

Alkuperän vaikutus puulajin menestymiseen

Seppo Ruotsalainen

Ruotsalainen, S. 2010: Alkuperän vaikutus puulajin menestymiseen. (The importance of provenance for the performance of forest trees). — *Sorbifolia* 41(4): 149–172. ISSN 0359–3568.

The article deals with genetic provenance variation in forest trees. The results of provenance plantations and trials for three tree species are described and Finland's need to acquire new provenances of the species is emphasised.

Geographic variation in forest trees is conditioned by populations' adapting to different parts of the species' distribution area to different conditions in the various growing sites. Usually it is a question of adaptation to the climate. Under Finnish conditions most crucial is adaptation to the length of the growing season and the coldness of the winter.

In the context of forest regeneration, seeds or other propagules collected from an autochthonous stand are called the origin or provenance of that area. If the propagation material is collected from a plantation, seed orchard etc. (either inside or outside the species' distribution area), then the collection site is quoted as the seed source.

In Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) the provenances suitable to Finnish conditions are covered rather well in the experiments. According to current knowledge there is some need for new acquisitions in the northernmost distribution area in British Columbia, close to the most suitable provenances. Of black spruce (*Picea mariana*) there have been cultivations in Finland from all over the distribution area of the species. In northern Finland the most suitable provenances come from the middle of Alaska, but in southern Finland obviously more southern provenances should be used. Eastern Siberian fir (*Abies nephrolepis*), a close relative of Siberian fir (*A. sibirica*), has been rather little cultivated in Finland. The set of provenances planted in Finland covers approximately the whole north-south extent of the distribution area of the species, but all provenances originate quite close to the coast. Possibly hardier provenances could be found from the inland areas of the northern part of the distribution area.

In order to get the best possible result in cultivating exotic tree species, one should use the most suitable provenances. A profound review of provenances of all potential exotic species is clearly called for. The material used in plantings should be documented carefully, otherwise much information will be unavailable in the future. One should also take care that the cultivations can be located and identified in the field.

Seppo Ruotsalainen, *Metsäntutkimuslaitos, Punkaharjun toimipaikka, Finlandiantie 18, 58450 Punkaharju, seppo.ruotsalainen@metla.fi*

Artikkelissani tarkastelen puiden alkupe-
rävaihtelua, sen syitä ja ilmenemistä, sekä
esittelen kolmen eri puulajin avulla esimer-
kinomaisesti alkuperäkokeiden tuloksia ja

pohdin onko käytettävissä olevien alkupe-
rien kattavuudessa puutteita, ja miltä alu-
eilta löytyvät näillä lajeilla Suomen olosuh-
teisiin parhaiten sopivat alkuperät.

Mitä alkuperävaihtelu on?

Metsäpuiden alkuperävaihtelu johtuu lajin levinneisyysalueen eri osista kotoisin olevien puupopulaatioiden ja -yksilöiden sopeutumisen niiden kasvupaikalla vallitseviin olosuhteisiin. Alkuperävaihtelu ilmenee samalla kasvupaikalla kasvatettujen eri populaatioita edustavien puiden erilaisena kasvuna, laatuna tai kestävyyttenä. Vaihtelun takana on yleensä populaatioiden sopeutuminen paikallisiin ilmastolosuhteisiin (Langlet 1959, Eriksson ym. 2006, White ym. 2007).

Maapallon eri ilmastollisia alueita kuvataan kasvien menestymisen kannalta usein ns. bioklimaattisilla kasvillisuusvyöhykkeillä ja -lohkoilla (Hämet-Ahti 1970, Tuhkanen 1984, Hämet-Ahti ym. 1992). Vyöhykkeet ovat likipitään leveysasteiden suuntaisia, maapallon ympäri kiertäviä kaistaleita, jotka määräytyvät pääasiassa lämpöolojen perusteella. Ne jaetaan puolestaan ilmaston kosteuden perusteella suurin piirtein pituusasteiden suuntaisiin mereisyys-mantereisuus -lohkoihin. Rannikon läheisyydessä ilmasto on mereinen, mutta sisämaahan siirryttäessä tullaan yhä mantereisempiin olosuhteisiin. Suomi kuuluu tässä luokittelussa pohjoisimpaan metsää kasvavaan vyöhykkeeseen, eli boreaaliseen vyöhykkeeseen ja sen lievästi mereisiin ja lievästi mantereisiin lohkoihin. Varmimmin meillä menestyviä lajeja löytyy tällaisilta Suomea ilmastollisesti vastaavilta alueilta. Kasvillisuus siis mittaa ilmastollisia tekijöitä kasvien kannalta ja indikoi alueen ilmastoa.

Alkuperien väliset erot ovat yleensä liukuvia (kliinaalisia), mutta levinneisyysalueen ääripäiden välillä erot voivat olla hyvin suuria (Eriksson ym. 2006, White ym. 2007). Kärjistäen voidaan jopa sanoa, että pohjoissuomalainen mänty (*Pinus sylvestris*) ja kuusi (*Picea abies*) muistuttavat enemmän toisiaan kuin eteläisimpiä lajitovereitaan; niillä on nimittäin sellai-

nen yhteinen ominaisuus, että ne Lapissa viljeltyinä säilyvät hengissä, mitä ei voida sanoa kummankaan puulajin eteläisistä alkuperistä. Alkuperällä on siis ratkaiseva merkitys lajin menestymiselle ja kasvuun. Vieraan puulajin menestymisestä Suomesa ei voida tehdä kovin pitkälle meneviä päätelmiä ennen kuin lajin sisäinen alkuperävaihtelu tunnetaan riittävän hyvin. Monet vieraiden puulajien ensimmäiset viljelykokeilut on tehty siemenellä, joka on kerätty helposti saavutettavasta, mutta meidän oloihimme huonosti sopivasta alkuperästä, esimerkiksi rannikkoseuduilta tai vuoristojen alaosista (Ilvessalo 1920).

Kotimaisilla puulajeilla alkuperän merkitys on tunnettu jo kauan, ja se on huomioitu myös metsänhoito-ohjeissa (Anon. 2006). Vieraiden puulajien viljelyssä lajien eksoottisuus voi hämätä, eikä alkuperään välttämättä osata kiinnittää huomiota, vaikka se voi olla jopa tärkeämpi kuin kotimaisilla lajeilla. Kuitenkin alkuperän suuri merkitys myös vieraiden puulajien viljelyssä on tiedetty jo kauan. Mustilan arboretumin perustaja, A. F. Tigerstedt totesi asiasta jo lähes 90 vuotta sitten seuraavasti: ”Pelkään näet, että ellei tähän seikkaan voida aikaansaada muutosta, dendrologian tulevaisuus meidän maassamme siitä kärsii tuntuvaa haittaa. Jos sitä vastoin saadaan oikeaperuista siementä, niin voitaneen, kuten kokeeni näyttävät osoittavan, aikaa myöten saavuttaa hyvinkin arvokkaita tuloksia.” (Tigerstedt 1922).

Tämän kirjoituksen tarkoituksena on kertoa vieraiden puulajien alkuperäkysymyksen merkityksestä ja aihepiiriin kuuluvasta tutkimuksesta sekä saaduista tuloksista. Tarkastelun pohjalta annetaan suosituksia tutkimuksen suuntaamisesta ja vieraslajiviljelmien perustamisesta.

Käsitteitä

Puhuttaessa lajin sisäisestä perinnöllisestä vaihtelusta on käytettävissä monia käsittei-

tä, joiden merkityksestä on oltava selvillä, jotta päästään mahdollisimman yksiselitteiseen ilmaisuun. Seuraava esitys perustuu lähinnä Suomen puu- ja pensaskasvien käsitteistöön (Hämet-Ahti ym. 1992).

Tieteellisessä luokittelussa lajia pienempiä yksiköitä ovat muun muassa alalaji (subspecies, subsp., ssp.) ja tätä alempi taso, muunnos (varietas, var.). Alalajit eroavat toisistaan yleensä usean ominaisuuden suhteen ja niillä on maantieteellisesti erilliset levinneisyysalueet, kun sen sijaan muunnosten väliset erot ovat pienempiä. Esimerkiksi sembramännystä erotetaan kaksi alalajia, alppisembra (*Pinus cembra* ssp. *cembra*) ja siperiansembra (*P. cembra* ssp. *sibirica*). Kontortamännyn maantieteellisessä jaottelussa käytetään puolestaan muunnostasoa. Niinpä siitä erotetaan muun muassa rannikon nimimuunnos (*P. contorta* var. *contorta*) ja meidän ilmastoomme sopiva sisämaan muunnos (*P. contorta* var. *latifolia*). Joskus on tulkinanvaraista, onko kyse lajien välisistä vai sisäisistä eroista, kuten esimerkiksi Venäjällä kasvavien lehtikuusten (*Larix*) tapauksessa.

Edellä kuvattu, kasvitieteellisillä perusteilla tehty lajinsisäinen luokittelu perustuu lähinnä puiden havainnointiin niiden alkuperäisillä kasvupaikoilla (White ym. 2007). Se ei siis välttämättä kerro tarkasteltavien ryhmien välisistä geneettisistä eroista, ei varsinkaan kasvuun ja sopeutumiseen liittyvissä ominaisuuksissa. Kasvitieteellinen luokittelu perustuu yleensä morfologisiin ominaisuuksiin kuten kukan tai kävyn muoto, verson karvaisuus jne., joilla ei ole suurta merkitystä puulajin viljelyn ja kasvatuksen kannalta.

Käytännöllisemmässä lähestymistavassa lajin sisäistä vaihtelua jäsenetään käsitteen **alkuperä** avulla. Alkuperällä tarkoitetaan lajin levinneisyysalueen tietyltä paikkakunnalta peräisin olevaa siementä tai muuta lisäysmateriaalia sekä niistä kasvatettuja puita, joita kutsutaan alkuperä-

paikkakunnan nimellä. Vaikka lisäysmateriaalia olisi kasvatettu useita sukupolvia uudessa ympäristössä, sen alkuperänä säilyy edelleen se luontaisen levinneisyysalueen paikka, mistä materiaali on alun perin saatu. Viljelmää, siemenviljelystä tms. (joko levinneisyysalueella tai sen ulkopuolella), jota käytetään siemenen tai muun lisäysmateriaalin lähteenä, kutsutaan **lisäyslähteeksi**. Lisäksi vanhemmassa kirjallisuudessa esiintyy usein kansainvälinen käsite **provenienssi**, jota on käytetty kahdessa eri merkityksessä tarkoittamaan sekä alkuperää että lisäyslähdetä. Provenienssin sijaan on siis parempi käyttää yksiselitteisempiä suomenkielisiä ilmauksia.

Alkuperä ja lisäyslähde ovat sikäli teknisiä käsitteitä, että ne vain dokumentoivat aineiston historian. Ne eivät siis kerro siitä, onko eri alkuperien välillä geneettisiä eroja vai ei. Mikäli tällaisia eroja on kokeellisesti osoitettavissa, puhutaan lajin sisäisistä maantieteellisistä roduista (White ym. 2007). Toisaalta rotu-käsitettä on käytetty kuvaamaan myös lajin sisäisiä taksonomisia ryhmiä (muunnos ja alalaji) (Hämet-Ahti ym. 1992).

Lajinsisäiset geneettiset muutokset ovat yleensä vähittäisiä, jolloin puhutaan klinaalisesta vaihtelusta. Kliini voidaan osoittaa kerrallaan vain yhdelle ominaisuudelle, joka muuttuu tietyn ympäristötekijän suhteen, vaikkakin samansuuntaista muuntelua on yleensä havaittavissa yhtä aikaa useissa ominaisuuksissa. Jos lajinsisäisessä muuntelussa on selvä epäjatkuvuuskohta, joka ilmenee useissa ominaisuuksissa, voidaan puhua kyseisiin olosuhteisiin sopeutuneesta ekotyypistä (White ym. 2007). Tällainen jyrkempi muutos on usein kytkeytynyt epäyhtenäiseen levinneisyysalueeseen, joka rajoittaa geenivirtaa lajin sisällä. Ekotyypinen vaihtelu johtaa helposti siihen, että lajista erotetaan taksonomisesti erillisiä alalajeja tai muunnoksia. Usein yhden ja saman lajin sisällä tavataan sekä ekotyypistä että

klinaalista vaihtelua. Esimerkiksi douglas-kuusesta erotetaan rannikolla kasvavan rodun (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) lisäksi sisämaan harmaadouglasskuusi (*P. menziesii* var. *glauca*). Harmaadouglasskuusi jakautuu vielä kahteen eri rotuun etelä-pohjoissuunnassa, ja kaikkien näiden rotujen sisällä on klinaalista vaihtelua muun muassa leveysasteen ja korkeuden suhteen (White ym. 2007).

