



■ Seppo Ruotsalainen

Seppo Ruotsalainen

Metsänjalostuksen populaatio- käsitteet

Ruotsalainen, S. 1999. Metsänjalostuksen populaatiokäsitteet. *Metsätieteen aikakauskirja* 1/1999: 79–91.

Metsänjalostuksen populaatiot eroavat ekologiassa ja muissa luonnontieteissä tarkasteltavista populaatioista sikäli, että ne ovat keinotekoisia, operatiivisia yksiköitä. Niiltä puuttuu luonnollinen jatkuvuus ja uudistuvuus, mikä on ominaista luonnonpopulaatioille.

Artikkelissa tarkastellaan metsänjalostuksen populaatiokäsitteiden syntyä ja niiden käyttöä lähinnä englanninkielisessä kirjallisuudessa sekä määrittellään keskeiset käsitteet suomeksi. Käsitteistö on syntynyt viimeisten 25 vuoden aikana, ja se on varsin nopeasti omaksuttu käyttöön Suomessakin. Käytetty terminologia ei kuitenkaan ole kovin yhtenäistä, joten esitettyjä jalostusohjelmia tarkasteltaessa on otettava selvää mitä kullakin käsitteellä itse asiassa tarkoitetaan. Yhtenäinen käsitteistö helpottaisi suuresti jalostusohjelmien laatimista ja niiden vertailua.

Puusukupolvesta toiseen jatkuvassa metsänjalostuksessa jalostuksen eteneminen pitkällä aikavälillä on erotettava lisäaineiston tuotantoon tähtäävästä jalostustoiminnasta. Pitkän tähtäyksen jalostuksessa ei voida käyttää kovin tehokasta valintaa, koska sukupolvesta toiseen jatkuaan se johtaisi pian haitallisen suureen sukusiitokseen. Lisäaineiston tuotannossa valinnan on puolestaan oltava tehokasta, jotta saataisiin riittävän suuri jalostushyöty. Tästä seuraa että näihin eri päämääriin käytettävät populaatiotkin eroavat toisistaan ainakin toiminnallisesti, mutta yleensä myös fyysisesti. Pitkätähtäyksen jalostus tapahtuu ns. jalostussyklissä, jonka keskeiset populaatiot ovat peruspopulaatio ja jalostuspopulaatio. Jalostuksen tulokset siirretään käytäntöön jalostussyklin ulkopuolisen lisäpopulaation kautta.

Asiasanat: metsänjalostus, jalostusohjelma, jalostussykli, peruspopulaatio, jalostuspopulaatio
Yhteystiedot: Metla, Punkaharjun tutkimusasema, Finlandiantie 18, 58450 Punkaharju.

Faksi (015) 730 220, sähköposti seppo.ruotsalainen@metla.fi

Hyväksytty 26.1.1999

1 Johdanto

Metsäpuilla, kuten muillakin eliöillä, luonnollinen biologinen populaatio muodostuu niistä saman lajin yksilöistä, jotka kasvavat yhteisellä kasvupaikalla ja muodostavat keskenään lisääntymiskykyisen yksilöjoukon. Metsien käyttö ja metsänviljely on muuttanut metsien luonnollista populaatorakennetta ja tuottanut joukon erilaisia keino-tekoisia populaatioita. Useimmat näistä keinotekoisista populaatioista ovat metsänjalostuksen työvälineitä, jotka ovat yhteydessä talousmetsiin vain niiden tuottaman jalostetun metsänviljelyaineiston kautta. Tästä johtuen metsänjalostuksessa käytettävät populaatiot ovat varsin tuntemattomia suurimmalle osalle metsäammattilaisia ja suurta yleisöä.

Metsänjalostuksen populaatiokäsitteistö on rakentunut vasta viimeisten parin vuosikymmenen aikana. Tämä on tapahtunut sitä mukaa kun on siirrytty ensimmäisestä, luonnonmetsissä tehtyyn valintaan perustuneesta jalostuskerroksesta edistyneempiin sukupolviin (Muona 1990). Samanaikaisesti käytännön metsänjalostuksessa tapahtuneen edistymisen kanssa metsänjalostus on kypsynyt tieteenalana, jolloin on tarvittu täsmällisempiä käsitteitä toimintojen jäsentämiseen (Kang ja Nienstaedt 1987).

Populaatiojako perustuu toimintoihin. Ratkaisevaa ei ole se, missä tiettyyn populaatioon kuuluvat puut ovat, kunhan ne ovat käytettävissä omaan tehtäväänsä. Fyysisessä mielessä kaikkia toiminnallisia populaatioita ei ole olemassakaan selkeinä puujoukkoina, kuten populaatioista puhuttaessa helposti mielletään. Puuyksilöt eivät sinällään ole tärkeitä vaan niiden perinnöllinen koostumus, genotyyppi, joka voidaan tallentaa esim. varttamalla, vaikka alkuperäinen puu tuhoutuisikin. Jalostuksessa ja lisäysaineiston tuotannossa tarvittavat eri populaatioihin kuuluvat genotyypit on määriteltävä, ja on tiedettävä mistä ne ovat saatavissa. Itse asiassa sama genotyyppi tai jopa puuyksilö voi kuulua useaan toiminnalliseen populaatioon. Populaatioiden toiminnallinen eriyttäminen on tärkeää siksi, että metsänjalostuksen eri aikajänteiden tavoitteet ovat osittain ristiriitaisia. Lyhyellä tähtäyksellä pitäisi käyttää tehokasta valintaa mahdollisimman suuren jalostushyödyn saamiseksi, mutta pitkällä tähtäyksellä on tärkeämpää säilyttää riittävästi geneettistä vaihtelua (Burdon ym 1977, Muona 1990). Molempien

tavoitteiden huomioiminen yhdessä ja samassa populaatioissa on mahdotonta. Käsitteellisellä tasolla populaatioiden eriyttäminen on tärkeää erityisesti silloin kun samat fyysiset puut ja populaatiot palvelevat useita eri tarkoituksia (White 1987).

