 h:n valojaksossa. Muutokset johtuivat osittain varren osuuden lisääntymisestä, osittain lehtien ja varsien raakakuitupitoisuuden noususta.

TANASCH ja EDELBAUER (1979) tutkivat kolmen itävaltalaisen puna-apilalajikkeen mineraalikoostumusta 12 h:n, 14 h:n ja normaalissa päivänpituudessa (48°N). Päivän lyhentyessä varsien N-pitoisuus kohosi voimakkaasti. Tämä johtui ilmeisesti varsien jäämisestä meheviksi ja yrttimäisiksi. Päivän lyhetyessä myös lehtien NO₃-pitoisuus nousi, minkä tulkittiin johtuvan nitraattireduktaasisysteemin häiriytymisestä. UNANIN ja EDELBAUERIN (1980) aineistossa puna-apilan varren N-pitoisuus jopa kaksinkertaistui päivän lyhetyessä normaalista kahteentoista tuntiin.

Sekä lehtien että varsien K-, P- ja Mg-pitoisuudet nousivat valojakson lyhetyessä. Etenkin varsissa kohosivat Fe-, Mn-, Cu- ja Zn-pitoisuudet päivän lyhentyessä normaalista 14 ja edelleen 12 tuntiin. Muutokset johtuivat todennäköisesti kasvin nuoremasta

kehitysasteesta. Lehtien Ca-pitoisuus aleni päivänpituuden lyhettessä, ja sen pääteltiin johtuvan transpiraatiovirtauksen hidastumisesta pimennyksen aikana. Myös kohonnut K-pitoisuus saattoi alentaa Ca-pitoisuutta. Kaikissa em. tapauksissa päivänpituuskäsittelyiden väliset erot olivat tilastollisesti merkitseviä. UNAN ja EDELBAUER (1980) saivat samansuuntaiset tulokset kuin edellä tutkiessaan samalla aineistolla ja koejärjestelyllä samana kasvukautena, mutta eri ajankohtana perustettuja kasvustoja.

3.3.2. Kukinta

Aikaisen tyypin puna-apilan päivänpituusvaatimus on lyhyempi kuin myöhäisen tyypin. TANASCH (1979) totesi tutkimiansa kolmen itävaltalaisen puna-apilalajikkeen päivänpituusvaatimuksen olevan yli 13 tuntia. SCHULZE (1957) vertasi keskenään kahta päivänpituusreagoinniltaan erilaista lajiketta eripituisissa valojaksoissa. Steinacher oli peräisin leveysasteelta 49°N ja Molstad leveysasteelta 61°N. Kumpikaan lajike ei kukkinut 12 tunnin päivässä. Molstad ei kukkinut myöskään 15 tunnin päivässä, mutta Steinacher aloitti kukinnan 3.7., ja 25.7. sen kasvustosta kukki 75 %. Steinacherin kukinnan vaatima minimivalojakso oli siis 12 ja 15 tunnin väliltä. Kaikki lajikkeen yksilöt eivät kuitenkaan kukkineet 15 tunnin valaistuksessa vaan niiden valovaatimus oli 15 ja 18 tunnin väliltä. Norjalainen Molstad alkoi kukkia vasta 18 tunnin valojaksokäsittelyllä. Taulukko 1.

Taulukko 1. Päivänpituuskäsittelyn vaikutus kahden puna-apilalajikkeen kukinnan alkamiseen. (SCHULZE 1957.)

Päivänpituuskäsittely	Kukinta alkoi	
	bei „Steinacher“	„Molstad“
im 12-Stunden-Tag	keine	keine
im 15-Stunden-Tag	am 3. Juli	keine
im 18-Stunden-Tag	20. Juni	25. Juli
im 21-Stunden-Tag	12. Juni	14. Juli
im 24-Stunden-Tag	10. Juni	6. Juli

Aikaisen tyyppin puna-apila kukkii jo kylvövuonna, koska vielä loppukesän lyhenevä päivä on riittävän pitkä saamaan sen kasvupisteet muodostamaan kukka-aiheita. Samoin selittyy sen jälkikasvun kukinta. Mitä pitemmässä päivässä aikaisen tyyppin lajiketta viljellään sitä runsaammin se kasvukauden aikana kukkii. Runsa kukinta kylvövuoden syksynä heikentää aikaisen tyyppin talvehtimisedellytyksiä pohjoisilla viljelyseuduilla. Aikainen puna-apila on saattanut kehittyä luonnonvalinnan tuloksena viljelykäytännössä, jossa yksivuotinen nurmi korjattiin kaksi kertaa tai useammin kasvukauden kuluessa. Tällöin ei pyrittykään useita vuosia kestävään nurmeen, vaan nurmi uusittiin heti ensimmäisen satovuoden jälkeen. Jos siemen otettiin ensimmäisen vuoden nurmesta, ei talven aiheuttama karsinta muuttanut populaatiota kestävämpään, kukinnaltaan myöhäisempään ts. pitemmän valojakson vaativaan suuntaan. (EVANS 1976.)

Myöhäisen tyyppin kukinnan valovaatimus on niin pitkä, ettei se normaalioloissa kuki kylvövuonna ja myöhemminä satovuosina jälkikasvu on vegetatiivista. Ruotsalaiset lajikkeet Merkur (56°N), Ultuna (60°N) ja Offer (63°N) kasvattivat jälkikasvussa kuitenkin kukkaversoja 18 ja 24 tunnin päivänpituuskäsittelyillä. Runsaiteen kukki Merkur, joka oli lajikkeista eteläisin ja jonka päivänpituusvaatimus oli ilmeisesti muita lyhyempi. Myöhäinen apila kukkii myös kylvövuonna, jos se on alttiina riittävän pitkälle valoajaksolle. Tutkituista ruotsalaisista puna-apilapopulaatioista 75 % kukki 18 tunnin valoajaksossa jo kylvövuoden syksyllä. (UMÆRUS 1963b.)

Päivänpituusvaatimus vaihtelee sekä saman lajikkeen eri yksilöiden että samaan tyyppiin kuuluvien eri lajikkeiden kesken. Valoajaksovaatimus voi olla erilainen eri kasvukausina riippuen muista ympäristötekijöistä. Lämpötilan ja valonintensiteetin tiedetään vaikuttavan kukinnan ajankohtaan, mutta niiden vaikutuksista ei olla selvillä tarkemmin. (UMÆRUS 1963a.)

3.3.3 Päivänpituuden vaikutus puna-apilan talvehtimiseen

Kasvukauden päivänpituus vaikuttaa kasvien talvehtimiseen. Se vaikuttaa kasvin kukintaan, dormanssin alkamiseen ja päättymiseen, fotosynteesituotteiden jakautumiseen eri kasvinosien kesken sekä eri kasvinosien kemialliseen koostumukseen. (UMÆRUS 1963 b.)

JULÉNin (1977, 1978) mukaan puna-apilan talvenkestävyys riippuu ennen kaikkea sen kyvystä säilyä hengissä pitkä talvikausi vararavintojensa turvin. Siksi on tärkeää, että kasvi päättää kasvunsa ajoissa syksyllä ja varastoi rakentuvat fotosynteesituotteet juuristoonsa. Karaistumisen yhtenä edellytyksenä on päivän lyhentyminen ja riittävä liukoisten sokereiden määrä kasvissa. Kun lajike joutuu pohjoisemmaksi alkuperäseudultaan, siis pitemmän päivän oloihin kuin mitä sen kotiseudulla vallitsee, se saattaa kukkia runsaasti koko kasvukauden. Aina syksyyn jatkuva kasvu estää sitä keräämästä vararavintoja eikä se myöskään karaistu riittävän ajoissa. Heikosti kehittynyt lehtiruusuheikkään ei suojele kasvupistettä pakkasilta. Aikaisen tyyppin lajike talvehtii pitkänpäivän oloissa heikosti, vaikka se omalla sopeutumisalueellaan olisikin talvenkestävä.

POHJAKALLIO ym. (1960) havaitsivat lyhyenpäivänkäsittelyn parantaneen normaalipäivään verrattuna kaikkien tutkimiensa puna-apilakantojen talvehtimistä leveysasteilla 60°5'N (Viikki) ja 69°5'N (Muddusniemi). Kotimaiset kannat talvehtivat pitkänpäivän oloissakin melko hyvin, ja ne karaistuivat talvenkestäviksi meidän ilmastossamme. Ne olivat muullakin tavalla sopeutuneet ankaraan talveen. Joidenkin eteläistä alkuperää olevien lajikkeiden talvehtiminen kohosi lyhytpäiväkäsittelyn ansiosta suomalaisten kantojen tasolle, toiset kuitenkin talvehtivat lähes yhtä heikosti kuin pitkässä päivässä. Varhain alkava kukinta saattoi heikentää talvehtimistä pitkänpäivän oloissa, mutta muutkin tekijät vaikuttivat talvehtimiseen. UMÆRUKSEN (1963b.) mukaan myös ruotsalaiset populaatiot talvehtivat 18 tunnin valojakson jälkeen paremmin kuin aikaiseen tyyppiin kuuluvat Välimeren seudun populaatiot 10 tunnin valojakson jälkeen, vaikka valojakson lyhentäminen 18:sta 10:een tuntiin paransikin niiden talvehtimistä.

UMÆRUS (1963b.) tutki perusteellisesti päivänpituuskäsittelyn vaikutusta kolmen ruotsalaisen lajikkeen talvehtimiseen. Hän havaitsi, että 12 tunnin päivänpituuskäsittelyn saaneet kasvustot harventuivat vähiten ja jatkuvassa valaistuksessa kasvaneet kasvit talvehtivat heikoimmin: yhtenä vuotena niiden kasvustot tuhoutuivat lähes kokonaan. Kasvukauden loppuosan, 15.7 - 15.9., päivänpituus vaikutti kasvuston säilymiseen. 12 tunnin valojakso tai normaali syksyn lyhenevä päivä paransi alkukesän aikana pitkän valojakson oloissa kasvaneiden kasvien talvehtimistä. Vararavintojen kerääntymistä se ei juuri lisännyt. Myös POHJAKALLION ym. (1960) mukaan loppukesän lyhyt päivä paransi apilan talvehtimistä. Elokuun alusta alkaneella lyhytpäiväkäsittelyllä oli sama vaikutus kuin koko kasvukauden jatkuneella lyhyellä päivällä.

Tärkein suoranainen kasvuston tuhoutumisen syy oli UMÆRUKSEN (1963b.) tutkimuksessa juurilaho. Juurilahomääritykset tehtiin valojaksokäsittelyn jälkeisenä syksynä ja sitä seuraavana keväänä. Kasvit sairastuivat juurilahoon sitä ankarammin mitä pitemmässä päivässä ne kasvoivat. Päivänpituuskäsittelyjen väliset erot olivat tilastollisesti merkitsevät riskillä $p=0,01$. Myös lajikkeiden välillä oli merkitseviä eroja. Kunkin päivänpituuskäsittelyn sisällä kärsivät eniten ne lajikkeet, jotka kukkivat aikaisimmin ja runsaimmin. Juurilahon runsauden erot johtuivat Umæruksen mukaan kukinnan intensiteetin eroista ja talvehtivien kasvinosien vararavintojen määrien eroista. Nämä riippuivat suoraan valojakson pituudesta: kasvit kukkivat sitä runsaammin ja vararavinnot jäivät sitä vähäisemmiksi mitä pitempi oli kasvukauden valojakso. Päivänpituus vaikutti siten epäsuorasti juurilahon esiintymiseen ja kasvien tuhoutumiseen talven aikana.

SCHULZEN (1957) mukaan puna-apilan juuristo kehittyi voimakkaimmin lyhyessä päivässä. Verratessaan norjalaista Molstadia ja ruotsalaista Resistentaa hän havaitsi, että 18 tunnin päivässä kasvaneiden yksilöiden juuriston paino oli n. 70 % 12 tunnin päivässä kasvaneiden juuriston painosta. Jatkuvassa valaistuksessa ja 21 tunnin päivässä vastaava arvo oli Molstadilla 46 % ja Resistentalla 28 %. Schulzen mukaan assimilaatio oli voimakkainta 18 tunnin valojaksossa mutta varastointi 12 tunnissa. Ku-

kinta häiritsi puna-apilan juuriston kehitystä ja vararavintojen kerääntymistä. Steinacherin, joka kukki runsaimmin 15 ja 18 tunnin päivässä, juuriston kehitys heikentyi valojakson ylittäessä 12 - 15 tuntia. Molstadin juuristo kehittyi voimakkaaksi vielä 18 tunnin päivässä, mutta sitä pidemmässä se alkoi heikentyä, sillä Molstad aloitti kukinnan aikaisemmin^{jo} kukki runsaimmin 21 ja 24 tunnin valojaksossa. Päivänpituuden vaikutusta talvehtimiseen Schulze ei selvittänyt.