Populaatioissa, joita viljellään useita sukupolvia uusissa olosuhteissa, tapahtuu sopeutumista kyseisiin oloihin, ja niissä voi tapahtua myös alkuperien välistä risteytymistä. Tällöin ei sen paremmin alkuperä kuin lisäyslähdekään sovellu kovin hyvin kuvaamaan tilannetta, vaan paikallisiin olosuhteisiin sopeutumisen tuloksena on syntynyt uusi maataisrotu (land race) (Zobel & Talbert 1984). Ehkä sujuvin suomenno maataisrodulle olisi metsäpuiden yhteydessä (viljely)**kanta**. Suomessa vieraiden puulajien viljelyssä ei ole vielä edetty niin monen sukupolven päähän, että tämä kysymys olisi tullut kovin ajankohtaiseksi. Lähimpänä tätä tilannetta ollaan varmaankin siperianlehtikuusella (*L. sibirica*), jonka Raivolän viljelykseen perustuvaa materiaalia on käytetty metsänviljelyssä jo useiden puusukupolvien ajan eri puolilla Suomea. Raivolaa ei voi nimittää alkuperäksi, koska se on jo itsesään viljelmä. Toisaalta, koska nykyään viljelyksessä käytettävää materiaalia ei ole kerätty suoraan Raivolasta, vaan sen eri puolilla Suomea kasvavista ensimmäisen tai useamman polven jälkeläisistä, voisi olla selkeintä puhua esimerkiksi Raivolän eteläisestä kannasta, Raivolän pohjoisesta kannasta jne. sen mukaan, mistä päin Suomea viljeltävä aineisto on kerätty.

Eräs selvä näyttö suhteellisen nopeasta paikallisolosuhteisiin sopeutumisen tuottamasta kasvun parantumisesta on saatu kontortamännillä, jonka eteläsuomalaisessa alkuperäkokeessa Suomesta kerätty toisen polven materiaali oli kasvultaan pa-

rempaa kuin alkuperältään vastaava Kanadasta tuotu materiaali (Hahl 1978).

Kuten aiemmin on jo todettu, alkuperävaihtelu on osittain kasvitieteellisestä (taksonomisesta) jaottelusta riippumaton. Alkuperävaihteluun voi sisältyä myös alalajien tai muunnosten välistä vaihtelua, tai sitten se voi olla puhtaasti yhden tällaisen yksikön sisäistä vaihtelua. Alkuperävaihtelussa merkityksellisiä ovat alkuperien väliset sopeutuneisuus- ja kasvuerot, ei se mihin populaatioiden väliset erot asetuvat taksonomisella asteikolla. Alkuperän sijoittumisella tiettyyn muunnokseen tai alalajiin on merkitystä vain, jos se samalla kertoo kyseisen alkuperän käyttökelpoisuudesta, kuten kontortamännyn rannikkomuunnoksen kohdalla, joka on liian mereinen Suomen ilmastoon. Aikaisemmin pidettiin tärkeänä erottaa lajin sisältä erilaisia pienempiä yksiköitä ja antaa niille joko alalajin tai muunnoksen asema. Esimerkiksi männyltä on kuvattu parikymmentä eri alueilla tavattavaa maantieteellistä muunnosta (Wright 1976). Tällaista lajinsisäisten yksiköiden tarkkaa kuvausta ja nimeämistä on myös vahvasti kritisoitu (esimerkiksi Langlet 1959), ja nykyään korostetaan enemmän lajin sisäistä (ja jopa lajien välistä) jatkuvaa klinaalista muuntelua.

Korostettakoon vielä, että vierasperäisen puulajin viljelyssä tiedolla alkuperästä ei sinällään ole mitään itseisarvoa; jos käytettävissä on kestävyydeltään ja kasvultaan erinomainen lisäyslähde, sitä voidaan mainiosti käyttää, vaikka se olisikin alkuperältään tuntematon. Kokeellinen tieto alkuperien tai lisäyslähdeiden menestymisestä antaa mahdollisuuden ennustaa viljelyksen tulevaa menestystä. Samoin koetoiminnassa alkuperätiedot ovat tärkeitä, sillä yhdistämällä ne viljelyksen menestymiseen saadaan arvokasta tietoa lajin sopeutumisesta, sen evoluutiosta ja vastaisista käyttömahdollisuuksista.

Alkuperävaihtelun syyt ja ilmeneminen

Kuten edellä jo mainittiin, alkuperävaihtelun takana on yleensä puiden sopeutuminen kasvupaikkansa ilmasto-olosuhteisiin. Suomen ilmastossa keskeisintä on sopeutuminen kasvukauden pituuteen ja talven kylmyyteen, mutta siellä missä vesi on kriittinen kasvutekijä, sopeutuminen kosteusolosuhteisiin voi olla ratkaisevaa. Kokeellisesti on lauhkean ja boreaalisen vyöhykkeen lajeilla voitu havaita, että verrattaessa eteläisiä (lämpimän ilmaston) alkuperiä pohjoisempiin (kylmän ilmaston) alkuperiin, ne tavallisesti

- ovat nopeakasvuisempia
- aloittavat kasvunsa myöhemmin keväällä
- ovat edellisestä johtuen vähemmän alttiita kevähallolle
- jatkavat kasvuaan myöhempään syksyllä ja pudottavat lehtensä myöhemmin
- ovat syysväriykseltään vaatimattomampia
- ovat arempia koville talvipakkasille (Wright 1976).

Näiden erojen ilmeneminen riippuu kuitenkin kasvatusolosuhteista ja alkuperäsiirron pituudesta. Edellä esitetyt säännöt pätevät kohtuullisen pituisiin siirtoihin suurimmassa osassa puulajin levinneisyysaluetta. Jos alkuperiä verrataan hyvin kylmässä ilmastossa tai siirto pohjoiseen on liian pitkä, eteläisemmän alkuperän kasvu voi kärsiä tuhoista niin paljon, että sen kasvu jää pohjoista alkuperää heikommaksi. Niin ikään ilmastollisesti vaativissa olosuhteissa eteläisen alkuperän kuolleisuus on pohjoista alkuperää suurempi (Eriksson ym. 2006).

Alkuperien välillä on eroja myös niiden tuhoalttiudessa. Kotimaisilla puulajeillamme on osoitettu, että eteläisemmät

alkuperät ovat alttiimpia erilaisille nisäkästuhoille kuin paikalliset tai paikallista pohjoisemmat alkuperät (Niemelä ym. 1989, Rousi & Sikanen 1997, Viherä-Aarnio & Heikkilä 2006). Sama riippuvuus on nähtävissä laajemminkin useilla eri puulajeilla (Swihart & Bryant 2001). Männyksen versosurma-alttiutus on samanlaisessa riippuvuudessa alkuperän kanssa (Uotila 1985). Ilmeisestikin kasvien puolustuskemikaalien kehittyminen vaatii riittävän pitkän kasvukauden. Etelämpää siirretyillä alkuperillä kasvukausi ikään kuin loppuu kesken, jolloin ne joutuvat kohtaamaan syksyn ja talven haasteet huonosti valmistuneina. Selityksenä voivat olla myös alkuperään liittyvät anatomisesta tai morfologisesta kehitysvaiheesta johtuvat erot, jotka vaikuttavat tuhoalttiuteen.

Hyvän esimerkin alkuperien välisestä kasvuerosta antavat vuonna 1932 Punkaharjulle perustetut lännenpihdan (*Abies lasiocarpa*) viljelmät (kuva 1). Brittiläisen Kolumbian alkuperää olevan metsänviljelmän nro 353 valtapituus oli 64 vuoden iällä 21 metriä, kun taas sitä lähes 700 kilometriä eteläisempää Washingtonin alkuperää olevan viljelmän nro 354 valtapituus oli vain 11,5 metriä (Silander ym. 2000). Tässä tapauksessa eteläisempi alkuperä on siirretty liian pitkälle pohjoiseen, jolloin sen huono sopeutuminen näkyy kasvun taantumisena.

Se mitä edellä on sanottu etelä-pohjois-suuntaisesta alkuperävaihtelusta, pätee jossain määrin myös alkuperä- ja viljelypaikan korkeuseron suhteen, sillä puiden kasvun kannalta merkityksellisimmät ilmastotekijät huononevat siirryttäessä alhaalta ylöspäin. Esimerkiksi Fennoskandiassa vuoden keskilämpö laskee noin 0,5 °C siirryttäessä 100 m ylöspäin. Tämä vastaa siirtymistä yhtä leveysastetta pohjoisemmaksi (Laaksonen 1976). Vuoristoisilta alueilta kotoisin olevien puulajien kohdalla on siis kiinnitettävä huomiota myös korkeusalkuperään. Koska vuoren rinteellä



Kuva 1. Lännempihdan (*Abies lasiocarpa*) Brittiläisen Kolumbian (leveysaste 51 °N, vasemmalla) ja Washingtonin (46 °N) alkuperää olevat vuonna 1938 perustetut viljelmät Punkaharjulla (61°48'N) kevättälvellä 2006. — Kaikki valokuvat Seppo Ruotsalaisen.

Fig. 1. Two stands of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in Punkaharju, southeastern Finland. The origin of the stand on the left is British Columbia, Canada, whereas the stand on the right is of Washington State origin. Both stands were planted in 1938. — All photos by Seppo Ruotsalainen.

eri olosuhteisiin sopeutuneet populaatiot kasvavat maantieteellisesti lähempänä toisiaan kuin tasamaalla ilmastollisesti yhtä paljon toisistaan poikkeavissa oloissa kasvavat populaatiot, tapahtuu niiden välillä huomattavasti helpommin geenivaihtoa siitepölyn kaukokulkeutumisen kautta. Tästä johtuen eivät populaatioiden väliset sopeutumiserotkaan ole korkeusalkuperien välillä yhtä suuria kuin tasamaalla. Korkeusalkuperän merkitys riippuu kuitenkin suuresti alueesta, puulajista ja tarkasteltavasta ominaisuudesta. Douglaskuusen sisämaan alkuperillä sillä näyttää olevan paljon suurempi merkitys kuin pohjois-etelä- tai itä-länsi-suuntaisella vaihtelulla (Rehfeldt 1979).

Vuoristojen pahoin rikkomalla alueella eivät myöskään edellä esitetyt yleiset alkuperäsvaihtelusäännöt ilmene yhtä selvinä kuin tasaisemmalla alueella, koska korkeusvaihtelu sekoittaa ilmaston normaalia alueellista vaihtelua ja puuttomat vuoristoalueet estävät populaatioiden välistä geenivaihtoa (Wright 1976). Tästä on esimerkkinä kontortamännyn pienpiirteinen alkuperäsvaihtelu Kanadan sisämaan vuoristossa (Lindgren 1993).

Myös ilmaston kosteuden suhteen on havaittavissa tiettyjä yleisiä alkuperäriippuvuuksia. Kosteamman ilmaston alkuperät ovat yleensä kuivan ilmaston alkuperiä verrattuna nopeampikasvuisia, niillä on suuremmat siemenet ja niiden lehdet tai

neulaset ovat vihreämpiä (Wright 1976). Tätä vaihtelua hyödynnetään käyttämällä koristepeuna kuivan vuoristoilmaston harmaaneulasisia alkuperiä esimerkiksi oka-kuusella (*Picea pungens*).

Siitepölyn tehokas leviäminen selittää myös sen, että metsäpuilla ei ole yleensä tavattu alkuperävaihtelua maaperän tai muun melko pienpiirteisesti vaihtelevan kasvupaikkatekijän suhteen (Eriksson ym. 2006, White ym. 2007). Esimerkiksi rämemännystä kerätystä siemenestä kasvatettujen puiden on todettu vastaavan kasvultaan kivennäismaa-alkuperää olevia mäntyjä (Päivänen 1989). Puillakin tunnetaan kuitenkin joitakin tapauksia, joissa populaatioiden välillä on tapahtunut sopeutumista erilaisiin ympäristöolosuhteisiin maantieteellisesti hyvinkin lähekkäisillä alueilla. Esimerkkejä tällaisesta ovat populaatioiden väliset erot tervalepän (*Alnus glutinosa*) juurtumiskyvyssä ja loblollymännyn (*P. taeda*) suolansietokyvyssä (Stern & Roche 1974) sekä douglaskuusen etelä- ja pohjoisrinteiden populaatioiden väliset erot muun muassa kasvujakson pituudessa (White ym. 2007).