Viime vuosina Suomessa metsänjalostajien keskuudessa käydyssä metsänjalostuksen strategioita koskevassa keskustelussa on tullut esille tarve käsitteiden täsmentämiseen (Mikola 1995, 1998, Pöykö 1995, Ruotsalainen 1995, Venäläinen 1995, Haapanen ym. 1999). Populaatiokäsitteet eivät ole kovin hyvin tunnettuja, ja lisäksi niiden sisällöstä esiintyy jossain määrin ristiriitaisia tulkintoja. Yhtenäisen käsitteistö on kuitenkin tärkeää paitsi keskustelun selkeyttämisen myös metsänjalostusohjelmien kehittämisen kannalta.

Tämän kirjoituksen tarkoituksena on esitellä ja täsmentää käytettyjä populaatiomääritelmiä ja tehdä niitä tunnetuksi sekä metsänjalostajien että myös muiden asiasta kiinnostuneiden keskuudessa. Aluksi esittelen kirjallisuuden perusteella käytössä olevia populaatiokäsitteitä ja niiden kehitystä. Sen jälkeen teen oman ehdotukseni käsitteistön selkeyttämiseksi. Referoitu kirjallisuus on pääasiassa englanninkielistä, joten jos vakiintunut suomenkielinen käsite puuttuu, ehdotan sopivaa vastinetta.

2 Populaatiokäsitteet kirjallisuudessa

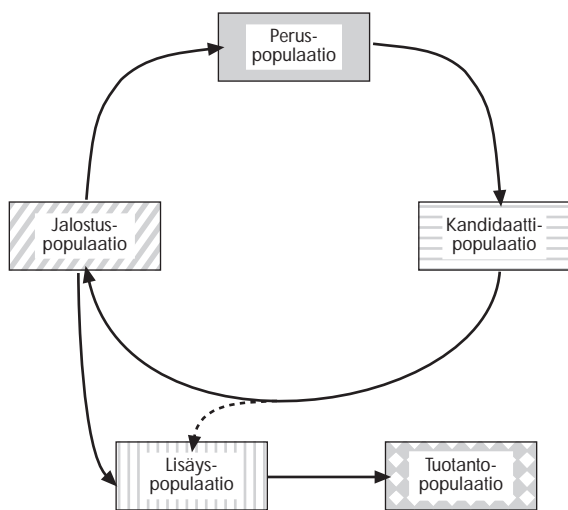
2.1 Yleistä

Metsänjalostuksessa käytettävät populaatiot voidaan luokitella ja nimetä monelta eri tasolta ja monesta eri näkökulmasta lähtien. Jalostuksen periaatteen kannalta keskeinen on kuitenkin toiminnallinen tarkastelu, joka perustuu Whiten (1987) esittelemään *jalostussykliin* (kuva 1). Jalostussykli on seuraavassa tarkastelussa keskeinen lähtökohta, mutta myös sen ulkopuoliset populaatiot ja toisenlaiset jakoperusteet saavat oman sijansa. Jalostussykliin kuuluvat metsänjalostuksen populaatorakenteen keskeisimmät osat: perus-, kandidaatti- ja jalostuspopulaatio. Lisäyspopulaatio siirtää jalostetun aineiston jalostussyklistä metsätalouden käyttöön. Jalostussykliin

Taulukko 1. Metsänjalostuksessa käytettävät keskeisimmät populaatiokäsitteet. Geneettisen vaihtelun määrä ja jalostushyöty on esitetty esimerkinomaisesti harkinnanvaraisella asteikolla, jossa suurempi luku kuvastaa suurempaa muuntelua tai jalostushyötyä.

Nimi	Tehtävä	Koko, genotyyppiä ¹	Geneettinen vaihtelu ¹	Jalostushyöty ¹
Peruspopulaatio	Tuottaa vaihtelun, säilyttää jalostushyödyn	$> 10^4$	9	0
Kandidaattipopulaatio	Tuottaa jalostushyötyä, säilyttää vaihtelua	10^2-10^3	8	1
Jalostuspopulaatio	Lisää jalostushyötyä, säilyttää vaihtelua ja luo uuden sukupolven	200-300	7	2
Lisäyspopulaatio	Tuottaa jalostushyötyä, siirtää sen käytäntöön	30-60	5	4
Tuotantopopulaatio	Tuottaa sadon	$>10^6$	9	2-4
Reservipopulaatio	Säilyttää luontaisen muuntelun	$>10^5$	10	0

¹ Lukuarvot soveltuvat lähinnä männyn ensimmäisen polven jalostukseen yhdellä jalostusvyöhykkeellä Suomessa.

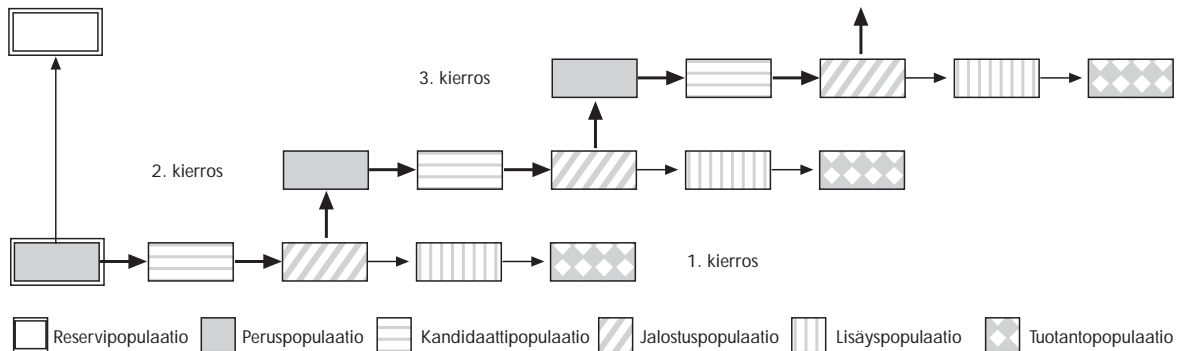


Kuva 1. Jalostusykli Whiten (1987) mukaan (yksinkertaistettu esitys). Katkoviivalla merkitty lisäyspopulaatioon johtava nuoli vastaa männyn ensimmäisellä jalostuskierroksella fenotyyppejä siemenviljelyksiä ja yhtenäinen viiva valiosiemenviljelyksiä (ns. 1 1/2-polven siemenviljelykset).

kuuluvat populaatiot muodostetaan uudestaan joka sukupolven. Jalostusykli on edistävän jalostuksen moottori, jonka toiminnasta riippuu jalostuksen eteneminen. Itse asiassa jalostusykli ei ole yhdessä tasossa aina samoille jäljille palaava ympyrä, vaan

kohoava spiraali, jossa seuraava kierros tehdään aina saavutetun jalostushyödyn verran edellisen kierroksen yläpuolella.