3.3.4. Päivänpituuden vaikutus puna-apilan satoon

Samaan tyyppiin kuuluvien lajikkeiden sadontuottokyky voi olla hyvin erilainen, mutta omalla sopeutumisalueella kunkin tyyppin satoisuus ja kestävyys ovat parhaiten tasapainossa. Kun lajiketta viljellään vieraissa päivänpituusoloissa sen käyttäytyminen muuttuu. (JULÉN 1959, 1977, 1978.)

Kun lajike joutuu pitempään päivään kuin mihin se on sopeutunut, sen ensimmäisen vuoden sato saattaa olla suurempi kuin alueen päivänpituusoloihin sopeutuneiden lajikkeiden sato. Tämän aiheuttaa voimistunut ja mahdollisesti kukka-asteelle kehittyvä jälkikasvu. Jos päivänpituus kasvaa liikaa, saattaa sato myös alentua. SCHULZE (1957) havaitsi Steinacherin, saksalaisen aikaisen tyyppin puna-apilan, tuottavan suurimman kuiva-ainesadon 15 tunnin mittaisessa päivässä. Jatkuvassa valaistuksessa sen sato jäi n. 40 %:iin 15 tunnin päivässä saadusta sadosta. Norjalainen, pitkään päivään sopeutunut Molstad tuotti suurimman kuiva-ainesadon 18 tunnin päivässä ja satoero 18 ja 24 tunnin valojaksokäsittelyjen välillä oli vain kaksi prosenttia. Jatkuvassa valaistuksessa Steinacherin vegetatiivinen vaihe jäi lyhyeksi. Sato jäi sekä pieneksi että laadullisesti heikoksi, sillä se muodostui pääosin kukinnoista ja kuitupitoisista varsista. Molstadin kasvusto kehittyi valojakson pidentämisestä huolimatta vegetatiivisesti voimakkaaksi ennen kukintaa. Molstad kukki 24 tunnin valojaksossa samaan aikaan kuin Steinacher 15 tunnin valojaksossa. (vrt. s. 35).

JULÉN (1977, 1978) kokosi yhteen Ruotsissa eri viljelyvyöhykeillä (56°N - 65°N) järjestettyjen puna-apilan lajikekokeiden

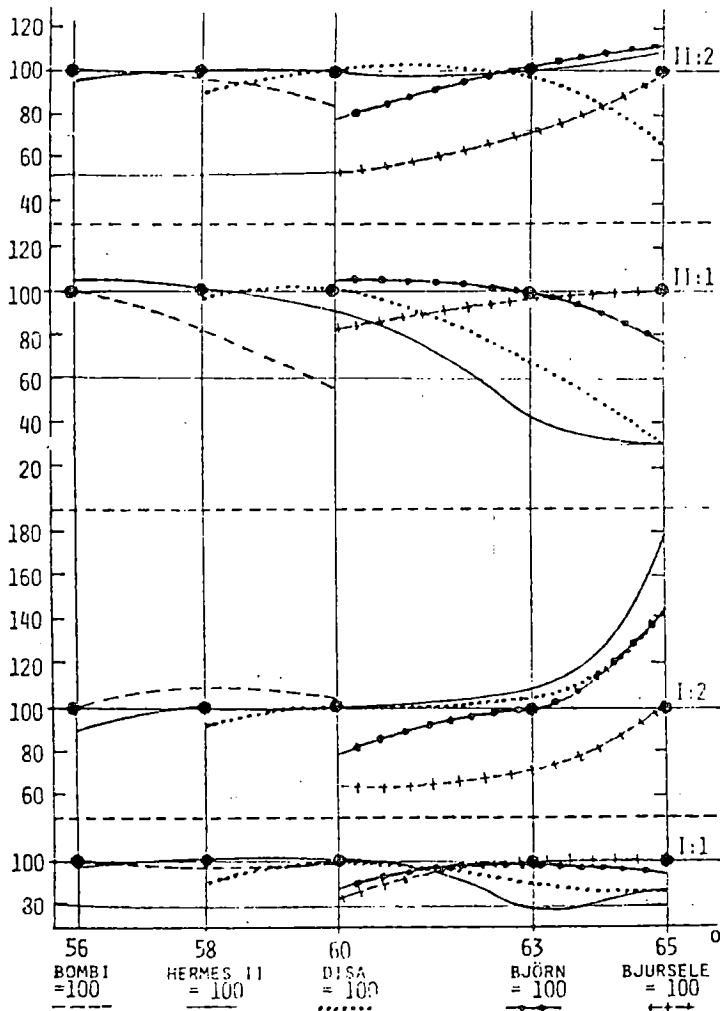
tulokset useiden vuosien ajalta. Kullakin viljelyvyöhykkeellä hän vertasi eri lajikkeiden satoja tälle vyöhykkeelle tyypillisen lajikkeen satoon. Ensimmäisen nurmivuoden ensimmäisessä korjuussa lajikkeiden satoerot eivät olleet suuret, vaikka kullakin viljelyvyöhykkeellä mittaria lukuunottamatta muut kasvoivat oman varsinaisen viljelyalueensa ulkopuolella ja niitä verrattiin parhaiten alueen päivänpituus ym. oloihin sopeutuneeseen lajikkeeseen. Sen sijaan eteläisten lajikkeiden jälkikasvu oli pohjoisilla viljelyvyöhykkeillä runsaampaa kuin näiden vyöhykkeiden omien lajikkeiden. Erittäin selvästi tämä ilmeni Norrlannissa.

JULÉNin (1977) mukaan toisen nurmivuoden ensimmäinen sato osoittaa lajikkeen kestävyyttä. Lajikkeiden talvenkestävyys heikentyi kun ne joutuivat pitemmän päivän oloihin kuin mihin ne olivat sopeutuneet. Eteläisten lajikkeiden toisen vuoden ensimmäinen sato pieneni sitä enemmän mitä kauempana omalta viljelyvyöhykkeeltään pohjoiseen niitä viljeltiin. Esim. Disan, Svealandin (60°N) mittarilajikkeen, sato Keski-Norrlannissa (63°N) oli n. 60 % alueen mittarilajikkeen Björnin sadosta. Pohjois-Norrlannissa (65°N) Disa tuotti vain 30 % mittarilajikkeen Bjurselen sadosta. Kuva 7.

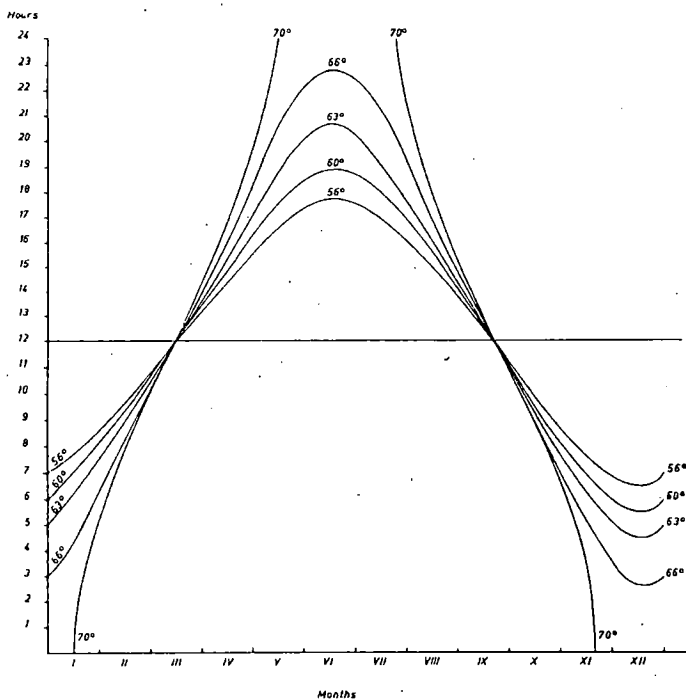
Toisen vuoden odelmasadon määrään vaikuttivat talven aiheuttama kasvuston harventuminen ja lajikkeen jälkikasvukyky. Mittariin verrattuna eteläisempää alkuperää olevien lajikkeiden parempi jälkikasvukyky ei kuitenkaan riittänyt korvaamaan kasvuston harvenemisen aiheuttamaa sadonmenetystä. JULÉNin (1978) mukaan ensimmäisen vuoden sato ei juuri kärsi, vaikka lajiketta viljelläinkin oman sopeutumisalueensa ulkopuolella. Kun lajike joutuu yhtä viljelyvyöhykettä pohjoisemmaksi Ruotsin oloissa, toisen vuoden sato laskee n. 10 % omalla viljelyvyöhykkeellä saatavaan satoon verrattuna. Edelleen pohjoisempana viljeltäessä sato alenee voimakkaasti toisen vuoden ja sitä vanhemmissa nurmissa. Puna-apila sopeutuu hyvin tarkasti ympäristöönsä ja reagoi herkästi päivänpituuden muutoksiin.

JULÉNin (1977, 1978) havaintojen mukaan pohjoiset lajikkeet etelämmäksi, oman kotiseutunsa päivänpituutta lyhyempään päivään vietyinä olivat heikkosatoisempia kuin näiden alueiden omat lajikkeet. Selvimmät erot havaittiin jälkikasvukyvyssä. Esim.

RÖDKLÖVERSORTERNAS RELATIVA AVKÄSTNING INOM OLIKA DAGSLÄNGDSOMRÅDEN



Kuva 7. Puna-apilalajikkeiden suhteellinen sato Ruotsissa eri viljelyvyöhykkeillä. Leveysaste kuvion alareunassa. Kunkin alueen mittarilajike saa suhdeluvun 100. I:1 = 1. nurmivuoden 1. sato, II:1 = 2. nurmivuoden 1. sato. (JULEN 1978.)



Kuva 8. Valojakson pituus eri leveysasteilla. (UMÆRUS 1963a.)

Bjurselen toinen sato oli ensimmäisenä nurmivuonna 66 % Disan sadosta Svealandissa (60°N) ja 71 % Björnin sadosta Keski-Norr-lannissa (63°N). Toisena nurmivuonna se oli vastaavasti 54 % Disan ja 72 % Björnin odelmasadosta. Lajikkeen joutuessa oman alueensa päivänpituutta lyhyempään päivään sen talvehtiminen varmistuu siltä osin kuin siihen vaikuttaa juuriston vararavintojen määrä. Mittariin verrattuna pohjoisempien lajikkeiden parempi talvehtiminen ei silti korvannut päivän lyhentymisen jälkikasvua heikentävää vaikutusta.

Julenin mielestä Ruotsissa on kullekin viljelyalueelle oltava niiden päivänpituusilmastoon sopeutuneet lajikkeet. Jalostuksen keinoin on nykyisin vaikeaa tai lähes mahdotonta yhdistää samaan lajikkeeseen pohjoisen pitkässä päivässä viljeltynä runsasta jälkikasvua ja hyvää talvenkestävyyttä. Päivänpituuden lisäksi puna-apilan kehitykseen vaikuttavat useat muut tekijät mm. kasvukauden lämpö- ja kosteusolot.

3.4. Paikalliskantojen kehityksestä

Viljelykasvien paikalliskannat ovat sopeutuneet pitkän ajan kuluessa luonnonvalinnan ja ihmisen suorittaman valinnan kautta viljely-ympäristönsä erityispiirteisiin. Niitä on saatettu viljellä samalla seudulla tai tilalla vuosikymmeniä, jopa vuosisatoja. Puna-apilan sopeutuneisuus ilmenee kestävyytenä: apila säilyttää asemansa nurmessa ja nurmi säilyy tuottoisana useiden vuosien ajan. Puna-apilan talvehtimisongelmat ovat meillä johtuneet osaksi kasvin puutteellisesta sopeutumisesta pitkänpäivän oloihin ja käytettyyn viljelytekniikkaan (PULLI 1982).

Luonnonvalinta parantaa kasvin mahdollisuuksia säilyä hengissä niissä oloissa, joissa kasvi kasvaa (works for survival). Se ei välttämättä johda ihmisen hyötynäkökohdasta katsoen parempiin satotuloksiin. Puna-apilan tärkein jalostustavoite Skandinavian maissa on ollut parempi talvenkestävyys. Tässä suhteessa luonnonvalinta on johtanut usein samaan kuin mihin jalostuksella on pyritty. Tuottavin pitkäikäisessä nurmessa on lajike, joka säilyy vaihtelevien talvikausien yli. Käytännössä parempi talvenkestävyys parantaa usein myös samassa suhteessa satotasoa. (UMÄ-

RUS ja ÅKERBERG 1963, NISSINEN 1975, NISSINEN ja RAININKO 1975.)