Puut muodostavat hyvin epäyhtenäisen lajiryhmän, joten on ymmärrettävää, että ne poikkeavat toisistaan myös geneettisen vaihtelun määrässä ja sen jakautumisessa alkuperien välille ja sisälle. Useimmilla puulajeilla vaihtelu on edellä kuvattuun tapaan jonkin ilmastotekijän suhteen kliinaalista, mutta toisinaan esiintyy myös jyrkempiä alkuperien välisiä eroja joko kasvupaikkatekijöihin liittyen tai ainakin näennäisesti satunnaisesti (White ym. 2007). Toisaalta joitakin suhteellisen laajalle levinneiltä lajeilta, kuten amerikkapunamännyltä (*P. resinosa*), voi alkuperävaihtelu kokonaan puuttua. Jyrkkien alkuperäerojen selityksenä voi olla epäyhtenäinen levinneisyysalue, tai se, että nykyään yhtenäisellä lajilla on ollut jääkauden aikana useita refugioita, joissa populaatiot

ovat kehittyneet eri suuntiin (esimerkiksi douglaskuusen sisämaan- ja rannikkomuunnos). Alkuperävaihtelun puuttuminen voi selittyä esimerkiksi jääkauden aikaisesta pienestä populaatiokoosta johdettavalla geneettisen vaihtelun yleisellä vähäisyydellä tai yksilöiden suurella fenotyyppisellä plastisuudella (Langlet 1959, White ym. 2007).

Näennäisesti satunnaisesta alkuperävaihtelusta on esimerkkinä japaninlehtikuusi (*L. kaempferi*). Sen pienellä levinneisyysalueella esiintyy alkuperien välistä kasvuvaihtelua, joka ei näytä olevan kytkeytynyt mihinkään tunnettuun ympäristötekijään (Farnsworth ym. 1972, Park & Fowler 1983). On mahdollista, että jos lajin levinneisyysalueella ei ole suuria ilmastollisia eroja, ja varsinkin jos levinneisyysalue on samalla epäyhtenäinen, monien puusukupolvien aikana populaatioiden välille on syntynyt eroja sattuman kautta (ns. satunnaisajautuminen). Nyt havaittava vaihtelu voi myös edustaa sopeutumista menneisiin, muuttuneisiin ympäristöolosuhteisiin tai olla seurausta muista lajeista tapahtuneesta geenivirrasta (White ym. 2007).

Toisen esimerkin yleisestä trendistä poikkeavasta maantieteellisestä vaihtelusta tarjoaa lehtikuusilajien nisäkäsresistenssi. Lukkarinen ym. (2010) totesivat, että Kaukoidästä kotoisin olevat dahurianlehtikuuset (*L. gmelinii*) maistuivat kenttäkokeessa selvästi huonommin erilaisille nisäkäs-tuhohaisille kuin pohjoisemmat siperianlehtikuuset. Myös kanadanlehtikuusi (*L. laricina*) on kestävä myyrätuhoja vastaan (Rousi 1983). Nämä molemmat lajit ovat osoittautuneet japanilaisissa tutkimuksissa kestäviksi myyrä- jajänistuhoja vastaan (Chiba 1963, Takahashi & Nishiguchi 1966). Eräs hypoteesi, joka selittäisi näiden molempien lajien hyvän nisäkäs-tuhokestävyyden, on niiden pitkään jatkunut sopeutuminen Aasian ja Amerikan mantereet jääkauden aikana yhdistäneen Beringian

refugion suurnisäkkäiden aiheuttamaan valintapaineeseen (Bryant ym. 1989).

Puulajien reaktiot ilmastotekijöihin vaihtelevat, mikä näkyy myös siinä, miten suuria alkuperäsiirtoja ne kestävät (Tigerstedt 1922). Esimerkiksi kotimaisilla puulajeillamme käytännön metsätaloudessa kuusella voidaan metsänviljelyssä käyttää kauempaa etelästä siirrettyä alkuperää kuin männyllä (Rikala 2005). Selityksenä lajien välisiin eroihin voi olla, että eri lajeilla eri tekijät ovat menestymisen kannalta kriittisiä. Kuusi kärsii keväthalloista, joita voidaan välttää käyttämällä myöhään kasvunsa aloittavia eteläisempiä alkuperiä, kun taas männyn taimivaiheen menestymisen uhkana ovat erilaiset taudit, jotka ovat tuhoisampia myöhään kasvavissa eteläisissä alkuperissä (Uotila 1985, Eriksson ym. 2006). Tästä syystä myöskään vierasperäisillä lajeilla ei yhden lajin alkuperävalinnan perusteella voida tehdä varmoja päätelmiä toisen samalta alueelta kotoisin olevan lajin menestymisestä (Eriksson ym. 2006). Samalla maantieteellisellä alueella kasvavat lajit voivat olla alkuperävaihtelunsa suhteen hyvinkin erilaisia (White ym. 2007).

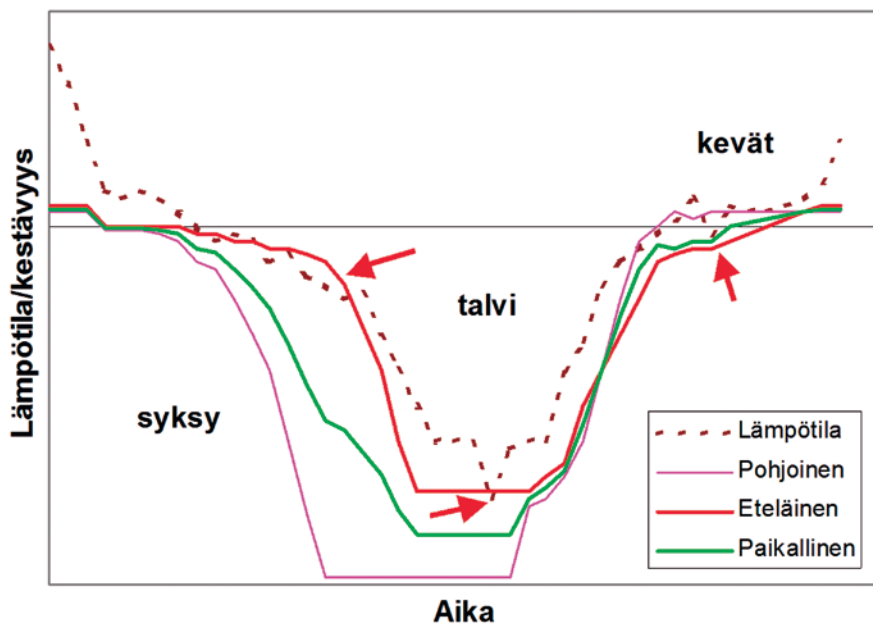
Eräs lajin menestymisen kannalta kriittinen tekijä on alhainen talvilämpötila. Erityisen ratkaisevia eteläisten lajien ja alkuperien menestymisen kannalta ovat ”pullonkaulavuodet”, jolloin on poikkeuksellisen ankaria pakkasia (esimerkiksi 1939/40, 1984/85) (Hämet-Ahti ym. 1992). Talven pakkasten ankaruutta on käytetty perusteena myös laadittaessa kasvien menestymisvyöhykekarttoja ohjaamaan puuvartisten kasvien käyttöä (Krüssmann 1985). Talvinen pakkaskestävyys ei kuitenkaan ole ainoa puun menestymistä selittävä tekijä, sillä tällä tekijällä mitaten Suomen eteläosien ilmasto vastaa USA:n keskilännen ja eteläisten Kalliovuorten alueen ilmastoa (Kansas, Arizona, Utah), mutta näin eteläiset alkuperät eivät Suomessa menesty. Mantereisessa ilmastossa

kesäaikainen lämpösomma kohoaa huomattavasti korkeammaksi kuin Suomen puolimereisessä ilmastossa, ja tällöin kasvien talvenkestävyyksien kehittyminen paremmaksi (Krüssmann 1985).

Alkuperien kestävyyseroja voidaan parhaiten havainnoida sääolosuhteiltaan poikkeuksellisina vuosina. Tästä ovat esimerkkinä punkaharjulaisella kontortamännyn alkuperäkoikeella ankanan pakkastalven 1984/85 jälkeen havaitut neulastuhot. Neulasten pakkaskuivuminen oli sitä runsaampaa mitä lähempää Tyynen valtameren rannikkoa alkuperä oli kotoisin (kuva 2) (Rousi 1985). Mitä mantereisemmista olosuhteista alkuperä oli kotoisin, sitä paremmin se oli sopeutunut ankarien pakkasten aiheuttamiin rasituksiin.

Yleensä lepotilaisten puiden pakkaskestävyys ylittää selvästi niiden luontaisella levinneisyysalueella tavattavat minimilämpötilat (Cannell ym. 1987, Bannister & Neuner 2001), joten myös muilla tekijöillä on merkitystä niiden kestävyden kannalta. Eräs ratkaiseva tekijä on puun vuosi-rytmi, ts. kyky olla oikeassa fysiologisessa tilassa oikeaan aikaan. Aktiivisen kasvun vaiheessa solukot ovat hyvin herkkiä paleltumisvaurioille, joten puun on osattava ajoittaa kasvunsa siten, että se välttää vauriot (kuva 3).

Kasvun ajoittumista ja kylmänkestävyyttä sääteleviä mekanismeja on tutkittu paljon, ja aiheesta on useita toisiaan täydentäviä ja keskenään kilpaileviakin koulukuntia. Säätelymekanismeja koskevista koulukunnista toinen korostaa lämpösomman ja toinen valojakson merkitystä (Koski & Sievänen 1985, Bigras ym. 2001). Yleistäen voidaan sanoa, että kevään tapahtumissa lämpötilaan liittyvät tekijät ovat merkittävämpiä, kun taas kasvukauden lopulla valojakso saa suuremman painoarvon (Koski & Sievänen 1985, Hänninen ym. 1990, Grossnickle 2000, Bigras ym. 2001, Greer ym. 2001,



Kuva 3. Periaatekuva kylmänkestävyyden vuodenaikavaihtelusta erilaisilla alkuperillä suhteessa ympäristön lämpötilaan. Sopeutumisen kannalta kriittiset ajankohdat on merkitty nuolilla.

Fig. 3. A schematic presentation of the annual variation in cold hardiness of different provenances in relation to the ambient temperature. Critical periods for the adaptation are marked with arrows (dashed line = temperature, provenances: blue = northern, red = southern, green = local).

Edellä esitetystä yleisestä sopeutumiskuvasta löytyy myös poikkeuksia. Siperianlehtikuusen pohjoisimmat alkuperät ovat keväällä tehdyissä pakastustesteissä osoittautuneet kestävämmiksi kuin eteläisemmät alkuperät, vaikka yleissäännön mukaan pitäisi olla päinvastoin (Eysteinson ym. 2009). Selityksenä tälle on, että pohjoiset alkuperät olivat kotoisin Arkan gelin alueelta, missä Jäämeren läheisyydestä johtuen kevään ilmasto on vaihteleva, ja lehtikuuset ovat sopeuttaneet kasvuunläh tönsä ilmaston epävarmuuteen. Sopeutuminen Arkan gelin alueen vaihtelevaan ilmastoon on myös todennäköinen selitys siperianlehtikuusen Raivolaa kannan laajaan sopeutumiskykyyn erilaisiin ilmasto-olosuhteisiin (Tigerstedt 1990).