Jalostusykliin kuuluvat populaatiot yhdessä lisäyspopulaation kanssa muodostavat hierarkisen järjestelmän, jossa ylemmän tason populaatio muodostaa edellisen tason populaation osajoukon. Näin ollen lisäyspopulaatioon kuuluva genotyyppi kuuluu myös kaikkiin saman sukupolven jalostusyklin populaatioihin. Joissakin jalostusohjelmissa voidaan tosin lisäyspopulaatio muodostaa jalostuspopulaation jälkeläisistä, jolloin hierarkinen rakenne ei toteudu aivan puhtaana. Jalostusyklin sisällä genotyyppien määrä ja geneettinen vaihtelu vähenevät suunnassa peruspopulaatio – kandidaattipopulaatio – jalostuspopulaatio samalla kun jalostushyöty kasvaa (taulukko 1). Uuden jalostuskierroksen alussa, siirryttäessä jalostuspopulaatiosta peruspopulaatioon, genotyyppien määrä ja geneettinen vaihtelu kasvavat ja geneettinen taso pyritään pitämään suunnilleen ennallaan. Geneettinen taso, kuten myös geneettisen vaihtelun määrä riippuu käytetystä lisäysmenetelmästä. Siirryttäessä jalostusyklistä lisäyspopulaatioon genotyyppien määrä edelleen laskee ja jalostushyöty kasvaa. Tuotantopopulaation genotyyppien määrä on lisäysmenetelmästä riippuen sama kuin lisäyspopulaatioissa (kasvullinen monistus) tai yleensä hyvinkin paljon sitä suurempi (suvullinen lisäys). Pelkkä genotyyppien lukumää-



Kuva 2. Kaavamainen esitys keskeisimpien populaatioiden suhteista jalostusohjelmassa kolmen ensimmäisen jalostuskierroksen aikana. Vahvemmat nuolet tarkoittavat jalostussykliin kuuluvaa osaa jalostusohjelmasta.

rä on sinällään riittämätön mittari geneettisen vaihtelun määrälle ainakin edistyneemmissä jalostussukupolvissa, sillä jalostuksessa käytettävät yksilöt voivat olla keskenään eriasteisesti sukulaisia. Tällöin on parempi käyttää sukulaisuusasteella painotettua efektiivistä populaatiokokoa (esim. Lindgren ym. 1997). Lisäysmenetelmällä on myös suuri merkitys saavutettavan jalostushyödyn kannalta. Kasvullista lisäystä käytettäessä on mahdollista päästä samaan jalostushyötyyn kuin lisäyspopulaatioissa, mutta suvullisessa lisäyksessä voi taustapölytys alentaa jalostushyötyä huomattavasti.

Olellainen jakolinja metsänjalostuksen populaatioiden joukossa kulkee lisäyspopulaation ja jalostussykliin kuuluvien populaatioiden välillä. Metsätalouden kannalta tärkein populaatio on lisäyspopulaatio (esim. siemenviljelys), joka kuitenkin on edistyvän jalostuksen kannalta umpikuja. Sen sijaan jalostussyklissä tehtävät toimenpiteet vaikuttavat kaikkiin myöhemmin tuleviin puusukupolviin (kuva 2). Keskeisimpien metsänjalostuksen populaatioiden tehtävät ja ominaisuudet on esitelty taulukossa 1.

2.2 Jalostussyklin populaatiot

Peruspopulaatio (englanniksi *base population*) koostuu niistä puista, joiden joukosta valitaan seuraavaan jalostuspopulaatioon kelpuutettavat puut (Zobel ja Talbert 1984, White 1987, Pitkääntäytäk-

sen... 1989, Koski ym. 1997). Peruspopulaatio muodostetaan edellisen sukupolven jalostuspopulaation jälkeläisistä. Jalostuksen kannalta on olennaista, että peruspopulaatioon saadaan syntymään mahdollisimman laaja geneettinen vaihtelu. Jos populaatioiden vuorottelua jalostussyklissä voidaan nimittää jalostuksen moottoriksi, niin peruspopulaation geneettinen vaihtelu on sen polttoaine. Myöhemmissä sukupolvissa yleensä vähintään toinen peruspopulaation puiden vanhemmista on tunnettu. Tämä mahdollistaa tehokkaamman valinnan ja sukulaisuussuhteiden kontrolloinnin. Käytännössä peruspopulaationa toimii usein jälkeläiskoe (Zobel ja Talbert 1984). Peruspopulaation koko on yleensä useita tuhansia genotyyppijä.