Sopeutumisen edellytyksenä on muuntelu. Sekä Suomeen että Ruotsiin tuotiin koko 1800-luvun ajan ja vielä 1900-luvulla siementä useista eri maista mm. Hollannista, Saksasta, Baltian maista, Venäjältä ja Pohjois-Amerikasta. (RAVANTTI 1961, 1965, ÅKERBERG 1974.) RAVANTIN (1961) mukaan aineisto sisälsi sekä myöhäistä, aikaista että keskimyöhäistä tyyppiä. Puna-apila on ristisiittoinen kasvi ja sen populaatiot ovat yhtenäisestä ulkonäöstään huolimatta geneettisesti heterogeenisiä. Siten maahantuotu materiaali sisälsi runsaasti muuntelua, ja täällä eri alkuperää oleva aineisto risteytyi keskenään ja siihen sekoittui eri viljelyalueiden luonnonvaraista apilaa. Lähtöaineiston erilaisuuden vuoksi samalla paikkakunnalla ja samanlaista viljelytekniikkaa käyttäen saattoi kehittyä toisistaan varsin poikkeavia paikalliskantoja. (JULÉN 1959, RAVANTTI 1961). Toisaalta jatkuvasti ulkomailta tuotu, huonosti oloissamme kestävä apilamateriaali heikensi puna-apilan sopeutumista Suomen oloihin. Risteytyminen ja siemenerien sekaantuminen hidastivat paikalliskantojen kehitystä. (RAVANTTI 1961, 1965.)

Tärkein puna-apilapopulaatioiden muokkaaja ovat olleet ympäristön kasvustoon kohdistamat valintapaineet. ÅKERBERGIN (1974) mukaan Ruotsissa jo varhain huomattiin, että kotimaassa viljelty siemen oli viljelyarvoltaan parempaa kuin maahantuotu ulkomalainen siemen, ja että useiden vuosien ajan tapahtunut valinta johti erikoistuneisiin paikallisiin lajikkeisiin. Suomessa havaittiin myös siemenen alkuperän merkitys (ARRHENIUS 1882), ja ennen kotimaista laajempaa koetoimintaa vedottiin mm. ruotsalaisten alkuperäkokeiden tuloksiin ja kehoitettiin viljelijöitä itse tuottamaan puna-apilan siementä. Vuosisadan alku oli Suomessa puna-apilan osalta alkuperäkokeiden aikaa. (ERIKSSON 1912, SUURONEN 1912, GROTFELT 1922, WALLE 1929 .)

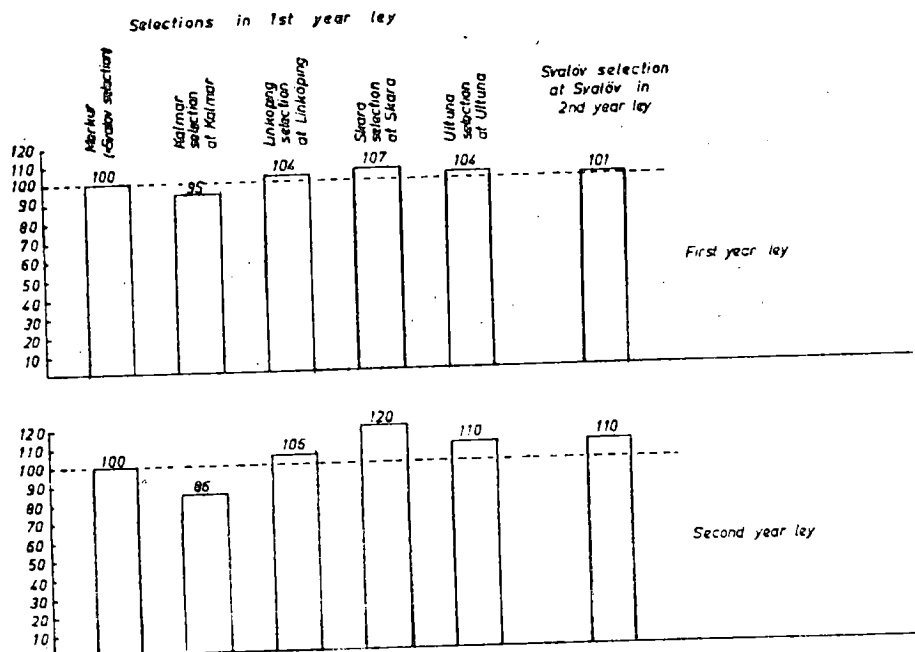
Puna-apilan sopeutuminen tiettyyn viljely-ympäristöön edellyttää toistuvaa siemenviljelyä. Valinnan vaikutukset ovat erilaiset riippuen siitä korjataan siemen toisen vuoden tai sitä vanhemmasta nurmesta vaiko ensimmäisen vuoden nurmesta. Mitä vanhempi nurmi on sitä ankaramman karsinnan siinä kasvaneet yksilöt ovat läpäisseet niin, että vain kaikkein pitkäikäisimmät, kestävimmat

ja parhaiten sopeutuneet yksilöt ovat jääneet jäljelle ja tuottavat runsaimman siemensadon. Kasvit reagoivat ympäristönsä stressitekijöihin siten, että niiden tuottama siemenen määrä vaihtelee jopa satakertaisesti. Vaikka kasvit eivät talvituhojen vuoksi kuolisi, ne saattavat eri syistä heikentyä ja niiden siemensato jää silloin alhaiseksi. Siten toisen ja sitä vanhemman vuoden nurmesta korjatusta siemenestä kasvaa todennäköisesti kestävämpi nurmi kuin mitä edellinen oli. (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1963, ÅKERBERG 1974.) Koska puna-apilan siemenviljely Suomessa oli 1960-luvulle saakka kotitarveviljelyä ja siemeneksi valittiin heinäksi tarkoitettusta kasvustosta ne kohdat, joissa apilapitoisuus oli suurin eikä kasvu ollut liian rehevää, siementä ilmeisesti otettiin myös ensimmäistä vuotta vanhemmista nurmista. Tämä edisti apilan sopeutumista.

ÅKERBERG ja JULÉN (1946 ref. ÅKERBERG 1974) esittävät yhteenvedon ruotsalaisilla paikalliskannoilla suoritetuista kokeista, ja tulosten perusteella on ilmeistä, että paikalliskannat ovat sopeutuneet spesifisesti tiettyihin oloihin. Paikallisuus saattaa olla niin äärimmäistä, että lajike sadan tai jo muutaman kymmenen kilometrin etäisyydelle kotipaikastaan siirtynä menettää hyvät viljelyominaisuutensa. Välttämättä paikalliskanta ei silti ole kapea-alainen, juuri määrättyihin oloihin sopeutunut. Esim. ruotsalainen Ultuna-kanta (59°50'N) menestyy hyvin laajalla viljelyalueella (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1959). Bjursele, jota on viljelty noin v. 1900 lähtien Västerbottenissa Bjursele-nimisessä kylässä (64°20'N), on osoittautunut arvokkaaksi lajikkeeksi myös Suomen oloissa.

Populaatio saattaa suhteellisen lyhyessä ajassa sopeutua viljely-ympäristöönsä. UMÆRUS ja ÅKERBERG (1963) selostavat koetta, jossa Merkur-lajiketta viljeltiin siemeneksi neljän peräkkäisen sukupolven ajan Etelä- ja Keski-Ruotsissa eri leveysasteilla sijaitsevilla koepaikoilla. Neljännessä sukupolvesta korjattiin siemensato, yhtä suuret määrät eri koepaikoilta saatua siementä sekoitettiin ja seos viljeltiin siemeneksi Svalöfissä. Tämän jälkeen eri koepaikoilla testattiin sekä seoksen tuottaman siemenen että kaikkien sen komponenttien ominaisuuksia. Ensimmäisenä nurmivuonna satoerot eri koepaikoilla viljeltyjen siemenerien välillä olivat pienet, tilastollisesti ne eivät olleet merkitse-

vät. Toisena nurmivuonna havaittiin selvästi, että siemenen li-
säys neljän sukupolven ajan oli kullakin koepaikalla parantanut
Merkur-lajikkeen kestävyyttä lukuunottamatta Kalmaria (56°37'N).
Kullakin koepaikalla oli juuri tällä koepaikalla siemenviljelyyn
erän sato korkeampi ja kasvusto talvehtimisen jälkeen paremmissa
kunnossa kuin muiden siemenerien tai alkuperäisen Merkurin. Tämä
ilmeni sitä selvemmin mitä pohjoisempaa koepaikka sijaitsi.
Kalmarissa siemenviljeltyä erää lukuunottamatta kukin erä oli
toisena vuonna alkuperäistä Merkuria satoisampi kaikkien koe-
paikkojen keskiarvona. Kuva 9.



Kuva 9. Eri koepaikkakunnilla siemenviljeltyjen Merkurin erien tuottamat tuoresadot suhteessa alkuperäisen Merkurin satoon kullakin viljelypaikkakunnalla. (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1963.)

3.4.1. Talvi kasvuston karsijana

JAMALAISEN (1978) mukaan Suomessa apilan talvehtimisvaurioiden pääasiallinen aiheuttaja on apilamätä, Sclerotinia trifoliorum Erikss. eli apilan pahkahomesieni. Toisella sijalla ovat pakkasvauriot. Apilamädän tuhojen määrään vaikuttavat talvehtimiskauden sää- ja lumiolot sekä kasvuston kunto.

YLIMÄEN (1969) mukaan eri puolilta Suomea kerätyt S. trifoliorum-isolaatit erosivat patogeenisyydeltään merkitsevästi toisistaan. Ne edustivat sienien biologisia tyyppejä tai patogeenisiä rotuja. Erot niiden puna-apilalle aiheuttamien tuhojen määrässä pienenevät syksyn kuluessa, koska hitaammin tuhoa aiheuttavat isolaatit saavuttivat nopeammat. Kasvien kestävyyserot perustuvat niiden kykyyn viivyttää taudin leviämistä, eikä täydellistä apilamädän kestävyttä ilmeisesti ole olemassa. JAMALAINEN (1978) toteaa paikallisten puna-apilakantojen usein kestäneen apilamätää Tammistoa ja Jokioista paremmin. Hämeen koeasemalla Mynttäälän kanta on menestynyt niin hyvin, että sitä on suositeltu yleisesti tällä alueella viljeltäväksi. POHJAKALLION (1949) mukaan Tammiston puna-apila oli Tammistossa suhteellisesti apilamädänkestävämpi kuin Jokioisissa. Apilakantojen välillä on siis kestävyyseroja, ja paikalliskannat ovat saattaneet karsiutumisen tuloksena kehittyä paikallisesti yleisimpiä apilamätäsienirotuja kestäviksi. YLIMÄKI (1969) havaitsi paikalliskantojen tuhoutuvan pahoin vieraisiin oloihin vietyinä. Kasvuston elinvoimaisuus syksyllä talvehtimiskauden alussa vaikuttaa ilmeisesti sen apilamädän kestävyteen varsinkin nuorissa ensi kertaa talvehtivissä nurmissa. Jalostusaineiston apilamädän kestävyttä on parannettu mm. viljelemällä sitä ankarasti apilamädän saastuttamilla peltolohkoilla.

Juurilaho aiheuttaa tuhoja koko kasvukauden ajan eikä rajoitu talvehtimiskauteen kuten apilamätä. Juurilahoa aiheuttavat useat heikosti patogeeniset sienet. Alttiimpia sairastumaan ovat jostakin syystä heikentyneet kasvit (viljelytekniikka, runsas kukinta, vähäiset hiilihydraattivarastot). UMÆRUS (1963b.) havaitsi kasvukauden päivänpituuden vaikuttavan kasvin juurilahonalttiuteen (s. 38). Parhaiten päivänpituusoloihin ja harjoitettuun viljelykäytäntöön sopeutuneet kasvit ovat todennäköisesti kestävimpiä juurilahoa vastaan.