Historiaa ja menetelmiä

Puulajien alkuperäsiirroilla on jo vuosisatojen mittainen historia. Siemenalkuperän merkitystä pohdittiin Englannissa jo 1700-luvun alkupuolella (Zobel & Talbert 1984) ja ensimmäiset alkuperien menestymistä kartoittavat kenttäkokeet perustettiin mänyllä Ranskassa 1700-luvun puolivälissä (Langlet 1964). Jo näistä ensimmäisistä kokeista lähtien on tiedetty, että luotettavia päätelmiä alkuperien välisistä eroista ei voida tehdä havainnoimalla puiden kasvua niiden alkuperäisillä kasvupaikoilla, vaan eri alkuperät on tuotava kasvamaan rinnakkain vertailukelpoisiin olosuhteisiin (ns. common garden -kokeet). Suomessa järjestelmällisen koetoiminnan alkuperien vertailemiseksi aloitti profes-

sori Olli Heikinheimo 1920-luvun lopulla. Alkuperäkokeissa pääpaino oli männyssä ja kuusessa; vierasperäisillä lajeilla viljeltiin yleensä vain muutamaa alkuperää. Näissä vanhoissa koeviljelyksissä vieraiden puulajien kattavin alkuperävalikoima oli euroopanlehtikuusella (*L. decidua*), kontortamännyllä ja douglaskuusella, joista kustakin viljelyksessä oli kymmenkunta alkuperää (Heikinheimo 1956). Ensimmäiset tulokset näistä kokeista julkaistiin jo 1930-luvulla (Kalela 1937), ja vieraiden lajien osalta tuloksia ovat myöhemmin julkaisseet Heikinheimo (1956), Lähde ym. (1984) sekä Silander ym. (2000).

Varhaisimmissa koeviljelyksissä ei vielä käytetty nykyisen kaltaista lohkokutukseen ja koe-erien satunnaistamiseen perustuvaa koejärjestelyä. Siemenen hankintavaiketuksien vuoksi ei myöskään läheskään aina pystytty hankkimaan puulajista riittävän kestävää alkuperää, vaikka tämä olisikin ollut tiedossa. Siemenmäärä saattoi myös olla niin pieni, että sillä voitiin perustaa koeviljelys vain yhdelle ainoalle paikkakunnalle. Tällaisista puutteista huolimatta nämä laajat ensimmäisen järjestelmällisen vaiheen vieraslajiviljelmät ovat onnistuessaan pystyneet antamaan paljon arvokasta tietoa myös alkuperien välisistä menestymiseroista (Heikinheimo 1956, Lähde ym. 1984), erityisesti silloin kun alkuperien sopeutumiserot ovat olleet suuria (vrt. kuva 1). Myöhemmin, 1960-luvulta alkaen on perustettu pääasiassa metsänjalostajien toimesta suuri määrä vieraiden puulajien alkuperiä vertailevia kokeita. Niitä on perustettu erityisesti Pohjois-Suomeen, jonne ei Rovaniemen Kivaloa lukuun ottamatta perustettu vieraiden puulajien kokeita Heikinheimon aikana (Ruotsalainen 2004, 2006).

Yksiselitteisin tapa verrata eri alkuperien menestymistä alkuperäkokeissa on odottaa riittävän kauan ja mitata puiden kasvua ja laatua ja metsikön tuotosta. Tässä menetelmässä on heikkoutena

tulosten saamisen hitaus; vaikka useimmissa tapauksissa ei sentään tarvitsekaan odottaa aivan kiertoaajan loppuun saakka, kokeiden on kuitenkin vartuttava useiden kymmenien vuosien ikäisiksi, ennen kuin ollaan luotettavalla pohjalla tuotoksen ennustamisessa. Vuosikymmeniä kestäneen kokeen seuranta-ajan kuluessa on ympäristöoloissa voinut toisaalta tapahtua muutoksia, joiden seurauksena tulokset eivät enää olekaan niin helposti sovellettavissa nykyisiin olosuhteisiin. Esimerkiksi vanhat vieraiden puulajien viljelykset ovat voineet hyötyä 1930-luvun poikkeuksellisen lämpimistä kesistä. Monien vieraiden puulajien menestymisen kannalta ratkaiseva muutos on myös hirvikannan moninkertaistuminen 1900-luvun alkupuoleen verrattuna.

Joissakin tapauksissa lajien ja alkupeurien menestymisestä saadaan toki tietoa nopeastikin. Seuraamalla taimien alkuvaiheen kehitystä voidaan sulkea pois huonosti sopeutuneet alkuperät, joissa ilmenee runsaasti kuolleisuutta tai paljon tuhoja. Sopeutuneisuudessa esiintyviä eroja voidaan arvioida myös epäsuorasti mitaamalla ominaisuuksia, jotka ilmentävät kasvurytmiä tai pakkaskestävyyttä. Tällaisia ominaisuuksia voivat olla esimerkiksi neulasten kuiva-ainepitoisuus, silmujen puhkeaminen, kasvun päättymisen, verson puuttuminen tai sähköjohtavuus. Kylmänkestävyydessä olevia eroja voidaan mitata myös pakastamalla puiden versoja tai kokonaisia taimia ja havainnoimalla niihin syntyneitä vaurioita (Hagner 1970, Nilsson & Aman 1986, Burr ym. 2001, Parntanen 2004).

Esimerkkejä parhaan alkuperän etsinnästä

Yleistä

Seuraavassa tarkastelen muutaman Suomessa viljellyn vierasperäisen puulajin

koetuloksia ja käyn läpi meillä käytössä olevaa alkuperävalikoimaa. Meillä viljeltyjä alkuperiä tarkastelen suhteessa lajin koko levinneisyysalueeseen ja päättelen, olisiko meille saatavilla Suomen olosuhteisiin paremmin sopeutuneita alkuperiä. Tarkastelun perusteella teen suosituksia käytettävistä tai hankittavista alkuperistä. Aineistona tässä selvityksessä toimivat Metsäntutkimuslaitoksen puulajiviljelmät. Vanhinta osaa edustavat Heikinheimon 1920-luvun lopulla perustamat viljelmät ja nuorempaa päätä metsänjalostuksen kokeet ja tutkimusalueisiin perustetut uudet vieraiden puulajien viljelmät. Tarkasteluun valitsin kolme luonteeltaan melko erilaista lajia: douglaskuusi, mustakuusi (*P. mariana*) ja ohotanpihta (*A. nephrolepis*). Näistä douglaskuusi ja mustakuusi ovat kohtalaisen paljon viljeltyjä vieraita puulajeja, mutta edellisen viljelyssä painopiste on Etelä-Suomessa, jälkimmäisen pohjoisessa. Ohotanpihta on puolestaan meillä melko vähän viljelty laji.

Viljellyille alkuperille pyrin löytämään maantieteelliset koordinaatit minuutin tarkkuudella. Osalle alkuperistä nämä löytyivät suoraan asiakirjoista, osalle ne oli arvioitava paikan nimen perusteella kartan ja Internetissä olevien paikannusohjelmien avulla (esimerkiksi www.getty.edu/research/conducting_research/vocabularies/tgn/index.htm). Joissakin tapauksissa alkuperän oikean sijainnin selvittäminen edellytti perusteellisia selvityksiä (Ruotsalainen 2005).

Douglaskuusi

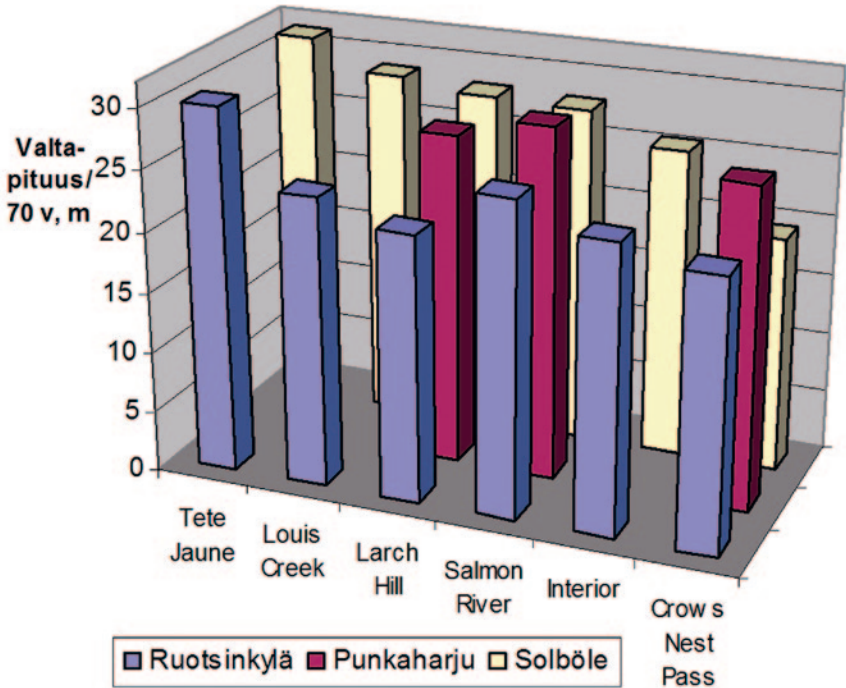
Seuraavassa tarkastelen douglaskuusen menestymistä Heikinheimon kokeista saatujen tulosten perusteella (Silander ym. 2000). Tällä aineistolla on kuitenkin vaikea tehdä kovin pitkälle meneviä johtopäätöksiä, sillä viljelyksiä ei ole perustettu varsinaisella koeperiaatteella vertailukelpoiseen olosuhteisiin. Alkuperien menestymiserot

sekoittuvat kasvupaikkojen, viljelypaikkakuntien ja viljelyvuosien väliseen vaihteluun. Verrattaessa yleisimmin viljeltyjä alkuperiä samankaltaisilla kasvupaikoilla eri tutkimusalueilla voidaan kuitenkin havaita joitakin yleisiä säännönmukaisuuksia (kuva 4). Laskennallisen 70 vuoden iässä saavutetun valtapituuden mukaan huonoin alkuperä on helppo osoittaa: levinneisyysalueen itäosista, mantereisesta ilmastosta kotoisin oleva albertalainen Crow's Nest Passin alkuperä ei ole kovin hyvin sopeutunut Suomeen. Douglaskuusen itäiset alkuperät ovatkin rannikon alkuperiä alttiimpia sienitaudeille, erityisesti douglaskuusenkaristeelle (*Rhabdocline pseudotsugae*) sekä kotiseudullaan (Hermann & Lavender 1990) että myös suomalaisissa viljelyksissä varsinkin etelärannikolla (Tigerstedt 1922, Heikinheimon 1956, Sarvas 2002).

Parhaiten Heikinheimon perustamissa viljelmissä ovat menestyneet pohjoisimmat alkuperät, kuten Tête Jaune (kuva 4). Tämä näkemys yhä vahvistuu, jos otetaan huomioon myös sellaiset pohjoista alkuperää olevat viljelmät, joita on vain yhdellä paikkakunnalla (Prince George Solbölessä ja Valemount Punkaharjulla).

Douglaskuusen alkuperätarkastelua varten kerättiin tiedot Heikinheimon perustamista vanhoista viljelmistä, Metsäntutkimuslaitoksen metsänjalostajien perustamista kokeista (koesarjat 130, 240, 344, 394 ja 1191) sekä muutamasta Metlan perustamasta toisen polven viljelmästä. Näissä viimeksi mainituissa oli siis käytetty lisäyslähteenä jotain aiemmin Suomeen perustettua metsikköä. Metsänjalostuskokeissakin oli mukana joitakin suomalaisesta lisäyslähteestä kerättyjä siemeneriä, mutta niitä ei ole tässä yhteydessä erikseen merkitty.