Peruspopulaatio-käsite ei ole kovin yleisesti käytetty ja se on myös sisällöltään melko heikosti määritelty. Usein peruspopulaatiolla tarkoitetaan ainoastaan jalostuksen ensimmäisen kierroksen lähtöaineistoa (esim. Stonecypher 1969, Werner ym. 1981, Kang ja Nienstaedt 1987, Nienstaedt ja Kang 1987, Barnes 1995). Tässä merkityksessä termiä käytetään myös populaatiogeneettisessä tutkimuksessa. Esim. sukusiitostarkasteluissa se kuvaa lähtötilannetta jossa kaikki yksilöt oletetaan toisistaan riippumattomiksi (Falconer 1981). Ensimmäisen jalostuskierroksen yhteydessä peruspopulaation määrittely kohtaa myös vaikeuksia. Usein ensimmäinen pluspuuvalinta luonnonpopulaatioista tehdään ilman pitkälle meneviä suunnitelmia ja jalostusohjelmia. Useampia sukupolvia kattavat jalostus-

ohjelmat suunnitellaan monesti vasta kun fenotyypiset pluspuut on valittu ja mahdollisesti testattukin (Burdon ja Shelbourne 1972). Toistuva valinta pohjautuu tähän aineistoon, jota saatetaan kutsua ensimmäisen polven peruspopulaatioksi (esim. Pitkätähätkyksen... 1989), vaikka kyseessä on selvästi Whiten (1987) käsitteistön mukainen kandidaattipopulaatio.

Kandidaattipopulaatio on välivaihe siirryttäessä peruspopulaatiosta jalostuspopulaatioon. Siihen kuuluvat peruspopulaatiosta ilmiänsä perusteella, fenotyypisesti, valitut parhaat yksilöt. Tällaisen populaation muodostavat esim. luonnonmetsistä fenotyypisesti valitut pluspuut tai seuraavilla valintakerroksilla peruspopulaatiosta fenotyypisesti valitut tai satunnaisesti otetut pluspuukandidaatit. Jotta toisen vaiheen valinta olisi kannattavaa pitää kandidaattipopulaation olla selvästi jalostuspopulaatiota suurempi. Kandidaattipopulaatioon kuuluvat genotyypit siirretään usein työskentelyn helpottamiseksi vartetarhoihin. White (1987) käyttää tästä populaatiosta termiä *selected population*, mutta kandidaattipopulaatio kuvaa suoraan käännettyä ilmausta paremmin sen sijoittumisen jalostusykliin. Tätä käsitettä eivät Whiten (1987) lisäksi ole muut käyttäneet, mutta se puolustaa paikkaansa jalostusyksikissä selkeyttävänä lisänä.

Jalostuspopulaatio (englanniksi *breeding population*) muodostuu niistä kandidaattipopulaation genotyypeistä, jotka on valittu edelleen useimmiten jälkeläistestien avulla toimimaan seuraavan sukupolven vanhempina (Zobel ja Talbert 1984, White 1987, Pitkätähätkyksen... 1989, Koski ym. 1997). Pitkätähätkyksen metsänjalostuksessa saavutettava jalostushyöty syntyy juuri tämän peruspopulaatiosta kandidaattien kautta jalostuspopulaatioon siirryttäessä tehtävän valinnan tuloksena. Jalostuspopulaatioissa tehtävät toimenpiteet tähtäävät vähittäiseen hyödyllisten geenien rikastamiseen samalla kun pyritään säilyttämään tämänhetkisen valinnan kannalta hyödyttömät geenit (Gullberg ja Kang 1985a). Valinnan intensiteettiä kasvattamalla jalostushyötyä voitaisiin kasvattaa, mutta siitä on tingittävä, jotta säilytettäisiin riittävästi geneettistä vaihtelua tulevaa jalostustyötä varten (Zobel ja Talbert 1984). Mikäli peruspopulaatiosta siirrytään jalostuspopulaatioon suoraan esim. hyväksymällä fenotyypisen valinnan tulos ilman jälkeläistestausta, jalostus-

populaatio on identtinen kandidaattipopulaation kanssa. Tällöin ei ole mielekästä puhua ollenkaan kandidaattipopulaatiosta. Jalostuspopulaation koko on yleensä muutamia satoja genotyyppijä.

Jalostuspopulaatio on kaikista metsänjalostuksen populaatiokäsitteistä eniten käytetty mutta usein hyvin vaihtelevissa merkityksissä. Varhaisimmissa yhteyksissä kirjoittajallakaan ei välttämättä ole ollut vielä kovin jäsentyneenä mielessään mitä kaikkea käsite pitää sisällään. Yleinen tulkinta näyttää olevan, että jalostuspopulaatio kattaa kaikki kolme jalostusyksikön populaatiota (perus-, kandidaatti- ja jalostuspopulaatio) (esim. Lindgren ja Gregorius 1976, Werner ym. 1981, Kang ja Nienstaedt 1987, King ja Johnson 1993). Jalostuspopulaatio on siis mielletty jalostusaineiston synonyymiksi. Risteyttäen tai muuten synnytetty seuraavan sukupolven läh- töaineisto (= peruspopulaatio) sisältyy tämän määrittelyn mukaan jalostuspopulaatioon. Tämä edellyttää kuitenkin, että keskustelussa on tarvittaessa määriteltävä missä jalostusyksikön vaiheessa tämän ”jalostuspopulaation” sisällä ollaan. Näin ollen liian kattava käsite lykkää määrittelytarvetta myöhemmäksi. Ilmeisesti olisi käyttöä myös kaikki kolme jalostusyksikön populaatiota kattavalle ylempätasoiselle käsitteelle. Nykyinen tilanne, missä samalla termillä tarkoitetaan väliin koko sykliä, väliin vain sen yhtä osaa on hyvin sekava. Toisinaan esitetyt jalostusohjelmat ovat suuntautuneet käytännön operaatioiden esittämiseen, jolloin jalostusyksikön populaatioista mainitaan vain jalostuspopulaatio. Muut populaatiot tulevat esiin toimintojen kautta (valinta, kokeiden perustaminen jne) (esim. White ym 1993). Ratkaisuna tähän sekavuuteen voisi olla käyttää yksinkertaisesti ilmausta *jalostusaineisto* tarkasteltaessa kaikkia jalostusyksikön populaatioita. Se vastaisi aika tarkoin Gullbergin ja Kangin (1985a) käsitettä *breeding stock*, joka tosin sisältää myös jalostusyksikön ulkopuolisen lisäyspopulaation.