Puna-apilan viljelyn alkuaikoina talvi karsi kasvustoja hyvin ankarasti. Ulkomaiset lajikkeet talvehtivan meillä sitä heikommin mitä eteläisempää alkuperää ne olivat (mm. MULTAMÄKI 1944). Lyhytpäiväkäsittely paransi useimpien ulkomaisten lajikkeiden talvenkestävyyttä kotimaisten veroisiksi (POHJAKALLIO ym. 1960), mikä osoitti päivänpituusoloihin sopeutuneisuuden tärkeän merki-

tyksen. Kotimaiset kannat talvehtivat pitkänpäivänoloissakin kohtalaisesti. Ne olivat kehittyneet alunperin ulkomaisesta aineistosta luonnonvalinnan karsimina. Ruotsissa on käytännön kasvinjalostuksessa havaittu, että lajikkeen talvenkestävyys on läheisessä suhteessa sen päivänpituusreaktioon. Kun valinnalla onnistuttiin parantamaan aikaisin kukkivien lajikkeiden talvenkestävyyttä ja säilyvyyttä nurmessa, siirtyi samalla kukinta myöhäisemmäksi ja jälkikasvukyky heikentyi. Kestävyys paransi selvästi ensimmäisen vuoden ensimmäistä satoa ja toisen vuoden nurmen satoa. Kun esim. tanskalaista Tystofte 40 -apilaa lisättiin Ruotsin oloissa, sen kestävyys parantui, mutta se muuttui samalla niin paljon myöhäisemmäksi, että se oli markkinoitava eri lajikkeena. Koska puna-apila on ristisiittoinen, niin onpa sitten kyseessä paikalliskanta tai jalostettu lajike, se on niin heterogeeninen, että se sisältää päivänpituusreagoinniltaan erilaisia yksilöitä. (JULÉN 1977.) Pohjoisessa luonnonvalinta on johtanut aikaisin kasvunsa päättävään, jälkikasvultaan heikkoon tyyppiin, jollainen on esim. Bjursele. (ÅKERBERG 1974.)

3.4.2. Muista kehitysrytmiin vaikuttaneista tekijöistä

Populaation geneettinen heterogeenisyys mahdollistaa kukinta-ajan suhteen tapahtuvan valinnan. WEXELSENin (1937)^b mukaan varsin yhtenäinen puna-apilakanta saattoi sisältää aikaisuudeltaan toisistaan jopa kolme viikkoa poikkeavia yksilöitä. ÅKERBERG (1974) olettaa, että pölyttävien hyönteisten esiintymisrunsaus ja -ajankohta saattavat muuttaa puna-apilan kukinta-aikaa. Ruotsissa 63°N leveysasteella sijainneella koepaikalla pölyttäviä hyönteisiä oli v. 1943 runsaimmin alkukesällä. Suurin osa puna-apilan siemenestä kehittyi siten alkukesällä ja siemenestä saatava populaatio todennäköisesti muuttui kukinta-ajaltaan aikaisemmaksi. Vuonna 1945 tilanne oli päinvastainen. Populaatio kehittyi myöhäisemmäksi tai pitkään kukkivat yksilöt yleistyivät. Koska kasvukauden säät vaihtelevat meidän oloissamme vuosittain hyvin paljon ja sen myötä myös kimalaisten esiintymisrunsaus ja -ajankohta sekä puna-apilan kukinnan kehitys, on epätodennäköistä, että valinta sen takia vaikuttaisi jatkuvasti kumpaankaan suuntaan. Luonnonvaraisten ja maatiaispopulaatioiden koostumus vaihtelee siten, että toisina vuosina ovat yleisimpiä toiset ge-

notyyppit, toisina vuosina toiset. Edullisessa asemassa ovat oletettavasti sellaiset yksilöt, jotka kukkivat pitkään, sillä ne onnistuvat tuottamaan siementä joka vuosi ainakin jonkin verran. Koska seiväskuivatuksessa tapahtuu merkittävää jälkituleentumista (KANGASMÄKI ja KAUPPILA 1980), pitkään kukkivat ja suhteellisen myöhäänkin kukkivat yksilöt ovat säilyneet populaatiossa. UMÆRUS ja ÅKERBERG (1963) olettavat, että Keski- ja Pohjois-Ruotsissa luonnonvalinta on siirtänyt puna-apilan kukintaa myöhäisempään suuntaan, koska kimalaisia, jotka siellä ovat puna-apilan pääasiallisia pölyttäjiä, on runsaimmin kukinnan loppuvaiheessa. Toisaalta kasvukauden lyhyys karsii myöhään kukkivia, sillä niiden siemen ei ehdi valmistua. Etelä-Ruotsissa puna-apilaa pölyttävät mehiläiset. Valinta on saattanut siellä lyhentää teriön torvea.

Kun puna-apilasta korjataan siemensato, niin suurimman osan siitä muodostavat yksilöt, joiden siementuotantokyky jostakin syystä on muita parempi, esim. suurimman määrän fertiilejä kukkia tuottavat yksilöt. Näin saattaisi kehittyä kantoja, joiden vegetatiivinen kehitys on puutteellista ja jotka keskittyvät kukintaan ja siemenen tuottamiseen rehusadon jäädessä vähäiseksi ja heikkolaatuiseksi. Toisaalta näyttää siltä, että luonnonvalinta johtaa tasapainoon vegetatiivisen ja generatiivisen kehitysvaiheen välillä. Runsaan kukinnan vuoksi kasvi saattaa talvehtia heikosti, ja mikäli siemen korjataan toisen vuoden tai sitä vanhemmasta nurmesta, ovat populaatiosta tällaiset yksilöt vähentyneet tai karsiutuneet kokonaan pois. Tässä voidaan viitata edellä selostettuihin ruotsalaisten tutkijoiden kokemuksiin, joiden mukaan lajikkeen talvenkestävyyden parantuessa sen kukinta siirtyy myöhäisemmäksi. (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1963.)

Luonnonvalinta johtaa paikallisen päivänpituusilmastoon tarkasti sopeutuneisiin populaatioihin. Kun populaatio joutuu kukinnan vaatimaa valojaksoa lyhyempään päivään, kukinta heikkenee, ja riippuen valojakson lyhentymisen voimakkuudesta vain osa yksilöistä kukkii ja tuottaa siementä. Kun korjataan siemensato, saadaan populaatio, joka on muuttunut aikaisempaan suuntaan. Näin saattaa käydä jos pohjoisten viljelyalueiden lajikkeista tuotetaan siementä ilmastoltaan edullisemmilla, eteläisemmilla seuduilla. Lajikkeen geneetinen koostumus ja sen sisältämän

vaihtelun määrä ratkaisee kuinka lajike reagoi erilaisissa päivänpituusoloissa. (UMÆRUS 1963a., UMÆRUS ja ÅKERBERG 1963.)

3.4.3. Viljelytekniikan vaikutuksista

Aikaisemmin on jo mainittu siemenviljelyn merkitys paikalliskantojen kehittymisen edellytyksenä. Myös siemensatoa edeltävien vuosien viljelytekniikka voi vaikuttaa populaation koostumukseen ja siten saatavan siemensadon ja siitä kasvavan populaation koostumukseen. UMÆRUS ja ÅKERBERG (1963) arvelevat, että jos puna-apilanurmi jatkuvasti perustetaan loppukesällä ilman suoja-tilaa, saattaa apilan kilpailukyky ja varjostuksen sieto heikentyä kun varjostava suojavilja ei ole karsimassa ensimmäisen vuoden kasvustoa. Toisaalta puna-apilaa yleensä viljellään tiheinä nurmina ja seoksena timotein kanssa, mikä karsinee heikoimmin varjostusta sietäviä yksilöitä.

Kasvien välisen kilpailun tiedetään aiheuttavan voimakkaita valintapaineita ja ohjaavan populaatioiden kehitystä. Vastavuoroisen sopeutumisen voisi olettaa merkittävästi vähentäneen vuosikymmenien ajan seoksena kasvaneen puna-apilan ja timotein välisiä kilpailua, kuten on luonnonvaraisissa populaatioissa havaittu (s. 19). Puna-apilaa ja timoteita seoksena viljeltäessä on siemen omaan tarpeeseen tavallisesti korjattu sekakasvustosta. JOY ja LAITINEN (1980) havaitsivat, että vuosien ajan seoksena viljellyn maatiaispuna-apilan ja -timotein seoksen kokonaissatoylitti sen komponenttien keskimääräisen monokulttuurisadon. Maatiaiset hyötyivät seosviljelystä enemmän kuin jalosteet, joilla ei ollut yhteistä viljelytaustaa. Yhteensopeutuvuus tuli parhaiten esille viljeltäessä ilman typpilannoitusta, eikä sitä havaittu enää 100 kg:n/ha typpitasolla.

Typpilannoitteiden runsas käyttö on vielä suhteellisen nuorta ja nurmien typpitalous perustui 1960-luvulle saakka apilan typensidontaan ja sen symbioosiin Rhizobium-bakteerien kanssa. Olisiko ehkä mahdollista, että paikalliskantojen hyvin spesifinen sopeutuneisuus osittain johtuisi apilakannan ja tietyn Rhizobium-kannan vastavuoroisesta sopeutumisesta? ERKAMO (1982) mainitsee, että apiloiden paikalliskantojen juuristosta saattaa löytyä bak-

teerityyppejä, jotka ovat aikaisempia tehokkaampia typensitotia.

Valkoapilan on todettu sopeutuneen varsin tarkasti kasvualustansa erityispiirteisiin (s. 18). Samoin on viljelykasvilajikkeiden välillä eroja ravinteiden otossa, kuljetuksessa, varastoitumisessa jne. (s. 17). Miksipä eivät puna-apilan paikalliskannatkin olisi sopeutuneet kasvualustansa erityispiirteisiin? Maaperä saattaa lyhyillä välimatkoilla muuttua huomattavasti, samoin myös mikroilmasto. Nämä molemmat saattavat vaikuttaa puna-apilan paikalliskantojen paikallisuuteen.

Suurin osa puna-apilan paikalliskantojen kehitykseen vaikuttaneista valintapaineista on teoreettisten pohdiskelujen tai arvailujen varassa, ja yksittäisen paikalliskannan osalta on mahdotonta sanoa mitkä kaikki tekijät ovat vaikuttaneet sen kehitykseen (JULÉN 1959).

3.5. Paikalliskantakokeiden tuloksista

3.5.1. Etelä-Suomen kokeet

Suomessa on tämän vuosisadan ensimmäisiltä vuosikymmeniltä 1960-luvulle saakka järjestetty paikalliskantoja vertailevia kokeita. Vanhimpia näistä koetuloksista ovat SIMOLAN (1924) julkaisemat Maanviljelystaloudellisen koelaitoksen kasvinviljelyosaston v. 1919 - 1923 järjestämien apilakantakokeiden tulokset ja SALOHEIMON (1939, 1940) julkaisemat Suomen Suonviljelysyhdistyksen Karjalan koeaseman apilakantakokeiden tulokset vuosilta 1928 - 1938. WALLÉN (1929) mukaan kotimainen aineisto oli puna-apilan jalostuksen paras lähtökohta, sillä jo vuosisadan alussa todettiin ulkomaisten apiloiden talvehtivan kotimaisia heikommin ja niiden sadot jäivät kotimaisia alhaisemmiksi (SUURONEN 1912, 1914, SIMOLA 1923). Kun Tammiston puna-apila laskettiin kauppaan v. 1937, siitä tuli puna-apilakokeiden mittarilajike useiksi vuosikymmeniksi eteenpäin.

Suhteellisen runsaasti koetuloksia puna-apilan paikalliskannoista on julkaistu Hankkijan kasvinjalostuslaitoksen Siemenjulkai-

suissa, mm. vuosina 1930, 1935, 1938, 1955, 1956 ja 1960. RAVANTTI (1961) esittää yhteenvedon Tammistoon 1930-, 1940- ja 1950-luvuilla sekä Anttilaan v. 1955 - 1959 perustettujen puna-apilan paikalliskantakokeiden sadoista sekä talvenkestävyys- ja aikaisuushavainnoista. Kunkin vuosikymmenen koeaineisto ryhmitellään etelä-, keski- ja pohjoissuomalaisiin paikalliskantoihin. Mittarilajikkeena on Tammiston puna-apila. Nurmen iästä ja perustamisvuosikymmenestä riippumatta eteläsuomalaiset kannat keskimäärin olivat keskisuomalaisia satoisampia ja nämä edelleen satoisampia kuin pohjoissuomalaiset. Kuitenkaan paikalliskannan kotiseudun leveysasteen ja satoisuuden välille ei saatu merkitsevää korrelaatiota. Tammisto oli eteläsuomalaisia kantoja hiukan satoisampi. Eteläsuomalaiset kannat olivat pohjoissuomalaisia myöhäisempiä, mutta etelä- ja keskisuomalaisten aikaisuuserot eivät olleet selvät. Talvenkestävyys noudatteli samoja linjoja kuin satoisuuskin, mutta ei aivan yhtä selvästi.