Metsäntutkimuslaitoksen viljelmissä käytetyt alkuperät kattavat suhteellisen taasisesti levinneisyysalueen pohjoisosan. Jo varhaisimmissa, Heikinheimon perusta-



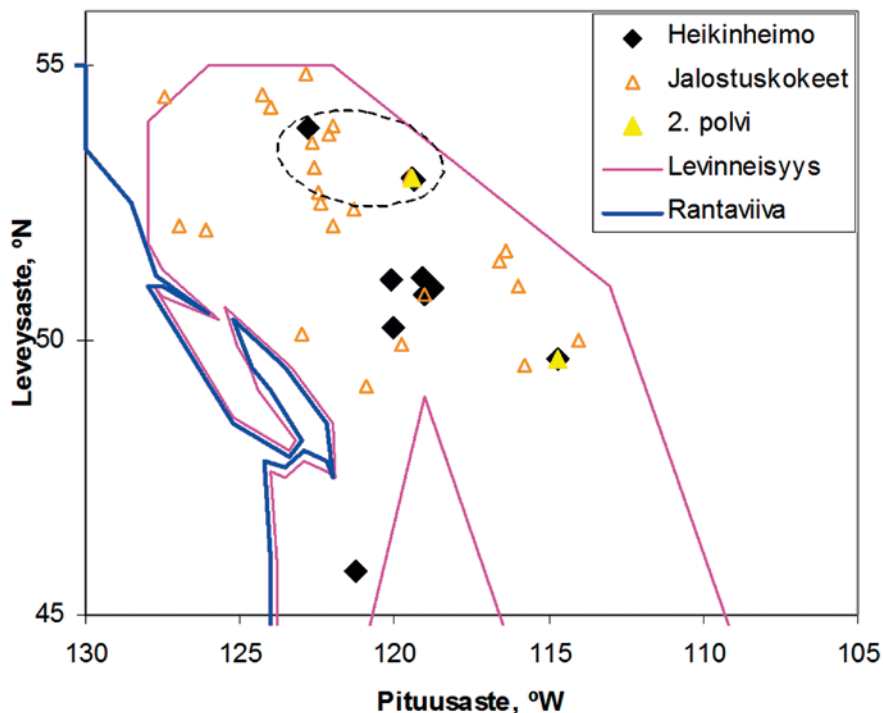
Kuva 4. Douglasskuusen 70 vuoden iälle laskettu valtapiisuus Heikinheimon viljelmissä. Alkuperät järjestyksessä pohjoisesta etelään. Mukana vain OMT:llä ja OMaT:llä olevat viljelmät Ruotsinkylässä (RK), Punkaharjulla (PH) ja Solbölessä (SB). (Aineisto Silanderin ym. 2000 mukaan.)

Fig. 4. The dominant height of 70-year-old Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) in plantations by Prof. Heikinheimo. The provenances are arranged from north to south. Only plantations from the most fertile sites in Ruotsinkylä (RK), Punkaharju (PH) and Solböle (SB) are included. (Data from Silander et al. 2000.)

missä viljelyksissä ovat kohtalaisen hyvin edustettuina meille ajateltavissa olevat alkuperät. Myöhemmin, pääasiassa 1970- ja 1980-luvuilla perustetut kokeet tihentävät alkuperäverkostoa erityisesti sen pohjoisosissa sekä laajentavat aineistoa länteen lähemmäs rannikkoa (kuva 5).

Tässä yhteydessä on todettava, että Heikinheimon kokeissa mukana oleva ja hyvin menestynyt Salmon Riverin alkuperä on paikannettu kokeita esittelevissä julkaisuissa (Heikinheimo 1956, Lähde ym. 1984, Silander ym. 2000) virheellisillä maantieteellisillä koordinaateilla Vancouverin saarelle. Alkuperän virheelliseen

määrittelyyn viittaa paitsi sen hyvä menestymisen, myös se, että Kalela (1937) kertoo alkuperän kuuluvan sisämaan muunnokseen, jota ei esiinny Vancouverin saarella. Myös Kalelan tälle alkuperälle antamat ilmastotiedot (erityisesti alhainen sademäärä, noin 420 mm vuodessa), viittaavat selvästi sisämaahan. Todennäköistä on, että jossain vaiheessa tämä alkuperä on yhdistetty väärään, Vancouverin saarella sijaitsevaan, Salmon Riveriin, vaikka todellinen alkuperäpaikka onkin sisämaassa, mistä löytyy ainakin kaksi samannimistä paikkaa (sähköpostiviesti Bernie Waatainen, Nanaino, BC, Kanada). Edellä esitet-



Kuva 5. Metsäntutkimuslaitoksen viljelmissä ja kokeissa käytettyjen douglaskuusen alkuperien sijoittuminen lajin levinneisyysalueelle. Kuvaan on katkoviivalla merkitty Etelä-Suomeen parhaiten sopiva alkuperäalue.

Fig. 5. The origins of Douglas fir used in plantations and experiments by the Finnish Forest Research Institute are marked on a map of the northern part of the species' distribution area. The dashed line indicates the area with the most suitable provenance for southern Finland.

tyjä tietoja yhdistelemällä voidaan päätellä, että tämän douglaskuusialkuperän todellinen kotipaikka, Salmon River, sijaitsee Brittiläisen Kolumbian eteläisessä sisämaassa Kamloopsin ja Kelownan välillä (50°15'N, 120°W), siis kuusi pituusastetta itään Vancouverin saaren Salmon Riveristä (Ruotsalainen 2005). Tämän päätelmän vahvistaa myös C. G. Tigerstedtin professori Heibergille 9.8.1951 lähettämä kirje, missä hän kertoo saaneensa vuonna 1924 neljä douglaskuusen siemenettä (mukaan lukien Salmon River) Brittiläisen Kolumbian "Interior Wet Beltin" alueelta.

Douglaskuusen alkuperävalinnassa Suomen oloihin joudutaan tasapainoilemaan mantereisen ja mereisen ilmaston välisellä vyöhykkeellä. Mereisin rannikkomuunnos, jota viljellään menestyksekkäästi Keski-Euroopassa, ei Suomessa menesty (Reinikainen 1997), mutta toisaalta mantereisimmankin alueen alkuperät kärsivät Suomen lievästi mereisessä ilmastossa sienituhosta (Sarvas 2002). Yhdistämällä Heikinheimon kokeiden tulokset ja Mustilasta saadut kokemukset (Reinikainen 1997, Anon. 2002) voidaan todeta, että Suomeen parhaiten sopivat douglaskuusen alkuperät löytyvät sen levinneisyysalueen

koillisosista (kuva 5). Myös Kujala (1945) suositteli tätä todennäköisimmin parhaana douglaskuusen alkuperäalueena. Samoin Heikinheimo (1956) piti alustavien tulosten perusteella merkityllä alueella sijaitsevaa Prince Georgea suositeltavimpana alkuperäalueena.

Tähän edellä esitettyyn kohtalaisen selkeään näkemykseen Suomeen sopivista alkuperistä tuo pientä epävarmuutta, että uudemmista viljelyksistä Metlan pohjoisin, ja yllättävän hyvin menestynyt douglaskuusiviljelmä Rovaniemellä Kivalon tutkimusalueessa, on perustettu Punkaharjulta kerätyllä albertalaisella Crow's Nest Passin alkuperällä. Ehkäpä manteisen alueen alkuperälläkin on käyttöä ainakin Pohjois-Suomen olosuhteissa, tai sitten Kivalon vaarailmasto on poikkeuksellisen suotuisa aroillekin alkuperille. Ensimmäistä vaihtoehtoa tukee se, että Haddockin (1962) mukaan douglaskuusen kaikkein kestävimmat alkuperät löytyvät luultavasti Albertasta, mutta ne eivät toisaalta suotuisammassa olosuhteissa ole erityisen hyväkasvuisia. Tämän kanssa sopivat hyvin yhteen myös Kalelan (1937) havainnot Crow's Nest Passin alkuperän muita vähäisemmistä pakkasvaurioista Heikinheimon viljelmien nuoruusvaiheessa. Etelä-Suomessa tällaisia alkuperiä ei kuitenkaan ole syytä käyttää.

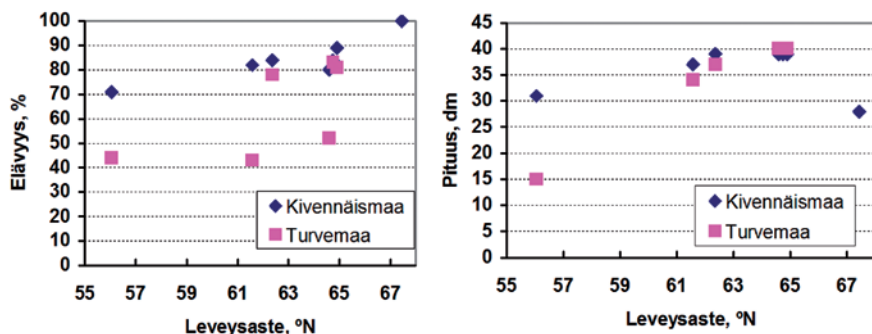
Vaikka douglaskuusta viljelläänkin kohtalaisella menestyksellä eteläisessä Suomessa, se kärsii usein taimivaiheen halatuhoista. Pakkaskestävyyden lisääminen alkuperävalinnan kautta olisi siis tarpeellista. Tätä varten olisi tehtävä yhteenveto tunnetuista alkuperäviljelmistä ja kokeista. Erityisen arvokkaita ovat metsänjalostajien perustamat alkuperäkokeet, joissa on mukana myös aivan levinneisyysalueen pohjoisosien alkuperiä. Tällä alueella douglaskuusi alkaa olla jo suhteellisen harvinaisen puulaji (Haddock 1962), joten on mahdollista, että populaatioiden välille on kehittynyt suuriakin eroja geenivaihdon

ollessa rajoittunutta. Tähän asti kokeiltujen alkuperien verkossa selvin aukkokohta on levinneisyysalueen luoteisosissa, rannikon ja tähän mennessä parhaaksi alkuperäalueeksi osoittautuneen Prince Georgen välillä. Jos uutta alkuperäainesta hankitaan, tämä alue olisi syytä pitää mielessä, erityisesti koska siellä on Kujalan (1935) mukaan Suomea ilmastollisesti vastaavia alueita.

Mustakuusi

Mustakuusen alkuperäkokeiden tulokset Kolarista havainnollistavat hyvin edellä esitettyjä yleisiä periaatteita (kuva 6). Eteläisten alkuperien kestävyys on pohjoisia jonkin verran huonompi, vaikkakin eteläisimmänkin saskatchewanilaisen alkuperän elävyys on kuusille tyypilliseen tapaan varsin korkea. Elävyydeltään paras on vain kivennäismaalla sijaitsevaan kokeeseen viljelty, suunnilleen Kolarin leveysasteelta peräisin oleva Kanadan Luoteisterritorioiden Fort McPhersonin alkuperä, mutta tähän tietoon on syytä suhtautua tietyllä varauksella, sillä tätä erää oli kokeessa vain muutamia taimia. Edellä mainittu varaus huomioiden voidaan todeta, että pohjoisin alkuperä ei ole Kolarin ilmastossa paras kasvuisin, vaan optimi löytyy jonkin verran etelämpää.

Osakokeiden välisessä vertailussa huomio kiinnittyy kahteen asiaan. Turvemaan kokeessa (nro 444/3) leveysasteen perusteella hyvin lähekkäisten alkuperien väliset elävyyserot voivat olla hyvin suuria, vaikka kivennäismaalla sijaitsevassa kokeessa (nro 444/1) alkuperät käyttäytyvät hyvin samantapaisesti (kuva 6). Tähän on luonnollisena selityksenä se, että turvemaan koe on perustettu koesarjan ylijäämätaimilla ilman lohkotusta, kun taas kivennäismaan kokeessa on neljä asianmukaisesti satunnaistettua lohkoa. Lohkotuksen puuttumisen altistaa kokeen tulokset satunnaisten ympäristötekijöiden aiheuttamalle vaihte-



Kuva 6. Mustakuusen elävyyden ja pituuden riippuvuus alkuperän leveysasteesta kahdessa koesarjan 444 osakokeessa Kolarissa (leveysaste 67°17'N) 20 vuoden iällä.

Fig. 6. The dependence of survival and height of black spruce (*Picea mariana*) on the latitude of origin in two 20-year-old trials in Kolari.

lulle. Toinen huomionarvoinen seikka on, että vaikka pääsääntöisesti mustakuusen alkuperien pituuskasvu on ollut samaa suuruusluokkaa molemmissa osakokeissa, eteläisimmän, Saskatchewanin alkuperän kasvu jää turvemaaalla selvästi kivennäismaan kokeesta jälkeen. Syynä tähän on liian eteläisestä alkuperästä johtuva alttius paleltumisvaurioille pienilmastollisesti ankarammalla alavalla suopellolla (kuva 7). Tämä esimerkki kertoo siitä, miten tärkeää on ottaa huomioon alkuperän ja kasvupaikan yhdysvaikutus; Saskatchewanin alkuperä menestyy välttävästi suotuisalla kasvupaikalla Kolarissa saakka, mutta ankarammissa olosuhteissa siitä kehittyvät vain monihaarisia pensastavia puuta.

Mustakuusen laajamittaisempi kokeilu alkoi Suomessa verraten myöhään. Muualla Euroopassa sitä pidettiin hidaskasvuisuutensa takia vain koristepuukäyttöön soveltuvana (Ilvessalo 1920), eikä sitä Suomessa tästä syystä oltu kovin paljon kokeiltu. Kiinnostus mustakuusta kohtaan alkoi kuitenkin viritä 1920-luvulle tullessa, ja ensimmäiset tulokset olivat lupaavia (Ilvessalo 1920, Tigerstedt 1922). Heikinheimon viljelmien ensimmäiset tulokset osoittivat mustakuusen erityispiirteet: me-

nestymisen turvemaaalla ja hyvän pakkankestävyyden (Heikinheimo 1956).