Fyysisesti jalostuspopulaatio voi koostua esim. siemenviljelyyksillä tai kloonikokoelmissa kasvavista vartteista (Zobel ja Talbert 1984) tai jopa alkupe- räisistä puista jälkeläiskokeella (Cotterill ym 1989). Yleensä jalostuspopulaatio vastaa ainakin ensimmäisessä sukupolvessa tiettyä maantieteellisestä *jalostusvyöhykettä*, joka on rajattu siten, että sen sisältä valittu aineisto on ilmastollisesti alueelleen sopeutunutta. Esimerkiksi männyllä on Suomessa

käytössä kaikkiaan yksitoista jalostusvyöhykettä (Pitkätähdyksen ... 1989). Jalostuspopulaatio voidaan kuitenkin koostaa monin eri tavoin ja sen ylläpidossa voidaan käyttää monia erilaisia ratkaisuja (Kang ja Nienstaedt 1987).

2.3 Muita populaatiokäsitteitä

Erittäin keskeinen populaatio metsänjalostuksessa on *lisäyspopulaatio*, joka ei kuitenkaan kuulu edistävän jalostuksen jalostusykliin, vaan on sen kannalta umpikuja. Lisäyspopulaatio on jalostuspopulaation parhaiden genotyyppien muodostama osajoukko, jonka ainoana tehtävänä on tuottaa metsänviljelyssä tarvittavaa viljelyaineistoa. Lisäyspopulaatiota koostettaessa tehtävä valinta tuottaa yleensä valtaosan lyhyen aikavälin jalostushyödyistä. Lisäyspopulaation muodostamisessa voidaan käyttää tehokasta valintaa, sillä jatkojalostuksen vaatimasta geneettisestä monimuotoisuudesta ei tarvitse huolehtia (Zobel ja Talbert 1984). Tällä jalostus- ja lisäyspopulaatioiden eriyttämisellä on onnistuttu ratkaisemaan pitkän- ja lyhentähdyksen jalostuksen välinen ristiriitatilanne. Lisäyspopulaation genotyypeille asetetaan usein lisävaatimukseksi että niiden on oltava hyvin testattuja, jolloin niiden jalostusarvo tunnetaan tarkoin. Tämä on sitä tärkeämpää mitä pienempi lisäyspopulaatio on kooltaan, sillä tällöin yhden genotyypin jälkeläisiä (tai jopa kopioita) viljellään hyvin suuria määriä. Yleensä lisäyspopulaatiot ovat kooltaan muutamia kymmeniä genotyyppiä. Lisäyspopulaation fyysisiä toteutusmuotoja ovat useimmiten siemenviljelykset, mutta myös esim. pistokkaiden emotaimitarhat tai solukkoviljelmät, joista valittuja genotyyppiä monistetaan. Englanniksi lisäyspopulaatiota vastaava ilmaus on *multiplication population* (esim. Kang ja Nienstaedt 1987) tai *propagation population* (esim. Barnes 1995).

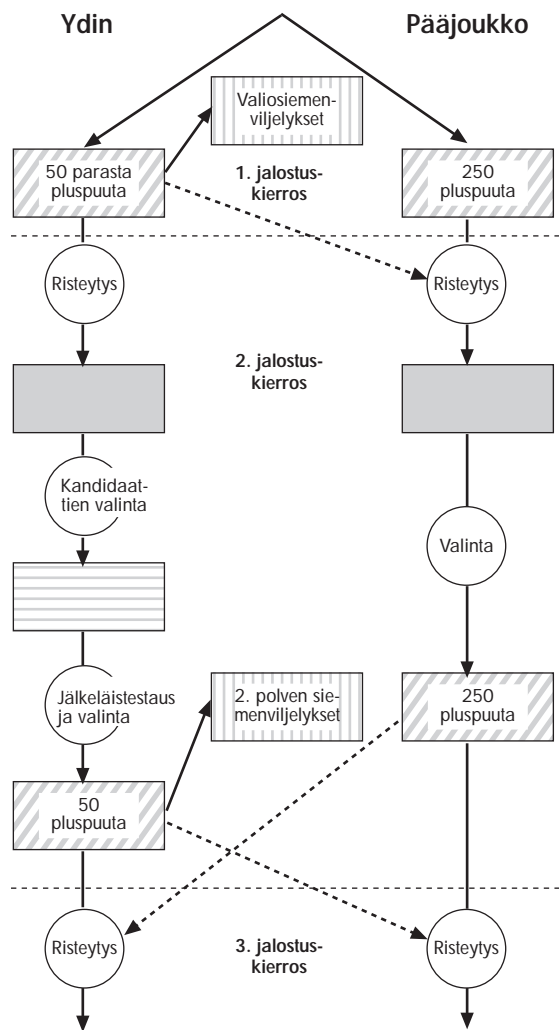
Lisäyspopulaatiosta käytetään usein harhaanjohdavaa nimitystä tuotantopopulaatio (jopa käsitteistön luojat Zobel ja Talbert 1984 ja White 1987). Aluksi voidaan käyttää ilmausta siementuotantopopulaatio, mutta pian se lyhenee pelkäksi tuotantopopulaatioksi (esim. Pitkätähdyksen.... 1989). On kuitenkin liian itsekkeistä metsänjalostajien taholta määritellä lisäysaineisto lopulliseksi tuotteeksi.

Jalostetun aineiston lisääminen on tämän populaation olennaisin tehtävä, joten tällöin on syytä puhua lisäyspopulaatiosta ottamatta kantaa lisäysmenetelmään. Jos tarkastellaan siemenen tuotantoa, on paras käyttää konkreettisia ilmauksia ja puhua suoraan siemenviljelyksistä.

Sisäänottopopulaation (englanniksi *infusion population*) kautta jalostusykliin voidaan tuoda aineistoa sen ulkopuolelta. Koska uusi aineisto voi olla geneettiseltä tasoltaan hyvin vaihtelevaa, ei sitä voida päästää suoraan jalostusykliin, vaan se testataan ja sen geneettistä tasoa voidaan nostaa sisäänottopopulaatiossa (White 1987). Mikola (1998) on käyttänyt tästä myös nimitystä läpäisy populaatio.