RAVANTIN (1961) mukaan v. 1932 - 1954 Hankkijan kasvinjalostuslaitoksella oli kokeissa 134 kotimaista puna-apilakantaa, ja lisäksi niitä oli havaintoruuduilla "satamäärin". Tuloksia esitetään vain niistä paikalliskannoista, joista oli vähintään viiden kokeen tulokset. Useimmat kotimaiset paikalliskannat olivat Tammiston luokkaa talvenkestävyydeltään. Eteläsuomalainen Östersundom ja linja Jo 37 olivat Tammistoa talvenkestävämpiä. Joissakin 1. - 3. vuoden nurmissa eräät eteläsuomalaiset paikalliskannat olivat Tammistoa satoisampia, ja Östersundomin paremmuus oli huomattava kolmivuotisen nurmen eri vuosien keskiarvonakin laskettuna, mutta selvästi Tammistoa satoisampia kantoja ei löytynyt. Anttilassa Östersundom menestyi Tammiston veroisesti, mutta sensijaan kokeissa mukana olleet pohjoissuomalaiset nivalalainen Tyhtilän kanta, siikajokelainen Haapaniemen kanta ja utajärveläinen Kangaskorhon puna-apila talvehtivat huonosti ja tuottivat heikkoja satoja.

PAATELAN (1962) tutkimuksessa ei eri puolilta maata kotoisin olleiden kahdentoista paikalliskannan talvehtimisessä kylvövuoden jälkeisenä talvikautena ollut huomattavia eroja Viikin oloissa. Ensimmäisen varsinaisen nurmivuoden jälkeisestä talvehtimisestä ei esitetä tuloksia. Paikalliskannan kotiseudun leveysasteen ja kokonaissadon välillä oli merkitsevä negatiivinen korrelaatio $r = -0,77^{**}$. Satoisimpia olivat Östersundom ja Ristiinasta ja Juval-

ta olevat paikalliskannat; ne olivat Tammistoa satoisampia muiden ollessa Tammistoa heikompia.

RAVANTTI (1965) tutki suomalaista puna-apilän paikalliskanta-aineistoa Anttilassa, Hankkijan kasvinjalostuslaitoksen koetilalla järjestetyissä kokeissa. Tulokset esitetään maanviljelysseuroittain ja talousseuroittain (1965 tilanne) ryhmiteltynä kussakin koenurmessa. Koko aineistossa oli sato sitä heikompia mitä pohjoisempaa alkuperää paikalliskanta oli, ja paikalliskannan kotiseudun leveysasteen ja 1. ja 2. vuoden nurmen kuiva-ainesaadon välillä oli lievä negatiivinen korrelaatio. Kolmantena vuonna ei korrelaatiota havaittu.

1. nurmivuosi $r = -0,39$ ***
2. nurmivuosi $r = -0,34$ **
3. nurmivuosi $r = +0,07$ ns

Eri maanviljelysseurojen puna-apilakantojen keskisadot olivat Tammiston satoja pienemmät, poikkeuksena Finska Hushållningssällskapin apilat v. 1958 perustetussa kokeessa ja Uudenmaanläänin mvs:n apilat v. 1959 perustetussa kokeessa. Eri vuosina perustetuissa kokeissa myös Varsinais-Suomen, Keski-Suomen ja Mikkelinläänin mvs:n puna-apilakannat keskimäärin olivat lähes Tammiston veroisia. Tammistoa satoisampia puna-apilakantoja oli eniten Finska Hushållningssällskapin, Varsinais-Suomen (v. 1958 perustetut nurmet) ja Mikkelinläänin (v. 1961 perustetut nurmet) mvs:n alueella. Eri alueilla oli huomattavasti oman alueensa keskiarvoa satoisampia paikalliskantoja.

Eri maanviljelysseurojen puna-apilakannat talvehtivat v. 1958 ja 1959 perustetuissa kokeissa keskimäärin Tammiston veroisesti. Osa paikalliskannoista talvehti Tammistoa paremmin v. 1961 perustetuissa kokeissa. Useammassa kuin yhdessä koenurmessa kasveista Oulunläänin tls:n, Keski-Suomen mvs:n ja Svenska lantbrukssällskapin puna-apiloista Oulunläänin tls:n kannat talvehtivat kaikki keskimäärin Tammistoa heikommin. Muut talvehtivat Tammiston veroisesti. Talvenkestävyyden ja satoisuuden välillä oli positiivinen riippuvuus 2. vuoden nurmessa $r = +0,55$ ***. Näin

ei ollut 1. ja 3. vuoden nurmessa. Talvenkestävyyden ja paikalliskannan kotiseudun leveysasteen välillä ei myöskään ollut riippuvuutta 1. ja 3. vuoden nurmessa, mutta 2. vuonna havaittiin heikko negatiivinen riippuvuus $r = -0,31$ ***.

RAVANTTI (1973, 1980) tutki v. 1962 - 1966 Anttilan koetilalla 390 suomalaisen puna-apilan paikalliskannan viljelyarvoa Tammiston puna-apilaan ja kanadalaiseen Altaswedeeseen verrattuna. Paikalliskantoja oli 15 maanviljelysseuran alueelta. Materiaali jaettiin kolmeen aineistoon ja tulokset esitetään maanviljelysseuroittain ryhmiteltynä.

Satoisuudet vaihtelivat vuosittain paljon. Aineistossa 2 oli keskimäärin suurimpien ka-satojen järjestys 1. - 3. vuoden nurmissa seuraava: Keski-Suomen, Etelä-Pohjanmaan, Mikkelin läänin maanviljelysseurojen apilat ja Tammisto. Edellisten lisäksi olivat raakavalkuaissadoltaan Oulun läänin ja Kajaanin mvs:jen puna-apilakannat keskimäärin Tammistoa parempia. Aineistossa 3 oli Tammiston ka- ja rv-sato maanviljelysseurojen keskiarvoja korkeampi. Nurmen vanhetessa väheni Tammistoa satoisampien paikalliskantojen määrä. Jokaisen mvs:n aineistossa oli joitakin Tammistoa satoisampia paikalliskantoja. Kotiseudun leveysasteen ja sadon riippuvuus oli 11 tapauksessa negatiivinen ja 5 tapauksessa positiivinen. Neljä riippuvuutta ei ollut tilastollisesti merkitseviä. Osittain tutkimus vahvistaa aikaisempia tuloksia, joiden mukaan puna-apilakannat menestyivät sitä heikommin mitä kauemmaksi kotiseudultaan ne joutuivat. Toisaalta esim. aineistossa 2 varsinaissuomalaiset puna-apilakannat olivat keskimäärin kaikkein heikoimpia, kun ne aineistossa 3 olivat paikalliskannoista parhaita. RAVANTIN (1965) aineistossa varsinaissuomalaiset paikalliskannat olivat v. 1958 perustetussa kokeessa keskimäärin lähes Tammiston veroisia. Kantojen satoisuussuhteet vaihtelevat siis paljon vuosittain.

RAVANTTI (1973, 1980) havaitsi pohjoisten maanviljelysseurojen paikalliskantojen talvehtivan keskimäärin parhaiten, vaikka yksittäisiä hyvin talvehtivia kantoja olikin kaikkien maanviljelysseurojen puna-apiloissa. Tammiston veroisesti tai sitä paremmin talvehtivien paikalliskantojen osuus pieneni molemmissa aineistoissa nurmen vanhetessa. Kotipaikan leveysasteen ja talven-

kestävyyden väliset korrelaatiokertoimet olivat:

aineisto	1. v.	2. v.	3. v.
2	+0,20***	+0,36***	+0,23***
3	-0,15***	+0,15***	+0,13***

Yleisenä linjana voidaan Etelä-Suomessa järjestetyistä kokeissa havaita, että pohjoissuomalaiset paikalliskannat ovat Etelä-Suomen oloissa menestyneet eläsuomalaisia paikalliskantoja heikommin ja suhteessa Tammistoon huonommin kuin omalla kotiseudullaan. Niiden sadot ovat olleet selvästi alhaisemmat (RAVANTTI 1960, 1961, 1965, PAATELA 1962) ja talvenkestävyys on heikentynyt joissakin aineistoissa (RAVANTTI 1960, 1961, 1965). Toisinaan ne ovat kuitenkin talvehtineet Tammiston veroisesti (PAATELA 1962, RAVANTTI 1965) tai sitä paremmin (RAVANTTI 1973, 1980) ja kuuluneet sadoiltaan paikalliskantojen parhaimmiston (RAVANTTI 1980).

Paikalliskantojen vaihtelevat talvenkestävyydet selostetuissa kokeissa johtuivat todennäköisesti siitä, että puna-apila sopeutuu hyvin paikallisesti. Apilakannan hyvä talvenkestävyys omalla kotiseudullaan saattaa johtua sen kestävydestä alueen yleisimpiä apilamätäkantoja kohtaan, ja vieraalle alueelle siirrettynä se voi menettää kokonaan kestävyytensä apilamätäsienen kantojen ollessa erilaisia. Apilamädän tuhoihin vaikuttavat myös olennaisesti syyskauden sääolot ja talven ja kevään lumitilanne ja säät. (YLIMÄKI 1969.) Talvehtimistä kokeissa heikensivät myös pakkas-, jää- ja roustevauriot. Pohjoissuomalaiset kannat eivät siten talvehdi Etelä-Suomessa välttämättä paremmin tai edes yhtä hyvin kuin kotiseudullaan, vaikka lyhyempi päivä saattaisikin parantaa niiden talvehtimisedellytyksiä. RAVANTTI (1965) totesi-kin useimpien paikalliskantojen lopettavan kasvunsa syksyllä Tammistoa aikaisemmin.

Pohjoissuomalaisten kantojen satoisuutta saattoi Etelä-Suomen oloissa ainakin osittain alentaa heikentynyt jälkikasvu, sillä JULENin (1977, 1978) mukaan pohjoisruotsalaisten lajikkeiden sato aleni, jos niitä viljeltiin omaa alkuperäseutuaan etelämmässä. Erityisesti aleni odelmasato. ÅKERBERGIN (1974) mukaan esim.

Bjursele-paikallislajike on sopeutunut erityisen hyvin pohjoisen oloihin, ja sen sato kärsii etelämpänä viljeltäessä. Myös Suomessa se on virallisissa lajikekokeissa v. 1976 - 1983 menestynyt viljelyvyöhykkeillä 1 ja 2 heikoimmin suhteessa muihin puna-apilalajikkeisiin (MUSTONEN ym. 1984).

RAVANTTI (1960, 1961, 1965, 1980) ei esitä puna-apilakantojen satoja niittokerroittain eriteltynä. RAVANTTI(1960) esittää jälkikasvuprosentit eräistä kokeista. Pohjoissuomalaiset Tyhtilän, Haapaniemen ja Kangaskorhon puna-apilakannat olivat Anttilassa huomattavasti Tammistoa heikkosatoisempia, ja niiden jälkikasvu-% oli jonkinverran Tammiston arvoa alhaisempi: Tammisto 36,2 %, Tyhtilä 28,0 % ja Kangaskorho 27,9 %. Erikseen odelmasatoa ja pääsatoa ei esitetä. Toisen nurmivuoden tuloksia ei esitetä. Myös PAATELAN (1962) aineistossa pohjoisimpien paikalliskantojen odelmasadot olivat Viikissä Tammiston satoa alhaisemmat.

Kaikki edellä selostetut vertailut on tehty yksipuolisesti Etelä-Suomessa, ja verrannelajike Tammiston puna-apila sekä eteläsuomalainen aineisto ovat olleet paikalliskantojen enemmistöä edullisemmassa asemassa. Vertailu ei anna minkäänlaista kuvaa paikalliskantojen viljelyarvosta niiden omalla kotiseudulla. Päivänpituuseron lisäksi esim. viljelyolojen erot rannikolla ja sisämaassa vaikuttavat puna-apilakantojen menestymiseen, mm. talvehtimiseen. RAVANTIN (1965) mukaan vieraissa oloissa parhaiten menestyneiden paikalliskantojen sopeutumiskyky on laaja.

3.5.2. Pohjois-Suomen kokeet

Puna-apilan paikalliskantoja on hyvin vähän testattu muualla kuin Etelä-Suomessa. ANTTISEN (1955, 1959) mukaan Pohjois-Pohjanmaan koeaseman kokeissa on ollut 28 puna-apilakantaa. Koska samoja kantoja ei jatkuvasti saatu kokeisiin siemenen puutteen vuoksi, aineisto oli epäyhtenäinen ja julkaisukelpoisia tuloksia kertyi vähän. Apila kasvoi 1930- ja 1940-lukujen kokeissa seoksena timotein kanssa, ja koska kasvilajikoostumusta ei ruuduilta määritetty ja siemenen puhtaus vaihteli, satoja ei voitu verrata keskenään. Anttinen esittää tuloksia v. 1951 - 1958 sellaisista

kannoista, joiden tulokset ovat vähintään neljältä vuodelta. Kokeet korjattiin kuivaksi heinäksi, odelmasatoa ei korjattu. Kaikki puna-apilakannat olivat Tammistoa satoisampia tai sen veroisia. Tilastollisesti merkitseviä olivat satoerot vain Tammiston ja Mähylän ja Tammiston ja Tyhtilän välillä.