Levinneisyydeltään hyvin pohjoisen mustakuusen ensimmäisiin kokeisiin saatiin aivan levinneisyysalueen eteläreunalta kotoisin olevia alkuperiä (kuva 8). Kun mustakuusi erityisominaisuksiensa ansiosta alkoi kiinnostaa erityisesti Pohjois-Suomessa, ryhdyttiin kokeisiinkin hankkimaan selvästi pohjoisempia alkuperiä. Tässä suhteessa on erityisen merkittävä aineisto kerätty yhteispohjoismaisessa keräyksessä, jossa kerättiin siementä yli 30 metsiköstä levinneisyysalueen luoteisosasta. Tällä aineistolla perustettiin laajat koesarjat kaikkiin Pohjoismaihin 1990-luvulla (Rosvall 1995). Suomessa nämä kenttäkokeet sijaitsevat maan pohjoisosissa Kannuksesta ja Kuhmosta aina Inariin ulottuvalla alueella. Toisen erityisesti maitsemisen arvoisen aineiston muodostavat Metlan yhteistyössä Metsähallituksen ja Turun yliopiston Kevon aseman kanssa perustamat ns. metsänrajapuistot, jotka sijaitsevat Inarissa ja Utsjoella (Kallio ym. 1986). Niihin on viljelty pääasiassa mustakuusen pohjoiselta metsänrajalta olevia alkuperiä. Tässä aineistossa merkille pantavaa on levinneisyysalueen itäosien



Kuva 7. Mustakuusia kokeessa 444/3 Kolarin Teuravuomalla vanhalla turvemaan pellolla 21 vuoden iällä vuonna 1994. Vasemmalla Fairbanksin (64°45'N) ja oikealla Saskatchewanin (56°03'N) alkuperä.

Fig. 7. 21-year-old black spruces growing on a reforested peatland field in Kolari (latitude 67°15'N). To the left is a provenance from Fairbanks (lat. 64°45'N) and to the right one from Saskatchewan (lat. 56°03'N).

pohjoiset alkuperät, jotka muuten puuttuvat suomalaisesta mustakuusen alkuperä-aineistosta.

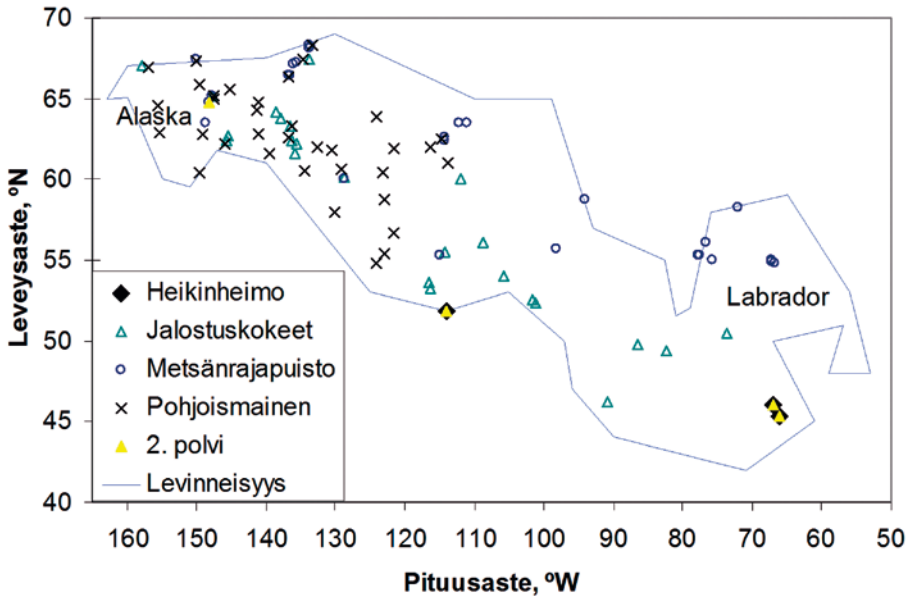
Yhdistettäessä kaikki saatavilla olevat aineistot on todettava, että Suomessa on viljelyksessä alkuperiä melko kattavasti koko mustakuusen levinneisyysalueelta. Toisen polven viljelyksissä lisäyslähteinä on käytetty kaikkia kolmea Heikinheimon kokeisiin hankittua alkuperää, sekä pääasiassa Pohjois-Suomessa kolarilaisessa mustakuusikokeessa 444/3 olevaa Alaskan Fairbanksin alkuperää, joka edellä esitettyjen tulosten mukaan näyttääkin tämän hetkisen tietämyksen mukaan olevan niissä olosuhteissa paras alkuperä. Eteläisemmässä Suomessa mustakuusen alkuperäkysymykseen ei ole saatavissa yhtä selvää vastausta, sillä siellä tätä lajia ei ole testattu yhtä systemaattisesti kuin pohjoisessa. Uusien mustakuusiviljelmien ensimmäiset inventoinnit antavat kuitenkin viitteitä

siitä, että Etelä- ja Keski-Suomessa olisi syytä käyttää eteläisempiä alkuperiä kuin Pohjois-Suomessa (Lukkarinen 2004).

Tällä hetkellä Suomessa kokeissa oleva mustakuusen alkuperäaineisto on niin laaja ja kattava, että sen avulla voidaan löytää käyttökelpoiset alkuperät koko Suomeen.

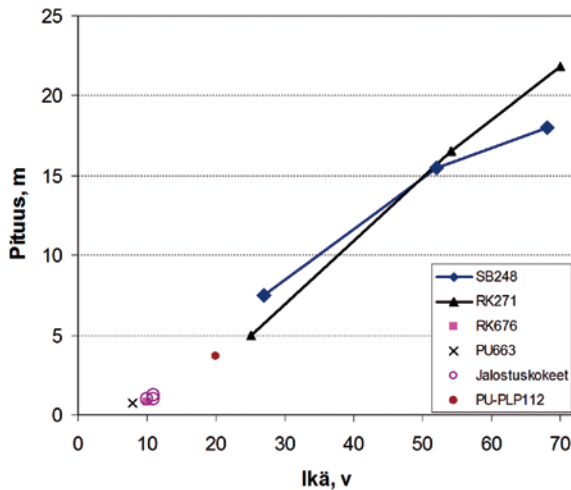
Huolimatta mustakuusen lupaavasta alkukehityksestä monilla Pohjois-Suomen ongelmallisilla kasvupaikoilla, on sen metsätaloudelliselle käytölle vain vähän perusteita, sillä sen puuntuotospotentiaali on muun muassa runkojen hitaasta paksuskasvusta johtuen alhainen (Silander ym. 2000, Ruotsalainen 2004). Sillä onkin käyttöä lähinnä koristepuuna (Silander ym. 2000).

Laajoissa pohjoisruotsalaisissa kokeissa on myös päädytty siihen tulokseen, että huolimatta mustakuusen kestävydestä, siitä ei ole todelliseksi metsätaloudelliseksi vaihtoehdoksi (Kroon & Rosvall 2006).



Kuva 8. Metsäntutkimuslaitoksen viljelmissä ja kokeissa käytettyjen mustakuusen alkuperien sijoittuminen lajin levinneisyysalueelle. Aineisto on luokiteltu perustamisajankohdan tai muun tekijän perusteella erilaisiin ryhmiin (ks. tarkemmin tekstistä).

Fig. 8. The origins of black spruce used in plantations and experiments by the Finnish Forest Research Institute are marked on a map of the species' distribution area. The material is classified into categories according to the plantation age or other factors.



Kuva 9. Ohotanpihdan pituuskasvutuloksia eräissä Metsäntutkimuslaitoksen viljelmissä. Vanhoissa Heikinheimon viljelmissä (SB248 ja RK271) kyse on valtapituudesta (sadan paksuimman puun pituuden keskiarvo), muissa keskipituudesta. Ikä laskettu syntyhetkestä (SB = Solböle, RK = Ruotsinkylä, PU = Punkaharju).

Fig. 9. Height growth of Eastern Siberian fir (*Abies nephrolepis*) in relation to age of seedlings in plantations by the Finnish Forest Research Institute. In the old plantations by Prof. Heikinheimo (SB248 and RK271) dominant height is used, in the others mean height.

Ohotanpihta

Ohotanpihta on siperianpihdan (*A. sibirica*) lähisukuinen laji, jonka luontaiset esiintymät ovat Itä-Aasiassa Kiinan koillisosissa, Koreassa ja näihin liittyvillä alueilla Venäjän Kaukoidässä (Sarvas 2002). Sitä on viljelty Suomessa vain vähän, mutta nuoruusvaiheen hallavaurioista selvitettiin se on kasvanut Etelä-Suomessa hyvin tai kohtalaisesti (Heikinheimo 1956, Silander ym. 2000) (kuva 9). Mustilan arboretumissa ohotanpihta on menestynyt hyvin, ja kyseinen lisäyslähde olisi ilmeisesti kestävä selvästi pohjoisempanakin (Anon. 2002).

Metsäntutkimuslaitoksen viljelmissä on kokeiltu seitsemää eri alkuperää (kuva 10). Vanhimmissa, Heikinheimon perustamissa viljelmissä on käytetty melko eteläistä, nykyisen Pohjois-Korean alueelta peräisin olevaa Keizanchinin alkuperää. Myöhemmissä metsänjalostajien perustamissa kokeissa ja muissa viljelmissä alkuperävalikoimaa on levitetty kattamaan suunnilleen ohotanpihdan koko pohjois-eteläsuuntainen levinneisyysalue, mutta kaikki alkuperät ovat varsin läheltä rannikkoa. Mahdollisesti kestävämpiä alkuperiä olisi löydettävissä kauempaa sisämaasta levinneisyysalueen pohjoisosista, vaikkakin Kaukoidässä ilmasto muuttuu mantereiseksi hyvin nopeasti siirryttäessä rannikolta sisämaahan (Tuhkanen 1984). Nuorempiin koeviljelyksiin siemen on kerätty Keizanchinin alkuperää olevasta Heikinheimon perustamasta Ruotsinkylän viljelmästä.

Suosituksia

Tutkimustarpeet

Jotta vieraiden puulajien viljelyssä voitaisiin saavuttaa parhaat mahdolliset tulokset, kustakin puulajista tulisi käyttää tälläisiin oloihin parhaiten sopeutunutta alkuperää. Tämän vuoksi olisi kaikkien käyttökelpois-

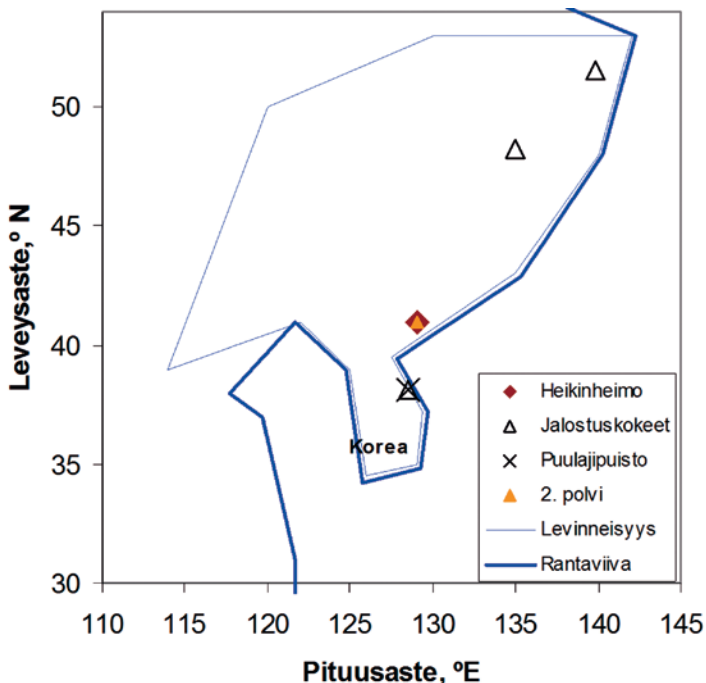
ten lajien menestymisestä tehtävä kattava alkuperänäkökulmasta lähtevä selvitys. Lisäksi olisi tarkasteltava käytettyä alkuperävalikoimaa samaan tapaan kuin tässä kirjoituksessa on esimerkinomaisesti tehty kolmella lajilla. Tulevissa, perusteellisemmissä selvityksissä, olisi käytävä läpi myös muiden kuin Metsäntutkimuslaitoksen viljelmien alkuperät ja niiden menestyminen. Pohjois-Suomessa olevista metsänjalostajien perustamista puulajikokeista on tehty yleisluontoinen kartoitus (Ruotsalainen 2006) ja Heikinheimon aikanaan perustamista kokeista on julkaistu tuloksia useaankin otteeseen (viimeisimmät Silanderin ym. 2000 toimesta), mutta muuten Metsäntutkimuslaitoksenkin vieraspuulajikokeiden tilanne on heikosti kartoitettu.