Tuotantopopulaatio tarkoittaa niitä metsänviljelyksiä jotka on perustettu jalostetulla aineistolla tuotamaan metsätaloudellisia hyödykkeitä (yleensä puuainesta) (Kang ja Nienstaedt 1987, Muona 1990). Tuotantopopulaatio (englanniksi *production population*), ei varsinaisesti kuulu metsänjalostuksen piiriin, mutta ilman sitä metsänjalostuksella ei olisi olemassaolon oikeutusta. (Huomaa käytön sekavuus lisäyspopulaatio-käsitteen kanssa.)

Reservipopulaatio edustaa luontaista geneettistä vaihtelua ja on yleensä otos luonnonpopulaatiosta. Jalostuksen edistyessä tuotantopopulaatio loittonee vähitellen geneettisesti reservipopulaatiosta, joka pyritään säilyttämään mahdollisimman hyvin alkuperäisen luonnonpopulaation kaltaisena. Geneettistä vaihtelua säilytetään luonnonoloissa geenireservimetsissä tai keinotekoisemmin esim. varta vasten perustetuissa kokoelmissa (Cotterill 1984, Koski ym.1997). Metsänjalostus hyödyntää reservipopulaatiota vertailukohtana ja tarvittaessa uuden geneettisen vaihtelun lähteenä. Reservipopulaatiosta harvemmin käytetään tätä nimitystä, vaan yleensä puhutaan niistä fyysisistä ratkaisuista, jotka on valittu vaihtelun säilyttämiseksi (poikkeuksena Lindgren ja Gregorius 1976; *gene conservation population*). Geenivarojen suojeleminen on joissakin tapauksissa pyritty yhdistämään kiinteästi jalostusohjelmaan ja jalostusyklar populaatioihin (Eriksson ym. 1993). Tällä tavoin voidaan varmistaa useita sukupolvia jatkuvan jalostuksen tarvitseman geneettisen vaihtelun säilyminen, mutta geenivarojen suojelemaan liittyy myös jalostuksesta riippumattomia näkökohtia (Gullberg ja Kang 1985a). Näiden toteuttaminen vaatii yleensä erillisiä reservipopulaatioita.



Kuva 3. Eräs mahdollinen avoymetsänjalostuksen malli suomalaisessa männynjalostuksessa. Yhtenäinen jalostuspopulaatio jaetaan parhaiden genotyyppien muodostamaan ytimeen ja jalostusarvoltaan niitä seuraavista puista koostuvaan pääjoukkoon ensimmäisen kierroksen lopussa. Katkoviivalla merkityt nuolet kuvaavat vähäisempää aineiston vaihtoa. Populaatioiden selitykset ovat kuten kuvassa 2.

Testauspopulaation (test population, Barnes 1995) muodostavat tietyn jalostuskierroksen jälkeläiskokeisiin kuuluvat yksilöt. Vastaavassa merkityksessä on käytetty myös ilmausta jälkeläiskoepopulaatio (Pitkääntähtäyksen... 1989). Testauspopulaatio

(tai yleensä osa siitä) voi samalla toimia seuraavan sukupolven peruspopulaationa.

Lähtöpopulaatiolla (englanniksi *founder population*, Gullberg ja Kang 1985b) tarkoitetaan sitä puujoukkoa, josta ensimmäisen kierroksen jalostuspopulaatio valitaan. Tässä yhteydessä tarkastelukulma on jalostusympäristöä ylempällä tasolla. Yleensä pitkäntähtäyksen jalostusohjelma käynnistyy olemassaolevan (ja usein loppuunsaatetun) lyhyentähtäyksen jalostusohjelman pohjalta. Tällöin pitkäntähtäyksen jalostusohjelman lähtöpopulaationa voi toimia mikä tahansa jalostusympäristön populaatio tai niiden yhdistelmä (esim. Skrøppa 1982). Jos jalostusohjelma käynnistetään nolatilanteesta, lähtöpopulaatio on sama kuin ensimmäisen kierroksen peruspopulaatio eli luonnonmetsä.

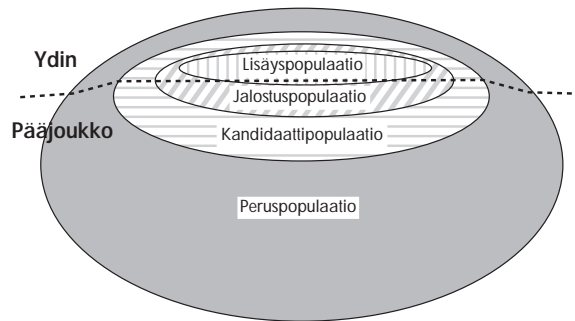
Ydin- ja pääjoukko-käsitteet liittyvät avoymetsänjalostukseen (kuva 3), joka on eräs sovellutus kerroksellisia populaatorakenteita hyödyntävistä jalostustrategioista. Avoymetsänjalostus on alkujaan eläinjalostajien käyttämä menetelmä, joka on vasta viime aikoina otettu käyttöön myös metsänjalostuksessa (Cotterill ym. 1989, Williams ja Hamrick 1996). Siinä jalostuspopulaatio jaetaan geneettisellä perusteella pieneen huippuyksilöiden muodostamaan ytimeen ja suurempaan, jalostusarvoltaan hieman heikompaan pääjoukkoon (Cotterill ym. 1989, Barnes 1995). Ytimeen (*nucleus population*) tarkoitus on tuottaa riittävän suuri jalostushyöty, joka oikeuttaa taloudellisesti metsänjalostuksen jatkamisen. Pääjoukko (*main population*) varmistaa heikommalla geneettisellä edistymisen vastapainona riittävän geneettisen vaihtelun säilymisen, mikä mahdollistaa sukupolvesta toiseen jatkuvan jalostamisen. Pääjoukossa voidaan käyttää yleisempiä jalostustavoitteita kuin ytimeessä. Tässä jalostustrategiassa lyhyen- ja pitkäntähtäyksen jalostuksen välisen ristiriidan ratkaisukohta on siirretty osittain jalostuspopulaation sisälle, kun se perinteisessä mallissa on ollut jalostuspopulaation ja lisäyspopulaation välissä. Gullbergin ja Kangin (1985a) jalostustrategiamallissa lyhyen- ja pitkäntähtäyksen jalostuspopulaatiot vastaavat tavoitteiltaan läheisesti ydin- ja pääjoukkoja.