Taulukko 2. Paikalliskantakokeiden tuloksia Pohjois-Pohjanmaan koeasemalla. (ANTTINEN 1955, 1959.)

Kanta	Kotipaikka	Koevuosia	Sadon suhdeluku
Tammisto		8	100
Haapaniemi	Siikajoki	8	109
Tyhtilä	Nivala	8	112
Joensuu	Pattijoki	5	107
Mähylä	Muhos	4	118
Tervonen	Sotkamo	4	111

	1. nurmivuosi	2. nurmivuosi	keskimäärin
Tammisto	100 (5)	100 (3)	100 (8)
paik.kannat	108 (17)	123 (12)	111 (29)

Suluissa koevuosien lukumäärä

Paikalliskantojen paremmuus korostui toisen vuoden nurmessa, mikä osoitti niiden säilyneen Tammistoa paremmin talven yli. Se, että odelmasatoa ei korjattu, korosti varsinkin toisen vuoden satoeroja, sillä Tammiston mahdollisesti parempi jälkikasvu paikalliskantoihin verrattuna olisi saattanut parantaa sen asemaa satovertailussa. JULENin (1977, 1978) mukaan 2. nurmivuoden 1. sato osoittaa puna-apilan kestävyttä, joten paikalliskannat olivat ilmeisesti Tammistoa kestävämpiä. Anttinen suosittelee hyviksi ja kestäviksi todettujen paikalliskantojen viljelyä.

Peräpohjolan koeasemalla Apukassa Haapaniemen kanta oli 8 % Tammistoa satoisampi. Kokeissa oli muitakin yhtä kestäviä ja satoi-

sia pohjoissuomalaisia puna-apilakantoja, mutta vain niin lyhyitä ajanjaksoja, ettei niistä esitetä tuloksia. (ISOTALO 1959.) Haapaniemen puna-apilan havaittiin menestyvän niin hyvin, että sitä suositeltiin Pohjois-Suomen yleislajikkeeksi ja siitä ryhdyttiin tekemään siemenviljelysopimuksia (RAJALA 1960).

3.6. Paikalliskantojen nykytilanteesta

Pohjoismaissa jalosteet syrjäyttivät paikalliskannat viime vuosisadan lopussa ja tämän vuosisadan alussa. Viljelystä hävisivät lähes täysin esim. viljakasvien maatiaiskannat. Erityisesti viljelyn raja-alueilla pitkällisen valinnan tuloksena syntynyt sopeutunut kasviaineisto on arvokasta. Suurin osa viljelykasveistamme on huomattavasti eteläisempää alkuperää ja sen takia ne ovat kokeneet erittäin ankaran karsinnan sopeutuessaan pitkään päiväämme ja lyhyeen kasvukauteemme. (TIGERSTEDT 1978.)

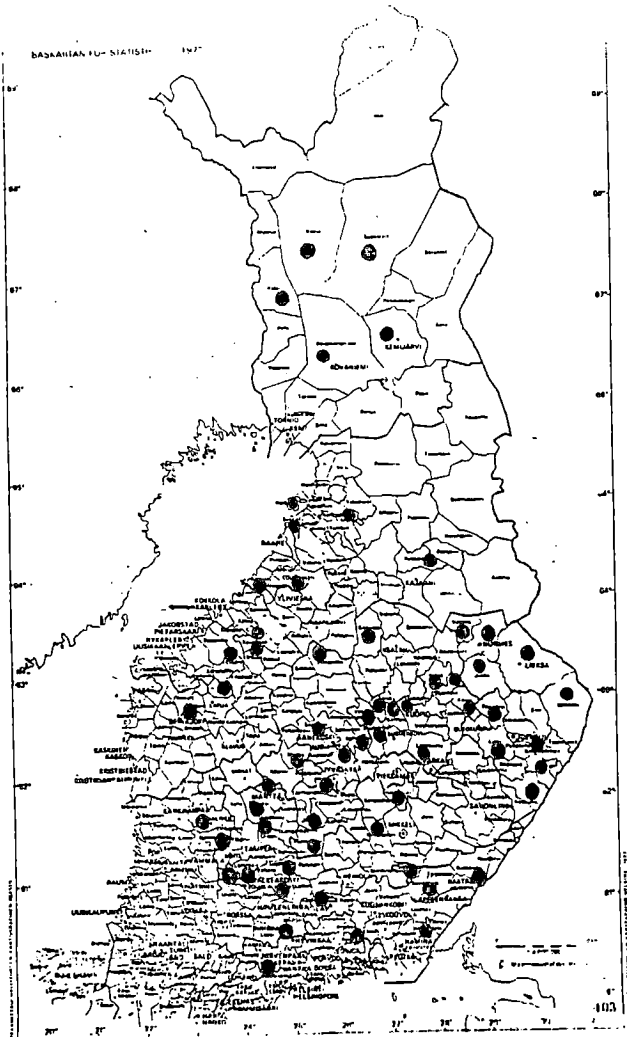
Puna-apilan menestymistä suomalaisilla maatiloilla selvittäneessä tutkimuksessa kävi ilmi, että erot puna-apilalajikkeiden ja paikalliskantojen säilyvyydessä maatiloilla olivat tilastollisesti merkitsevät. Puna-apilalajikkeet säilyivät nurmessa selvästi lyhyemmän ajan kuin paikalliskannat. Paikalliskannaksi luokiteltiin kanta, jota oli viljelty samalla tilalla yli 20 vuotta. Tutkimukseen osallistuneista puna-apilaa viljelevistä tiloista 40 % tuotti itse tarvitsemansa siemenen, ja 58 %:lla näistä tiloista omaa siementä oli käytetty yli 20 v. Eritä apilakantoja oli viljelty yli 60 v. samalla tilalla. Kun omaa siementä oli tilalla viljelty yli 20 v., apila säilyi nurmessa yli kolme vuotta 80 %:lla tiloista. Ostosiemenellä perustetut nurmet säilyivät yli kolmivuotiseksi vain 40 %:lla tiloista. Suurinta osaa apilakannoista viljeltiin vain kyseisellä tilalla. Muutamilla kannoilla oli paikallista merkitystä, ja tunnetuin niistä oli Haapaniemen kanta. (PULLI ja TURTOLA 1983.)

Pohjoismainen geenipankki keräsi Suomessa peltoviljelykasvien paikalliskanta-aineistoa v. 1979 - 1984, jolloin puna-apilakantoja löytyi maastamme 91 kappaletta. Ruotsissa arvokkaimpia puna-apilakantoja kerättiin jo v. 1953, kun havaittiin niiden häviävän jalosteiden yleistyessä (BINGEFORS ja ÅKERBERG 1961).

Meillä niitä hävisi runsaasti 1960- ja 1970-luvuilla, eikä esim. Lounais-Suomesta ja ruotsinkieliseltä Pohjanmaalta puna-apilakantoja enää juuri löytynyt.

Myös jalostetut lajikkeet vuodesta toiseen samoissa oloissa viljeltyinä alkavat sopeutua. Ristisiittoisilla kasveilla se käy itsesiittoisia nopeammin. (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1963, ERKAMO 1981.) PULLIN ja TURTOLAN (1983) mukaan kotoinen siemen, jota oli viljelty samalla tilalla alle 20 v. oli viljelyarvoltaan lähempänä yli 20 vuotta tilalla viljeltyä siementä ja parempaa kuin osto-siemen. Ruotsissa Merkur-lajike sopeutui jo neljän sukupolven aikana paikallisiin oloihin. (UMÆRUS ja ÅKERBERG 1963).

Kuva 10. Pohjoismaisen geenipankin v. 1979 - 1984 keräämät paikalliskannat. Pisteellä on merkitty kukin paikkakunta, josta puna-apilakanta/kantoja saatiin geenipankin kokoelmiin. (GEENIPANKIN AINEISTO)



KIRJALLISUUS

- ALLARD, R.W. 1970. Population Structure and Sampling Methods. Genetic Resources in Plants - Their Exploration and Conservation. IBP-Handbook no. 11. s. 97-117. Oxford and Edinburgh.
- ANON. 1984. Maatalouden tutkimuskeskus. Kasvinjalostusosasto. Tutkimustuloksia vuodelta 1984. Osa 2. 92 s.
- ANTTINEN, O. 1955. Puna-apilan pohjoissuomalaiset paikalliskannat koetulosten valossa. Maaviesti 1955,3: 9-10.
- 1959. Pohjois-Suomen puna-apilakannoista. Maatal. ja Koetoin. 13: 129-132.
- ANTONOVICS, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. Heredity 23: 219-238.
- & BRADSHAW, A. D. & TURNER, R. G. 1971. Heavy Metal Tolerance in Plants. Adv. Ecol. Res. 7: 1-85.
- ARRHENIUS, J. 1882. Suomalainen Siemenviljelijä ja Siemenkokooja. Maanviljelyskirjasto 7: 1-72.
- ASHTON, J. L. & BRADSHAW, A. D. 1966. Evolution in closely adjacent plant populations. II. Agrostis stolonifera in maritime habitats. Heredity 21: 649-664.
- BENNETT, E. 1970. Adaptation in Wild and Cultivated Plant Populations. Genetic Resources in Plants - Their Exploration and Conservation. IBP Handbook no. 11. s. 115-129. Oxford and Edinburgh.
- BINGEFÅRS, S. & ÅKERBERG, E. 1981. Swedish land-races of red clover. Euphytica 10: 147-151.
- BLOMEYER, A. 1889. Die Kultur der landwirtschaftlichen Nutzpflanzen I. Leipzig 1889. (Ref. Julen, G. 1959.)
- BRAAKHEKKE, W. G. 1980. On Coexistence - a causal approach to diversity and stability in grassland vegetation. Agricultural Res. Rep. 902. Wageningen.
- BRADSHAW, A. D., McNEILLY, T. S. & GREGORY, R. P. G. 1965. Industrialization, evolution and the development of heavy metal tolerance in plants. Brit. Ecol. Soc. Symp. 5: 327-343.
- 1971. Plant Evolution in Extreme Environments. Ecological Genetics and Evolution. s. 20-50. Oxford and Edinburgh.
- 1972. Some of the Evolutionary Consequences of Being a Plant. Evolutionary Biology 5: 25-47.

- 1975. Population Structure and the effects of isolation and selection. *Group Genetic Resources for Today and Tomorrow*. IBP 2. s. 37-51. Cambridge.
- BRIGGS, D. & WALTERS, S. M. 1969. *Plant Variation and Evolution*. 256 s. London.
- CARSON, H. L. 1957. The species as a field of gene recombination. *The Species Problem*. American Association for the Advancement of Science. (Ref. Grant, V. 1975.)
- CHAPIN, F. S. 1983. Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus. *Plant and Soil* 72: 283-287.
- CLARK, R. B. 1983. Plant genotype difference in the uptake, translocation, accumulation and use of mineral elements required for plant growth. *Plant and Soil* 72: 283-287.
- COOPER, J. P. 1964. Climatic variation in forage grasses. I. Leaf development in climatic races of Lolium and Dactylis. *J. Appl. Ecol.* 1: 45-61.
- 1965. *The Evolution of Forage Grasses and Legumes*. Essays on Crop Plant Evolution. s. 142-165. Cambridge.
- CROSSLEY, G. K. & BRADSHAW, A. D. 1968. Differences in response to mineral nutrients of populations of rvegrass, Lolium perenne L. and orchardgrass, Dactylis glomerata L. *Crop Science* 8: 383-387.
- DORST, J. C. 1957. Adaptation. *Euphytica* 6: 247-254.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H. 1969. Differentiation in populations. *Science* 165: 1228-1231.
- ERIKSSON, G. 1912. Apilan ja Timotein Siemenviljelys. Suomen oloihin sovelletut J.O. Sauli. 67 s. Helsinki.
- ERKAMO, M. 1981. Maatiaislajikkeet pankkiin. *Pellervo* 1981,3: 40-43.
- Maatiaislajikkeet katoamassa. *Suomen Luonto* 41,6-7: 26-29.
- EVANS, A. M. 1976. Clovers. *Evolution of Crop Plants*. (ed. Simmonds, N.W.) s. 175-179. London and New York.
- EVANS, D. R., HILL, J. & WILLIAMS, T. A. 1982. Co-adaptation in rye-grass/white clover mixtures. *Welsh Pl. Breed. Sta. Ann. Rep.* 1982: 45-48.
- EVANS, L. T. & DUNSTONE, R. L. 1970. Some physiological aspects of evolution in wheat. *Austr. J. biol. Sci.* 23: 725-741.
- EVANS, L. T. 1977. Physiological adaptation to performance as crop plants. *The Early History of Agriculture*. A Joint Symposium of The Royal Society and The British Academy s. 71-83. Oxford.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der 1966. *The Principles of Pollination Ecology*. 248 s. Toronto, Oxford, London, Edinburgh, New York, Paris, Braunschweig.