Viljelyssä oleva alkuperävalikoima on tällä hetkellä riittävän kattava lähinnä muutamilla pohjoisamerikkalaisilla puulajeilla, kuten kontortamännillä, sekä musta- ja valkokuusilla. Monen laajalti viljellyn tai muuten mielenkiintoisen puulajin kohdalla alkuperäkysymyksestä tiedetään kuitenkin toistaiseksi hyvin vähän. Tähän luokkaan kuuluvat esimerkiksi siperianpihta ja purppurapihta (*A. amabilis*), lehtikuuset yleensäkin sekä siperiansembra. Siperianlehtikuusesta on tosin viljelyyn käytettävissä erinomaisesti osoittautunut Raivolan kanta, ja venäläisten lehtikuusten alkuperäkysymyksiin saadaan tulevaisuudessa lisävalaistusta vuonna 2006 perustetuista SIBLARCH-hankkeen kokeista. Viljelmä- ja koetasolla on vielä kokonaan testaamatta useita mielenkiintoisia puulajeja, esimerkkeinä lyallinlehtikuusi (*L. lyallii*) ja kaarnapaju (*Salix [Chosenia] arbutifolia*) (Ruotsalainen 2004). Usean puulajin kohdalla alkuperätestauksen tarpeen arviointi edellyttää perusteellista alkuperäkartoitusta.

Niiden puulajien kohdalla, joista ei ole riittävän kattavasti alkuperiä viljelyssä, on harkittava, onko kyseisellä puulla niin paljon metsätaloudellista tai koristekäyttöar-

Kuva 10. Metsäntutkimuslaitoksen viljelmässä ja kokeissa käytettyjen ohotanpihdan alkuperien sijoittuminen lajin levinneisyys-alueelle.

Fig. 10. The origins of Eastern Siberian fir used in plantations and experiments by the Finnish Forest Research Institute are marked on a map of the species' distribution area.



voa, että lisäaineiston hankinta kokeisiin olisi perusteltua. Mikäli aineiston testaus todetaan aiheelliseksi, keräyksen painopiste on syytä kohdistaa kirjallisuudessa mainituille Suomea ilmastollisesti vastaaville alueille (Ilvessalo 1920, Cajander 1923, Hämet-Ahti ym. 1992). Tässä työssä on apua siitä, että nykyään on mahdollista saada Internetin kautta hyvinkin yksityiskohtaisia ilmastotietoja koko maapallon alueelta (esimerkiksi New ym. 2002).

Joskus sellaisetkin puulajit, joiden ei ilmastollisten tekijöiden perusteella voisi kuvitella menestyvän meillä, selviytyvätkin huomattavan hyvin. Tästä ovat esimerkkinä monet Balkanin alueen puulajit. Tähän voi olla selityksenä esimerkiksi se, että puulajin leviäminen ankarampiin ilmastolosuhteisiin on estynyt muista kuin geneettisistä ilmastokestävyyteen liittyvistä syistä (Tuhkanen 1984). Niinpä myös alkuperien kalastelussa on syytä heittää nuotta

joskus myös todennäköistä apajapaikkaa kauemmas. Suomeen sopivien puulajien ja alkuperien etsinnässä on siis edelleen ajankohtaista seurata A. K. Cajanderin jo lähes 90 vuotta sitten esittämää deduktiivis-induktiivista menetelmää, missä yhdistetään teoreettinen tieto ja käytännön kokeilut (Cajander 1923). Ne muutamat vierasperäiset lajit, joista on jo olemassa kattava alkuperäaineisto kokeissa tarjoavat myös hyvän mahdollisuuden testata erilaisten biokliimaattisten ja kestävyysluokittelujen käyttökelpoisuutta.

Viljely

Viljeltäessä arkoja lajeja ja alkuperiä on syytä suosia kuivia ja pienilmastollisesti lämpimiä kasvupaikkoja (Hagman 1990). Yleisenä siirtosääntönä puuvartisilla koristekasveilla voidaan pitää, että ne kestävät siirtoa yhden kasvimaantieteellisen

alavyöhykkeen verran (Hämet-Ahti ym. 1992). Kokemukset ovat myös osoittaneet, että siirto mantereisemmasta ilmastosta mereisempään onnistuu paremmin kuin päinvastaiset siirrot (Cajander 1923). Näiden yleisten periaatteiden lisäksi on monesta puulajista olemassa yksityiskohtaisia viljelysuosituksia, joita on syytä seurata (esimerkiksi Ilvessalo 1920, Reinikainen 1997, Heikinheimo 1956, Hämet-Ahti ym. 1992). Viljelyssä on luonnollisesti pyrittävä käyttämään kyseiselle kasvupaikalle mahdollisimman hyvin sopeutunutta alkuperää tai lisäyslähdettä. Dendrologisissa kokeiluissa paraskaan tunnettu alkuperä ei välttämättä ole niin hyvin Suomen oloihin sopeutunut, että tulos olisi metsätaloudellisessa mielessä tyydyttävä. Jonkin erikoisuuden kohdalla viljelijä voi olla tyytyväinen, jos saa puun edes jollakin tavalla säilymään hengissä. Viljeltäessä puita koristepuutarhoituksiin kannattaa alkuperävalinnassa mahdollisuuksien mukaan suosia kestävyyttä kasvun asemesta. Ahtaalle pihalle hidaskasvuinen puu sopii paremmin ja sen oksisto säilyy kauemmin sopivalla tarkastelukorkeudella.

Viljelyssä käytetty materiaali on dokumentoitava mahdollisimman tarkasti. Tämä on erityisen tärkeää Metsäntutkimuslaitoksen perustamien viljelysten yhteydessä, mutta yhtä lailla alan harrastajien viljelmissä. Jos saman lajin eri alkuperiä viljellään lähekkäin, on myös varmistauduttava siitä, että viljelmät voidaan erottaa maastossa. Hyvä keino tähän on istuttaa alkuperien väliin pari riviä jonkin toisen, selvästi erottuvan puulajin taimia. Ajan myötä mahdollisesti tulevat muutokset ja tarkennukset laji- ja alkuperätietoihin on myös kirjattava aina alkuperäisiin alkuperäkortteihin ja tietokantoihin. Huolellisuutta näissä asioissa ei voi liikaa korostaa, sillä vain sen avulla saadaan luotettavaa tietoa puulajien menestymisestä ja välytään virheiltiltä ja aikaa vieviltä jälkiselvittelyiltä. Monipuolinen ja hyvin dokumentoitu vie-

raiden puulajien viljelmäverkosto tarjoaa tulevaisuudessakin arvokkaan aineiston esimerkiksi tutkittaessa puiden sopeutumista muuttuviin ilmasto-olosuhteisiin tai etsittäessä uusia puuhun perustuvia tuotteita.

Kiitokset

Alkuperäselvityksiä tehdessäni sain erittäin paljon apua Raija Koskelta Metsäntutkimuslaitoksen metsägeneettisestä rekisteristä. Hän kaivoi arkistojen uumenista monien vanhojen kokeiden alkuperätietoja sisältäviä dokumentteja ja tarkisteli epäselviä tapauksia. Metsänhoitaja Bernie Waatainen Nanaimosta, Brittiläisestä Kolumbiasta, auttoi myös paikallistuntumuksellaan douglaskuusen alkuperien selvittelyssä. Jouni Mikola kommentoi käsikirjoitukseni aiempaa versiota tehden siihen monia hyviä parannusehdotuksia ja Anneli Viherä-Aarnio luki viimeisimmän version, ja esitti rakentavaa kritiikkiä, jonka olen pyrkinyt hyödyntämään tekstin loppuhionnassa. Suuret kiitokset kaikille teille avustanne.

Olen myös kiitollinen edesmenneelle professorille ja dendrologille Max. Hagmanille, joka auttoi minua monin tavoin alkuperiä koskeneessa salapoliisityössä.

Kirjallisuus

- Anon. 2002: Arboretum Mustila. — 32 s. Mustilan Kotikunnassäätiö – Arboretum Mustila Stiftelsen. OK-Media.
- Anon. 2006: Hyvän metsänhoidon suositukset Tapio. — 100 s. Metsäkustannus. Helsinki
- Bannister, P. & Neuner, G. 2001: Frost Resistance and Distribution of Conifers. — s. 3–21. Teoksessa: Bigras, F. & Colombo, S. (toim.): Conifer Cold Hardiness. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Beuker, E. 1994: Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *Tree Physiology* 14: 961–970.
- Bigras, F., Ryyppö, A., Lindström, A. & Stattin, E. 2001: Cold acclimation and deacclimation of shoots and roots of conifer seedlings. — s. 57–