Jako ytimeen ja pääjoukkoon ulottuu läpi koko jalostusympäristön (kuva 4). Kun jalostuspopulaation yksilöt risteytetään tai ne lisätään vapaapölytteisesti seuraavan polven peruspopulaatiota varten, voidaan myös perus- ja kandidaattipopulaatioissa erottaa ydin

ja pääjoukko. Valitusta jalostusstrategiasta riippuen lisäysvaiheessa on jonkin verran aineiston vaihtoa ytimen ja pääjoukon välillä, mutta valtaosa perimästä siirtyy jalostuspopulaation ytimestä ja pääjoukosta peruspopulaation vastaaviin osiin. Asia voidaan ilmaista myös niin, että kyseessä on kaksi rinnakkaista, alunperin samasta aineistosta lähtevää jalostussykliä, joiden välillä on kiinteä yhteys aineistonvaihdon kautta. Jos ytimen ja pääjoukon välillä ei ole suunnitelmallista aineiston vaihtoa, kahden rinnakkaisen jalostussyklin olemassolo korostuu (esim. McKeand ja Svensson 1997). Jalostuspopulaation ydin on suurin piirtein niiden genotyyppien joukko, joka muodostaa lisäyspopulaation (Cotterill ym 1989). Aineiston lisäämisen kannalta merkittävät ominaisuudet voivat karsia lisäyspopulaation hieman ydintä pienemmäksi.

Eliittipopulaatio (englanniksi *elite population*) on ilmaus, jota joskus käytetään suunnilleen vastaavassa merkityksessä kuin jalostuspopulaation ydinjoukkoa (White ym. 1993, Williams ja Hamrick 1996). Toisaalta lähes vastaavalla termillä eliittilinja (*elite line*) tarkoitetaan lyhyentähtäyksen jalostuksessa siemenviljelyksiin johtavaa tehokkaasti valittua puujoukkoa (Danell 1993, Mikola 1995). Mitään kovin vakiintunutta käyttöä eliittipopulaatio-käsitteellä ei ole, joten on katsottava tapauskohtaisesti mitä sillä tarkoitetaan.

Osalinjoilla (*sublines*) tarkoitetaan jalostuspopulaation (ja samalla muidenkin jalostussykliin kuuluvien populaatioiden) jakamista useisiin samankokoisiin ja geneettisesti tasa-arvoisiin ryhmiin, joiden välillä ei tapahdu geenivaihtoa (Burdon ja Namkoong 1983). Tällä varmistetaan että myös tulevaisuudessa jalostuspopulaatioissa on riittävä määrä yksilöitä jotka eivät ole toisilleen sukua. Näin tuotantopopulaation sukusiitos ei muodostu ongelmaksi, vaikka viljelyaineisto lisättäisiinkin suvullisesti (Burdon ym. 1977, White ym 1993). Osalinjoja ei pidä sekoittaa jalostusarvon perusteella tehtävään jalostusaineiston jakamiseen ytimeen ja pääjoukkoon avoydinjalostuksessa.



Kuva 4. Jalostussyklin populaatioiden sekä lisäyspopulaation keskinäiset suhteet ja populaatioiden jakaantuminen ytimeen ja pääjoukkoon.

3 Populaatiokäsitteiden tarkastelua

3.1 Populaatiokäsitteiden kehittyminen

Tarkasteltaessa kirjallisuudessa esitettyjä metsänjalostusohjelmia on todettava, että käsitteiden ja terminologian kirjavuus on melkoinen. Vastaavassa vaiheessa olevalle puujoukolle käytetään vaihtelevia nimityksiä, ja toisaalta sama tai lähes sama termi saattaa eri yhteyksissä tarkoittaa selvästi toisistaan poikkeavia populaatioita. Tämä oli varsin ymmärrettävää siinä vaiheessa, kun koko populaatiohierarkiaan liittyvää käsitteistöä oltiin vasta luomassa. Sen sijaan yllättävämpää on, että Zobelin ja Talbertin (1984) ja erityisesti Whiten (1987) luoma selkeä käsitteistö ei juuri näytä muuttaneen tilannetta. Voi olla tietenkin tarkastelukulmasta johtuva harha, mutta itse asiassa ainoat kutakuinkin tälle pohjalle rakennetut esitykset ovat suomalainen pitkäntähtäyksen metsänjalostusohjelma (Pitkäntähtäyksen... 1989) ja Hahlin (1991) esitys lyhyentähtäyksen männynjalostusohjelmaksi.

Ensimmäisiä esityksiä metsänjalostuksessa käytettävästä populaatiohierarkiasta ovat Stonecypheerin (1969) ja Libbyn (1973) artikkelit, vaikka niissä liikutaan varsin konkreettisella tasolla. Tämän esityksen mukaisia populaatiokäsitteitä niissä ei vielä esiinny. Franklin ja Squillace (1973) käyttivät kuitenkin jo peruspopulaatio-termiä tässä esitety-

sä merkityksessä, esittämättä kuitenkaan mitään määritelmää. Burdon ja Shelbourne (1972) ja Zobel ym. (1972) mainitsivat perus- ja jalostuspopulaatiot antamatta kuitenkaan niille täsmällisiä määritelmiä. Tässä vaiheessa alkoi muotoutua oleellinen käsitteellinen ero jalostussykliin kuuluvan jalostuspopulaation ja lyhyen aikavälin hyötyä tavoittelevan lisäyspopulaation välille (esim. Burdon ja Shelbourne 1972, van Buijtenen 1975, Weir ja Zobel 1975, Shelbourne 1992). Aiemmin toistuva valinta tähtäsi vain toisen polven siemenviljelyksiin toistamalla valintaa kaavamaisesti ensimmäisen siemenviljelyspolven jälkeläistöissä. Kyseessä ei ollut siis vielä varsinainen pitkäntähtäyksen jalostus (Weir 1974).