- FERGUS, E. N. & HOLLOWELL, E. A. 1960. Red clover. *Advances in Agronomy* 12: 365-436.
- GEENIPANKIN AINEISTO 1985. Atk-listaus Pohjoismaiden geenipankkiin Suomesta kerätyistä puna-apilakannoista.
- GRANT, V. 1958. The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23: 337-363.
- 1971. *Plant Speciation*. 435 s. New York and London.
 - 1975. *Genetics of Flowering Plants*. 514 s. New York and London.
- GROTFELT, G. 1922. Eri peltokasvien viljelys. Suomalainen peltokasviviljelys 2. Maatalouden tietokirja. 517 s. Helsinki.
- HALKKA, O. 1973. Populaatiogenetiikan peruskurssi. 89 s. Helsinki.
- HARLAN, J. R., WET, J. M. J. de & PRINCE, E. G. 1973. Comparative evolution of cereals. *Evolution* 27: 311-325.
- HARLAN, J. R. 1975. *Crops and Man*. 295 s. Madison, Wisconsin.
- HARPER, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. 892 s. London, New York, San Francisco.
- ISOTALO, A. 1959. Apilakokeiden tuloksista Perä-Pohjolan koeasemalla. *Maatal. ja Koetoim.* 13: 133-138.
- JAIN, S. K. & BRADSHAW, A. D. 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity* 21: 407-441.
- JAMALAINEN, E. A. 1978. Peltokasvien talvehtiminen Suomessa. *J. Scient. Agric. Soc. Finl.* 50: 468-519.
- JONES, D. A. & WILKINS, D. A. 1971. *Variation and Adaptation in Plant Species*. 184 s. London.
- JOY, P. 1981. Maatiainen vai jaloste. *Saroilta* 1981,5: 24-25.
- & LAITINEN, A. 1980. Yhteensopeutuvuus puna-apilan ja timotein jalostustavoitteena. Hankkijan kasvinjalostuslaitos. Siemenjulkaisu 1980. s. 151-157.
- JULEN, G. 1959. Rotklee, *Trifolium pratense* L. *Handbuch der Pflanzenzucht* 4: 242-305. Berlin und Hamburg.
- 1974. Kan uthålligare rödklöversorter för södra Sverige förväntas? *Svensk Frötidning* 44,2: 21-24.
 - 1977. Rödklövernens dagslängdsreaktion och dess betydelse för sorternas utberedningsområden. *Sver. Utsädesför. Tidskr.* 87: 343-361.
 - 1978. Rödklövernens odlingsvärde i olika områden. *Svensk Frötidning* 46,1: 7-9.

- JUNBACK, C-G. 1978. Bevarandet av jordbruks- och trädgårdsväxter Nordiskt symposium om genbanker och andra former för bevarande av genetiska naturresurser. Hanaholmen. Finland s. 16-28.
- KANGASMÄKI, T. & KAUPPILA, R. 1980. Seiväskuivatuksella suurin siemensato. Pellervo 81,11: 32-34.
- KARATAGLIS, S. S. 1980. Selective adaptation to copper of populations of Agrostis tenuis and Festuca rubra (Poaceae). Pl. Syst. Evol. 134: 215-228.
- KHAN, M. S. I. 1969. The process of evolution of heavy metal tolerance in Agrostis tenuis and other grasses. M.Sc. Thesis University of Wales. (Ref. Bradshaw, A. D. 1971.)
- KIVI, E. & TIGERSTEDT, P. M. A. 1975. Kasvinjalostuksen perusmenetelmät. Moniste. 65 s. Helsinki.
- MCNEILLY, T. 1968. Evolutin in closely adjacent plant populations. III. Agrostis tenuis on a small copper mine. Heredity 23: 205-218.
- & ANTONOVICS, J. 1968. IV. Barriers to gene flow. Heredity 23: 205-218.
- MATHER, K. 1955. Polymorphism as an outcome of disruptive selection. Evolution 9: 52-61. (Ref. Mettler, L. E. & Gregg, T. E. 1969.)
- MELA, T., HUOKUNA, E., KÖYLIJÄRVI, J., RINNE, K., SIMOJOKI, P. & TEITTINEN, P. 1980. Comparisons between Nordic red clover varieties in clovergrass mixtures. Ann. Agric. Fenn. 19: 131-141.
- MERRELL, D. J. 1981. Ecological genetics. 500 s. Longman.
- METTLER, L. E. & GREGG, T. G. 1969. Population Genetics and Evolution. 212 s. Englewood Cliffs, New Jersey.
- MULTAMÄKI, K. 1944. Koetuloksia puna-apilakannoista. Maas. Tulev. 1944,56: 2.
- MUSTONEN, L., PULLI, S., RANTANEN, O. & MATTILA, L. 1984. Virallisten lajikekokeiden tuloksia 1976-1983. Maatalouden tutkimuskeskus. Tiedote 15/84. 202 s.
- NISSINEN, O. 1975a. Katoaako kestävyys. Saroilta 1975,4: 14-15.
- 1975b. Puna-apilaa viljelemään. Saroilta 1975,4: 6.
- 1975c. Hankkijan Venla. Saroilta 1975,4: 6-7.
- & RAININKO, K. 1975. Puna-apila. Hankkijan kasvinjalostuslaitos. Siemenjulkaisu 1975. s. 96-99.
- NÜESCH, B. E. 1960. Untersuchungen an Rotklée-Populationen in Hinblick auf die züchterische Verbesserung des Mattenklees. Landw. J.buch Schw. 79,4: 303-407.

- PAATELA, J. 1962. Characteristics of some diploid and tetraploid varieties of the late red clover Trifolium pratense v. subnudum subvar. serotinum. Acta Agr. Fenn. 99,4: 1-31.
- PARKIN, D. T. 1979. An Introduction to Evolutionary Genetics. 223 s. London.
- POHJAKALLIO, O. 1949. Nurmikasvilajien, -kantojen ja -jalosteiden viljelyarvo Suomessa suoritetuttujen tutkimusten valossa. 38 s. Vammala.
- & SALONEN, A. & ANTILA, S. 1960. Päivänpituuden vaikutukset apilan talvenkestävyyteen. Maatal. ja Koetoim. 14: 104-111.
- PULLI, S. 1982. Nurmikasvit eri viljelyvyöhykkeillä. Koetoim. ja Käyt. 1982,16: 3.
- & TURTOLA, A. 1983. Puna-apilan menestyminen ja viljelytekniikka suomalaisilla maataloilla. Biologisen typensidonnan ja ravinnetyypen hyväksikäytön projekti. Julkaisu 3. SITRA. 159 s. Helsinki.
- RAJALA, K. 1960. Haapaniemen puna-apila - Pohjois-Suomen puna-apilakanta. Pellervo 61,7: 312-313.
- RAVANTTI, S. 1960. Nurmikasvit. Hankkijan kasvinjalostuslaitos. Siemenjulkaisu 1960. s. 95-155.
- 1961. Suomalaisesta puna-apilasta. Maatal. ja Koetoim. 15: 175-184.
- 1965. Suomalaisen puna-apilan paikallismuotojen satoisuudesta ja sen riippuvuudesta eräistä tekijöistä. Acta Agr. Fenn. 107: 272-299.
- 1973. Puna-apilan kotimaisten kauppasiemenerien viljelyarvo Hankkijan kasvinjalostuslaitoksen Anttilan koetilalla vuosina 1962-1966. Lisensiaattityö. 211 s.
- 1980. Winter hardiness and yield of local varieties of Finnish red clover grown in Southern Finland at the Anttila Experimental Farm of the Hankkija Plant Breeding Institute in 1962 - 1966. Ann. Agric. Fenn. 19: 142-155.
- RUSSELL, E. W. 1978. Soil conditions and Plant Growth. 849 s. 10. painos. London and New York.
- SALOHEIMO, L. 1939. Apilan menestymisestä suoviljelyksillä sekä apilakantakokeiden tulokset Suomen Suoviljelysyhdistyksen Karjalan koeasemalla vuosina 1928 - 1938. Suomen Suovilj.yhd. Vuosik. 43: 94-107.
- 1940. Suomen Suoviljelysyhdistyksen koeasemien v:n 1939 koetuloksia II. Karjalan koeasema. Suomen Suovilj.yhd. Vuosik. 44: 76-96.
- SCHOLZ, H. 1975. Grassland evolution in Europe. Taxon 24: 81-90.

- SCHULZE, E. 1957. Photoperiodische Versuche an mehrjährigen Futterpflanzen 1. Mitteilung. Z. Acker- und Pflanzenbau 103: 198-226.
- SIMMONDS, N. W. 1962. Variability in crop plants, its use and conservation. Biol. Rev. of the Cambridge Philosophical Soc. 37: 422-465.
- SIMOLA, E. F. 1923. Puna- ja alsikeapiloiden sadoista ja talvi-kestävyydestä. Suomen Suovilj.yhd. Vuosik. 28,2: 176-183.
- 1924. Maanviljelystaloudellisen koelaitoksen kasvinviljelysoston apilakokeet v. 1919 - 1923. Maatalouskoelaitos. Tie-teellisiä julkaisuja no. 24.
- SNAYDON, R. W. 1962. The growth and competitive ability of contrasting natural populations of Trifolium repens L. on calcareous and acid soils. J. Ecol. 50: 439-447.
- & BRADSHAW, A. D. 1962. Differences between natural populations of Trifolium repens L. in response to mineral nutrients. I. Phosphate. J. Exp. Bot. 13: 422-434.
- & BRADSHAW, A. D. 1969. II. Calcium, magnesium and potassium. J. Appl. Ecol. 6: 185-202.
- 1970. Rapid population differentiation in a mosaic environment. I. The response of Anthoxanthum odoratum populations to soils. Evolution 24: 257-269.
- 1971. An analysis of competition between plants of Trifolium repens L. populations collected from contrasting soils. J. Appl. Ecol. 8: 687-697.
- SORSA, V., MÄKELÄ, P., SORSA, M., LEISTI, J. & SALKINOJA-SALONEN, M. 1979. Perinnöllisyys. 191 s. Porvoo.
- SUURONEN, V. 1912. Apila- ja heinäkasvien siemenen alkuperän merkityksestä. Keskusosuusliike Hankkija. Siemenjulkaisu 1912 s. 29-34.
- 1914. Hankkijan apilan alkuperäkokeet. Keskusosuusliike Hankkija. Siemenjulkaisu 1914 s. 29-34.
- TANASCH, L. 1979. Untersuchungen über die photoperiodische Reaktion des Rotklee (Trifolium pratense L.). I. Einfluss der Tageslänge auf die Ertragsmerkmale. Bodenkultur 30: 181-196.
- & EDELBAUER, A. 1979. II. Einfluss der Tageslänge auf den Mineralstoffgehalt. Bodenkultur 30: 225-233.
- TIGERSTEDT, P. M. A. 1978. Genbanksbegreppet och begreppet genetisk konservering. Nordiskt symposium om genbanker och andra former för bevarande av genetiska naturresurser. Hanaholmen. Finland. s. 10-15.
- TURKINGTON, R. A. 1975. Relationships between neighbours among species of permanent grassland. Ph.D. thesis. University of Wales. (Ref. Harper, J. L. 1977.)
- 1979. Neighbour relationships in grass-legume communities. IV.

- Fine-scale biotic differentiation. Can. J. Bot. 57: 2711-2716.
- & HARPER, J. L. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of Trifolium repens in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation. J. Ecol. 67: 245-254.
- UMÆRUS, M. & ÅKERBERG, E. 1959. Till frågan om typ- och stambeckning hos rödklöver. Sver. Utsädesför. Tidskr. 69: 111-126.
- & ÅKERBERG, E. 1963. Natural selection as a breeding method in red clover. Recent Plant Breeding Research. Svalöf 1946-1961. s. 31-47. Uppsala 1963.
- 1963a. Chemical composition, flowering and morphological development of red clover under photoperiodic treatments and at different latitudes. Acta Agric. Scand. 13: 17-63.
- 1963b. The influence of photoperiod treatment on the overwintering of red clover. Z. für Pflanzenbau 50: 167-193.
- UNAN, L. & EDELBAUER, A. 1980. Untersuchungen über die photoperiodische Reaktion des Rotklee (Trifolium pratense L.) III. Auswirkungen der zweiten Zeitstufe und der Tageslänge auf den Mineralstoffgehalt in Blättern und Stengeln. Bodenkultur 31: 298-312.
- WALLE, O. 1929. Maamme nurmikasvien jalostustyön tehtävistä. Suomen Laidunyhä. Julk. 1: 60-70.
- WALLEY, K. A., KHAN, M. S. I. & BRADSHAW, A. D. 1974. The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. I. Copper and zinc tolerance in Agrostis tenuis. Heredity 32: 309-319.
- WET, J. M. J. de & HARLAN, J. R. 1975. Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. Econ. Bot. 29: 99-107.
- 1979. Principles of evolution and cereal domestication. Proceedings of the Conference Broadening the Genetic Base of Crops. Wageningen. s 269-270.
- WEXELSEN, H. 1937a. Undersøkelser over norsk rødkløver. Stammeundersøkelser. Tidsskr. Norske Landbr. 44: 41-66.
- 1937b. Undersøkelser over norsk rødkløver. Variasjonen innefor stammene. Tidsskr. Norske Landbr. 44: 135-149, 161-183.
- 1965. Studies on wildgrowing populations of red clover (Trifolium pratense). Suom. Maatal.tiet. Seur. Julk. 107: 30-43.
- YLIMÄKI, A. 1969. Apilamätä apilan talvehtimisen heikentäjänä Suomessa. J. Scient. Agric. Soc. Finl. 41: 222-242.
- ZEVEN, A. C. & ZHUKOVSKY, P. M. 1975. Dictionary of cultivated plants and their centers of diversity. 219 s. Wageningen.