88. Teoksessa: Bigras, F. & Colombo, S. (toim.). Conifer cold hardiness. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht.
- Bryant, J., Tahvanainen, J., Sulkinoja, M., Julkunen-Tiitto, R., Reichardt, P. & Green, T. 1989. Biogeographic evidence for the evolution of chemical defence by boreal birch and willow against mammalian browsing. — *The American Naturalist* 134(1): 20–34.
- Burr, K., Hawkings, C., L'Hirondelle, S., Binder, W., George, M. & Repo, T. 2001: Methods for Measuring Cold Hardiness of Conifers. — s. 369–401. Teoksessa: Bigras, F. & Colombo, S. (toim.). Conifer cold hardiness. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht.
- Cajander, A. 1923: Der Anbau ausländischer Holzarten als forstliches und pflanzengeographisches Problem. — *Acta Forestalia Fennica* 24(1): 1–16.
- Cannell, M. 1985: Analysis of risks of frost damage to forest trees in Britain. — s. 153–166. Teoksessa: Tigerstedt, P., Puttonen, P. & Koski, V. (toim.). *Crop Physiology of Forest Trees*. Helsinki University Press, Helsinki.
- Cannell, M. 1990: Modelling the phenology of trees. — *Silva Carelica* 15: 11–27.
- Cannell, M., Murray, M. & Sheppard, L. 1987: Frost Hardiness of Red alder (*Alnus rubra*) provenances in Britain. *Forestry* 60(1): 57–67.
- Chiba, S. 1963: Studies on the breeding of *Larix* species (1) Variation between species on the gnawing by the mountain hares and the wild mice. — Technical Note No. 29. Oji Institute for Forest Tree Improvement. Oji Paper Co. 10 + 5 s. (Käännös japaninkielisestä alkuperäisversiosta).
- Eriksson, G., Ekberg, I. & Clapham, D. 2006: An introduction to Forest Genetics. Sveriges lantbruksuniversitet. — 186 s. Genetic Center, Department of Plant Biology and Forest Genetics. 2. painos. (myös Internetissä: <http://vaxt.vbbsg.slu.se/forgen/index.html>)
- Eysteinson, T., Karlman, L., Fries, A., Martinsson, O., and Skúlason, B. 2009: Variation in spring and autumn frost tolerance among provenances of Russian larches (*Larix Mill.*). — *Scandinavian Journal of Forest Research* 24: 100–110.
- Farnsworth, D., Gatherum, G., Jokela, J., Kriebel, H., Lester, D., Merrit, C., Pauley, S., Read, R., Sajdak, R. & Wright, J. 1972: Geographic variation in Japanese larch in North Central United States plantations. — *Silvae Genetica* 21(3–4): 139–147.
- Greer, D., Leinonen, I. & Repo, T. 2001: Modelling Cold Hardiness Development and Loss in Conifers. — s. 437–460. Teoksessa: Bigras, F.J. & Colombo, S.J. (toim.). Conifer cold hardiness. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht.
- Grossnickle, S. 2000: Ecophysiology of northern spruce species. — 407 s. NRC Research Press, Ottawa.
- Haddock, P. 1962: Douglas fir in Canada: seed collection zones based on geographic variation of populations as influenced by climate. — 11 + 6 s. Faculty of Forestry, University of British Columbia, Vancouver, B.C. Moniste.
- Hagman, M. 1990: Vieraat puulajit metsätaloudessamme. — Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantaja 361: 15–26.
- Hagner, M. 1970: A geneecological investigation of the annual rhythm of *Pinus silvestris* L. — *Studia Forestalia Suecica* 80: 1–40.
- Hahl, J. 1978: Tuloksia kontortamännyn alkuperäkeesta Lopella. Summary: Results from an eight-year old provenance trial of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.). — *Metsänjalostussäätiö. Tiedote* 4: 1–6 s.
- Heikinheimo, O. 1956: Tuloksia ulkomaisten puulajien viljelystä Suomessa (Referat: Ergebnisse von einigen Anbauversuchen mit fremdländischen Holzarten in Finnland). — *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 46(3): 1–129.
- Hermann, R. & Lavender, D. 1990: Pseudotsugamenziesii (Mirb.) Franco Douglas-Fir. Julkaisussa: Burns, R. & Honkala, B. (toim.). *Silvics of North America, Volume 1, Conifers*. — s. 527–540. *Agriculture Handbook* 654. Forest Service, United States Department of Agriculture, Washington, DC.
- Hämet-Ahti, L. 1970: Bioklimaattisesti Suomea vastaavista alueista. — *Dendrologian seuran tiedotuksia* 4: 2–11.
- Hämet-Ahti, L., Palmén, A., Alanko, P. & Tigerstedt, P.M.A. (toim.) 1992: Suomen puu- ja pensaskasvio. — 373 s. *Dendrologian Seura* r.y., Helsinki.
- Hänninen, H., Häkkinen, R., Hari, P. & Koski, V. 1990: Timing of growth cessation in relation to climatic adaptation of northern woody plants. — *Tree Physiology* 6: 29–39.
- Ilvessalo, L. 1920: Ulkomaalaisten puulajien viljelmismahdollisuudet Suomen oloja silmälläpitäen (Erweitertes Referat: Ueber die Anbaumöglichkeit ausländischer Holzarten mit spezieller Hinsicht auf die finnischen Verhältnisse). — *Acta Forestalia Fennica* 17: 113+42 s.
- Junttila, O. 2009: Sarvaksen teoria metsäpuiden vuosisyklistä fysiologin näkökulmasta. — s. 61–69. Teoksessa: Ruotsalainen, S. & Häggman, J. (toim.). *Kutsuomuksena metsätiede*. Risto Sarvaksen 100-vuotisjuhlakirja. Metsäntutkimuslaitos, Punkaharju.
- Kalela, A. 1937: Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. (Suomenkielinen selostus: Puulajien ilmastorotuja koskevista kokeellisista tutkimuksista). — *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 26(1): 1–445.
- Kallio, P., Hurme, H., Eurola, S., Norokorpi, Y. & Sepponen, P. 1986: Research Activities on the Forest Line in Northern Finland. — *Arctic* 39(1): 52–58.
- Koski, V. & Sievänen, R. 1985: Timing of growth cessation in relation to the variations in the growing season. — s. 167–193. Teoksessa: Tigerstedt, P., Puttonen, P. & Koski, V. (toim.). *Crop Physiology of Forest Trees*. Helsinki University Press,

- Helsinki.
- Kroon, J. & Rosvall, O. 2006: Förflyttningseffekter hos vit- och svartgran i norra Sverige. Summary: Transfer effects of white spruce and black spruce for possible regeneration in the north of Sweden. — Redogörelse från Skogforsk 1/2006: 1–40.
- Krüssmann, G. 1985: Manual of cultivated conifers. — 361 s. Timber Press, Portland, Oregon.
- Kujala, V. 1935: Kanadan puulajien kasvatamismahdollisuuksista Suomessa. — Suomalainen tiedeakatemia, esitelmät ja pöytäkirjat 1934: 51–81.
- Kujala, V. 1945. Waldvegetationsuntersuchungen in Kanada mit besonderer Berücksichtigung der Anbaumöglichkeiten Kanadischer Holzarten auf natürlichen Waldböden in Finnland. — 434 s. Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series A. IV. Biologica 7.
- Laaksonen, K. 1976. The dependence of mean air temperatures upon latitude and altitude in Fennoscandia (1921–1950). — Annales Academiae Scientiarum Fennicae A 119: 6–18.
- Langlet, O. 1959: A cline or not a cline – a question of Scots pine. — *Silvae Genetica* 8: 13–22.
- Langlet, O. 1964: Tvåhundra år genekologi. — *Svensk Botanisk Tidskrift* 58(1): 273–308.
- Lindgren, K. 1993: Where to use which *Pinus contorta* provenance? Teoksessa: Lindgren, D. (toim.). Proceedings of "Pinus contorta - from untamed forest to domesticated crop". Meeting of IUFRO WP 2.02.06 and Frans Kempe Symposium, Umeå, August 24–28, 1992. — Department of Forest Genetics and Plant Physiology, Swedish University of Agricultural Sciences, Report 11: 122–136.
- Lukkarinen, A. 2004: Ulkomaisten havupuviljelmien menestyminen taimivaiheessa. The seedling stage performance of exotic conifers. — 85+18 s. Metsätalouden koulutusyksikkö. Mikkelin ammattikorkeakoulu.
- Lukkarinen, A., Ruotsalainen, S., Nikkanen, T. & Peltola, H. 2010: Survival, height growth and damages of Siberian (*Larix sibirica* Ledeb.) and Dahurian (*Larix gmelinii* Rupr.) larch provenances in field trials located in southern and northern Finland. (Painossa, Silva Fennica).
- Lähde, E., Werren, M., Etholén, K. & Silander, V. 1984: Ulkomaisten havupuulajien varttuneista viljelmistä Suomessa. — *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 125: 1–87.
- New, M., Lister, D., Hulme, M. & Makin, I. 2002: A high-resolution data set of surface climate over global land areas. — *Climate Research* 21(1): 1–25.
- Niemelä, P., Hagman, M., Lehtilä, K. 1989: Relationship between *Pinus sylvestris* L. origin and browsing preference by moose in Finland. — *Scandinavian Journal of Forest Research* 4: 239–246.
- Nilsson, J. & Åman, M. 1986: The phenological rhythm of *Pinus sylvestris* clones and its relationship with damage of one-year-old offsprings after freeze testing. — s. 127–147. Teoksessa: Lindgren, D. (toim.). Proceedings of the Frans Kempe symposium. Report No 6. Swedish University of Agricultural Sciences Department of Forest Genetics and Plant Physiology, Umeå June 10–11 1986.
- Partanen, J. 2004: Regulation of growth onset and cessation in Norway spruce, Scots pine and silver birch. — Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 921: 39 s + liitteet.
- Park, Y. & Fowler, D. 1983: A provenance test of Japanese larch in eastern Canada, including comparative data on European larch and tamarack. — *Silvae Genetica* 32(3–4): 96–101.
- Päivänen, J. 1989: Rämemäntyalkuperien kehityksestä kangasmaalla. — *Suo* 40(1): 3–10.
- Rehfeldt, G. 1979: Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) populations. — *Heredity* 43(3): 383–397.
- Reinikainen, J. (toim.) 1997: Lehtikuusi ja muut ulkomaiset havupuut. — 172 s. Metsälehti Kustannus. Saarijärvi.
- Rikala, R. 2002: Metsätaiimpiopas. Taimien valinta ja käsittely tarhalta uudistusallalle. — Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 881: 1–107.
- Rikala, R. 2005: Metsänviljelyaineisto. — s. 81–86. Teoksessa: Rantala, S. (toim.). Metsäkoulu. 5. täysin uudistettu laitos. Metsäkustannus Oy, Helsinki.
- Rosvall, A. 1995: Provenance selection and breeding of exotics in northern Sweden. *Búvísindi* 9: 99–118.
- Rousi, M. 1983: Myyrien aiheuttamat vahingot Pohjois-Suomen puulajikoikeissa talvella 1981/82. — *Folia Forestalia* 569: 1–10.
- Rousi, M. 1985: Neulastuhot osa luonnon järjestelmää. — *Metsä ja Puu* 9: 16–19.
- Rousi, M. & Sikanen, H. 1999: Climatic adaptedness of conifers and susceptibility to damage by mammalian herbivores – a case study of *Microtus voles* and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) origins. — s. 122–131 Teoksessa: Lieutier, F., Mattson, W.J. & Wagner, M.R. (toim.). Physiology and Genetics of Tree-Phytophage Interactions. International Symposium. Gujan (France) August 31 - September 5, 1997. INRA Editions, Les Colloques 90.
- Ruotsalainen, S. 2004: Metsänjalostajana Nuuskakairassa. — s. 43–68. Teoksessa: Tasanen, T., Hietanen, J., Huhta, E., Hulkko, E., Jokinen, M. & Vuontisjärvi, U. (toim.). Vuomilla ja vaaroilla – neljä vuosikymmentä metsäntutkimusta Kolarissa. Metsäntutkimuslaitos, Kolarin tutkimusasema.
- Ruotsalainen, S. 2005: Heikinheimon viljelmissä esiintyvän douglaskuusen Salmon River -alkuperän selvittelyä. — 3 s. Metsäntutkimuslaitos. Moniste.
- Ruotsalainen, S. 2006: Tree species experiments at the northern timberline region in Finland. *Eurasian Journal of Forest Research* 9-2: 51–60.
- Sarvas, R. 2002: Havupuut. Näköispainos vuonna

- 1964 ilmestyneestä WSOY:n kustantamasta 1. painoksesta. — 531 s. Metsälehti Kustannus, Helsinki.
- Silander, V., Lehtonen, J. & Nikkanen, T. 2000: Ulkomaisten havupuulajien menestyminen Etelä-Suomessa. — Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 787: 1–127.
- Stern, K. & Roche, L. 1974: Genetics of Forest Ecosystems. — 329 s. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- Swihart, R. & Bryant, J. 2001: Importance of biogeography and ontogeny of woody plants in winter herbivory by mammals. — Journal of Mammalogy 82(1): 1–21.
- Takahashi, N. & Nishiguchi, C. 1966: Studies on the resistance of forest trees to the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* (Thomas). (I) Relative feeding preference of the vole for seedlings of conifers under laboratory conditions. — Bulletin of the Tokyo University Forests, No 62: 153–172.
- Tigerstedt, A. 1922: Mustilan Kotikunnas. Kertomus kokeista ulkomaisilla puilla ja pensailta Mustilassa vuosina 1901–1921. I Havupuut. Acta Forestalia Fennica 24 (2): 1–231.
- Tigerstedt, P. 1990: Adaptability of seed sources across geographic zones – 90 years of experimenting in Finland. — 10 s. Teoksessa: Joint Meeting of Western Forest Genetics Association and IUFRO Working Parties S2.02-05,06,12 and 14, Olympia, Washington, USA August 20–24, 1990.
- Tuhkanen, S. 1984: A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions. — Acta Botanica Fennica 127: 1–50.
- Uotila, A. 1985: Siemenen siirron vaikutuksesta männyn versosyöpäalittiuteen Etelä- ja Keski-Suomessa. — Folia Forestalia 639. 1–12.
- Viherä-Aarnio, A. & Heikkilä, R. 2006: Effect of the latitude of seed origin on moose (*Alces alces*) browsing on silver birch (*Betula pendula*). — Forest Ecology and Management 229: 325–332.
- White, T., Adams, W. & Neale, D. 2007: Forest Genetics. — 682 s. CABI, Towbridge.
- Wright, J. 1976: Introduction to Forest Genetics. 463 s. Academic Press, New York.
- Zobel, B. & Talbert, J. 1984: Applied Forest Tree Improvement. — 505 s. John Wiley & Sons, Inc New York.

Kouvolan kerhon toimintaa

*Dendrologian Seuran Kouvolan kerho järjestää 16.1.2011
klo 12.00 alkaen tapahtuman Kouvolan Jaakonpuistossa.
Kokoontuminen vieressä sijaitsevan lasten liikennepuiston luona.*

*Jukka Pehkonen esittelee talvisia puita ja pensaita ja kertoo
niiden sekä muidenkin kasvien talvehtimisestä. Tilaisuus
on ilmainen ja avoin kaikille kiinnostuneille.*