ÅKERBERG, E. & JULEN, G. 1946. Vårt svenska rödklövermaterial i belysning av utförda stamförsök. K. Landbruksakad. Tidskr. 85: 541-583. (Ref. Åkerberg, E 1974.)

- 1974. Red clover - an interesting species for genecological studies. Hereditas 77: 177-182.

MAATALOUDEN TUTKIMUSKESKUKSEN TIEDOTTEET

1983

1. Maatalouden tutkimuskeskuksen yksiköiden tiedotteet 1975-1982. 48 p.
2. KONTTURI, M. Mallasohra - kirjallisuuskatsaus. 42 p.
3. NORDLUND, A. & ESALA, M. Maatalouden sääpalvelut ulkomailla. Kirjallisuustutkimus. 66 p.
4. MUSTONEN, L., PULLI, S., RANTANEN, O. & MATTILA, L. Virallisten lajikekokeiden tuloksia 1975-1982. 186 p. + 4 liitettä.
5. SUONURMI-RASI, R. & HUOKUNA, E. Kaliumin lannoitustason ja -tavan vaikutus tuorerehunurmien satoihin ja maiden K-pitoisuuksiin. 13 p. + 8 liitettä.
6. KEMPPAINEN, E. & HEIMO, M. Förbättring av stallgödselns utnyttjande. Litteraturöversikt. 81 p.
7. MULTAMÄKI, K. & KASEVA, A. Kotimaiset lajikkeet. 10 p.
8. LÖFSTRÖM, I. Kasvien sisältämät aineet tuholaistorjunnassa. 26 p.
9. HEIKINHEIMO, O. Kirvojen preparointi ja määritys. 67 p. + 12 liitettä.
10. SAARELA, I. Soklin fosforimalmi fosforilannoitteena. p. 1-13. Humuspitoiset lannoitteet. p. 14-20.
11. YLÄRANTA, T. Jordanalysetoder i de nordiska länderna. 13 p.
12. LUOMA, S. & HAKKOLA, H. Avomaan vihanneskasvien lajikekokeiden tuloksia vuosilta 1979-82. 21 p.
13. KIVISAARI, S. & LARPES, G. Kylvöajankohdan vaikutus kevätvehnän, ohran ja kauran satoon 10-vuotiskautena 1970-1979 Tikkurilassa. 54 p.
14. ERVIÖ, R. Maaperäkarttaselitys. ESPOO - INKOO. 26 p.
15. BREMER, K. Ydinkasvien tuottaminen kasvisolukkoviljelyyn avulla. 63 p.

1984

1. Tiivistelmät eräistä MTTK :n julkaisuista 1983. 74 p.
2. ESALA, M. & LARPES, G. Kevätviljojen sijoituslannoitus savimailla. 35 p.
3. ETTALA, E. Ayrshire-, friisiläis- ja suomenkarjalehmien vertailu kotoisilla rehuilla. 7 p. + 18 liitettä.

4. LUOMA, S. & HAKKOLA, H. Keräkaalin lajikekokeiden tuloksia vuosilta 1975-83. 22 p.
5. KURKI, L. Tomaattilajikkeet ja hiilidioksidin lisäys. Kasvihuonetomaatin viljelylämpötiloista. Kasvihuonekurkun tuentamenetelmien vertailua. Sijoituslannoitus ja kasvualustan ilmastus kasvihuonekurkulla ja tomaattilla. 21 p.
6. VUJORINEN, M. Italianraiheinä ja viljat tuorerehuna. 17 p.
7. ANISZEWSKI, T. Lupiini viherlannoituskasvina. Arviointeja esikokeiden ja kirjallisuuden pohjalta. 11 p.
8. HUOKUNA, E. & HAKKOLA, H. Koiranheinän ja timotein kasvu ja rehuarvon muutokset säilörehuasteella. 54 p.
9. VALMARI, A. Roudan kehittymisen tilastollinen malli. 33 p.
10. HAKKOLA, H. Kuonakalkituskokeiden tuloksia 1978-83. 42 p.
11. SIPPOLA, J. & SAARELA, I. Eräät maa-analyysimenetelmät fosforilannoitustarpeen ilmaisijoina. 20 p.
12. RAVANTTI, S. Terhi-punanata. 37 p.
13. URVAS, L. & HYVÄRINEN, S. Kolme ravinnesuhdetta Suomen maalajeissa. 10 p.
14. ANSALEHTO, A., ELOMAA, E., ESALA, M., KERSALO, J. & NORDLUND, A. Maatalouden sääpalvelukokeilu kesällä 1983. 101 p.
15. MUSTONEN, L., PULLI, S., RANTANEN, O. & MATTILA, L. Virallisten lajikekokeiden tuloksia 1976-1983. 202 p. + 4 liitettä.
16. JUNNILA, S. Ympäristötekijöiden vaikutus herbisidien käyttäytymiseen maassa. Kirjallisuustutkimus. 15 p. + 4 liitettä.
17. PESSALA, R., HAKKOLA, H. & VALMARI, A. Kylvöajan merkitys porkkanan viljelyssä. 22 p.
18. NISULA, H. Uusimpia tuloksia Ruukin lihanautakokeista. 39 p.
19. SAARELA, I. Kevätöljykasvien boorilannoitus. 122 p. + 2 liitettä.
20. URVAS, L. Maaperäkarttaselitys. PORI - HARJAVALTA. 28 p. + 14 liitettä.
21. LEHTINEN, S. Avomaavihannesten lannoitus- ja kastelukokeet 1978-1983. 62 p. + 17 liitettä.
22. ANISZEWSKI, T. & SIMOJOKI, P. Rikkakasvien siementen määrä ja elinvoima eräillä MTTK:n kiertokoealueilla. Kirjallisuustutkimus ja MTTK:n kolmen tutkimusaseman näytteiden analyysi. p. 1-38.
- PALDANIUS, E. & SIMOJOKI, P. Rikkakasvien siementen määrä ja elinvoima Satakunnan ja Etelä-Pohjanmaan tutkimusasemien maanäytteissä. p. 39-56.

23. RINNE, S-L. & SIPPOLA, J. Maatalouden jätteen kompostointi. 52 p.
I Typpi - ja fosforilisä oljen kompostoinnissa
II Maatalouden jätteet kompostin raaka-aineina
III Kompostin arvo lannoitteena

1985

1. Tiivistelmiä MTTK:n tutkimuksista ja julkaisuista 1984. 67 p.
2. ANSALEHTO, A., ELOMAA, E., ESALA, M., NORLUND, A. & PILLI-SIHVOLA, Y. Maatalouden sääpalvelukokeilu kesällä 1984. 127 p.
3. ETTALA, E. Säilörehu Maatalouden tutkimuskeskuksen lypsykarjakokeissa 1970 - luvulla. 270 p.
4. ETTALA, E. Laidun lypsykarjaruokinnassa. 220 p.
5. TUORI, M. & NISULA, H. Ruokintarutiinien merkitys naudoilla. Kirjallisuustutkimus. 38 p.
6. TURTOLO, E. & JAAKKOLA, A. Viljelykasvin ja lannoitustason vaikutus typen ja fosforin huuhtoutumiseen savimaasta. 43 p.
7. AURA, E. Avomaan vihannesten veden ja typen tarve. Nitrogen and water requirements for carrot, beetroot, onion and cabbage. 61 p.
8. Puutarhaosaston tutkimustuloksia. Taimitarha ja dendrologia. 94 p.
9. KEMPPAINEN, E. Kuivikkeen vaikutus lannan arvoon. Kuivikkeiden ammoniakki sitomiskyky. 25 p.
10. JAAKKOLA, A., HAKKOLA, H., HIIVOLA, S-L., JÄRVI, A., KÖYLIJÄRVI, J. & VUORINEN, M. Terästeollisuuden kuonat kalkitusaineina. 44 p.
11. JAAKKOLA, A., ETTALA, E., HAKKOLA, H., HEIKKILÄ, R. & VUORINEN, M. Siilinjärven kalkki kalkitusaineena. 53 p.
12. TAKALA, M. Asumajätevesien imeyttäminen maahan ja energiapajun viljely imeytyskentällä. 36 p.
13. JOKINEN, R. & HYVÄRINEN, S. Eri maalajien magnesiumpitoisuus ja sen vaikutus ravinnesuhteisiin Ca/Mg ja Mg/K. 15 p.
14. JUNNILA, S. Rikkakasvien siementen itämislepo. Kirjallisuuskatsaus. 29 p.
15. MÄKELÄ, K. Talven aikana kuolleiden ryhmäruusujen versoissa esiintyvä sienilajisto vuosina 1976-1982. 13 p. + 8 liitettä.

17. SÄKÖ, J. Maatalouden tutkimuskeskuksen puutarhaosastolla Piikkiössä kokeillut ja kokeiltavana olevat omenalajikkeet.
Perusrungon merkitys omenapuiden talvehtimisessä 1983-84.
SÄKÖ, J. & LAURINEN, E. Omenapuiden harjuistutus.
HIIRSALMI, H. & SÄKÖ, J. Mansikan jalostus johtanut tulokseen.
18. ETTALA, E., SUVITIE, M., VIRTANEN, E., PITKÄNEN, T., ZITTING, M., NÄSI, M., TUOMIKOSKI, T. & NISKANEN, M. Metsä- ja maatalouden sivutuotteet lihamullien rehuna. 51 p.
19. MANNER, R. & AALTONEN, T. Pitko-syysvehnä. 6 p. + 27 liitettä.
20. MANNER, R. & AALTONEN, T. Kartano-syysruis. 5 p. + 13 liitettä.
21. ANISZEWSKI, T. Lupiini viljelykasvina. 134 p.
22. HUOKUNA, E., JÄRVI, A., RINNE, K. & TALVITIE, H. Nurmipalkokasvit puhtaana kasvustona ja heinäseoksena. p. 1-12.
HUOKUNA, E. Apilan pahkahomeen esiintymisestä. p. 13-20.
HUOKUNA, E. & HÄKKINEN, S. Englanninraiheinä säilörehunurmista p. 21-26.
23. VIRKKUNEN, H., KOMMERI, M., LARPES, E., MICORDIA, A. & LAMPILA, M.
Eri säilöntäaineet esikuivatun ja tuoreen säilörehun valmistuksessa sekä kiinteä ja nouseva väkirehun annostus mullien kasvatuksessa. p. 1-32.
VIRKKUNEN, H., KOMMERI, M., SORMUNEN-CRISTIAN, R. & LAMPILA, M.
Eri säilöntäaineet nurmirehun säilönnässä. p. 33-45.
24. RISSANEN, H., ETTALA, E., MELA, T. & MUSTONEN, L. Laitumen sadetuksen ja väkirehujen käytön vaikutus lehmien tuotoksiin. p. 1-21.
RISSANEN, H., KOSSILA, V. & VASARA, A. Urean, Urea-Fosforihappo-Viherjauhoyhdisteen (UPV) ja soiijan vertailu raakavalkuaislähteinä maidontuotantokokeissa lehmillä. p. 22-30.
KOSSILA, V., KOMMERI, M. & RISSANEN, H. Monokalsiumfosfaatti ja ureafosfaatti sekä käsittelemätön olki ja ammoniakilla käsitelty olki mullien ruokinnassa. p. 31-40.
25. KORTET, S. Puna-apilan paikalliskantojen ekologia. 66 p.
26. MEHTO, U. Viljojen rikkakasvien torjunta ilman herbisidejä.
Kirjallisuustutkimus. 77 p.