Suomenkieliseen metsänjalostuksen terminologiaan jalostuspopulaatio on ilmaantunut 1970-luvun alkupuolella. Vuonna 1969 ilmestynyt Metsägeneettinen sanasto (Luukkanen 1969) ei tunne jalostuspopulaatiota (sen paremmin kuin muitakaan tässä tarkastelussa mukana olevia populaatiokäsitteitä). Sen sijaan opetusmonisteessa 'Metsäpuiden jalostus' (Koski 1975) mainitaan jalostuspopulaatio tutuna käsitteenä ja asiayhteydestä päätellen suurin piirtein nykyisessä merkityksessä. Kuitenkin jalostuspopulaatio miellettiin pitkään varsin konkreettisesti kuten käy ilmi esim. seuraavasta lainauksesta: "Avomaan jalostustarhat ovat jatkuvasti muunnettavia jalostuspopulaatioita..." (Metsänjalostusohjelma... 1983, s. 34). Vasta v. 1989 ilmestyneessä metsänjalostusohjelmassa (Pitkäntähtäyksen ... 1989) voidaan katsoa keskeisten metsänjalostuksen populaatiokäsitteiden tulleen selkeästi määritellyiksi suomen kielellä. Meillä ei kuitenkaan olla oltu tässä suhteessa paljoa jäljessä maista, joissa metsänjalostus on puusukupolvissa mitaten edistynyt pidemmälle. Esim. USAssa vuonna 1976 ilmestynyt metsänjalostuksen oppikirja 'Introduction to Forest Genetics' (Wright 1976) ei vielä käsittele ollenkaan erilaisia metsänjalostuksessa käytettäviä populaatioita. Samassa maassa kahdeksan vuotta myöhemmin ilmestyneessä kirjassaan 'Applied Forest Tree Improvement' Zobel ja Talbert (1984) sen sijaan jo esittelevät populaatorakenteen olennaisena osana edistyvää metsänjalostusta.

3.2 Jalostuksen intensiteetti ja populaatiokäsitteet

Tässä tarkastelussa on oletuksena ollut suhteellisen intensiivinen, toistuvaa valintaa käyttävä jalostusohjelma. Mikäli jalostuksen intensiteetti on alhaisempi, ei kaikkia esitettyjä toiminnallisia populaatioita tarvita tai ainakin samat fyysiset populaatiot hoitavat käytännössä useamman toiminnallisen populaation tehtävän (Kang 1982, Zobel ja Talbert 1984, Gullberg ja Kang 1985b). Jos voimavarat eivät salli erillisten peruspopulaatioiden perustamista seuraavan jalostuskierroksen aineiston valitsemista varten, voidaan valinnat tehdä jalostetulla aineistolla perustetuista viljelymetsistä (Zobel ja Talbert 1984). Tällöin tuotantopopulaatio toimii samalla peruspopulaationa. Heikkoutena tässä menetelmässä on alhaisen jalostushyödyn ohella, että jalostuspopulaation sukulaissuhteita ei voida kontrolloida. Jos valinta perustuu pelkästään fenotyyppiin, ei tarvita erillisiä testauspopulaatioita. Tyydyttäessä jalostuspopulaation valinnassa pelkkään fenotyypin valintaan, jalostussykli lyhenee, koska kandidaatti- ja jalostuspopulaatiot ovat identtiset (White 1987).

Jalostuspopulaatioon kuuluvat genotyypit voivat intensiivisessäkin jalostusohjelmassa olla edustettuina ainoastaan siemenviljelyksillä, ts. ne sisältyvät fyysisesti lisäyspopulaatioon. Joissakin tapauksissa jalostus- ja lisäyspopulaatioita ei ole toiminnallisestikaan erotettu toisistaan. Tällöin kuitenkin joudutaan tinkimään joko välittömästä tai pitemmän aikavälin jalostushyödyistä (Zobel ja Talbert 1984).

Jalostuspopulaatio voidaan yksinkertaisimmillaan muodostaa peruspopulaationa toimivasta jälkeläiskokeesta jättämällä valitut yksilöt kasvamaan ja harventamalla voimakkaasti muuta osaa (Cotterill ym. 1989). Jos aineiston uudistaminen tapahtuu tällaisessa tapauksessa vapaapölytyksen avulla, ovat eri sukupuolia edustavat jalostuspopulaatiot erisuuriset. Naaraspuolisena jalostuspopulaationa toimiva yksilöjoukko on tarkoin määriteltävissä oleva suhteellisen pieni yksilöjoukko, mutta koiraspuolisen jalostuspopulaation muodostaa se tarkemmin määrittelemätön laaja puujoukko, joka osallistuu pölytykseen.

Jos metsänviljelyn osuus lajin koko uudistamis- pinta-alasta on vähäinen, eikä jalostus ole kovin voimaperäistä, ei ole suurta tarvetta perustaa erilli-

siä reservipopulaatioita. Tällöin alkuperäinen geneettinen vaihtelu säilyy riittävän hyvin luontaisesti uudistettavissa talousmetsissä, edellyttäen että niissä käytetään metsänhoidollisesti terveitä uudistushakkuita. Toiminnallisella tasolla voidaan sanoa että tässäkin tapauksessa reservipopulaatio on olemassa – se on vain fyysisesti sama kuin tuotantopopulaatio.

4 Ehdotus käytettäväksi käsitteiksi

Kuten edellä olevasta kirjallisuustarkastelusta on käynyt selville, metsänjalostuksessa on käytössä suuri joukko erilaisia populaatiokäsitteitä. Sekavuutta tuottaa, että samoja termejä on käytetty useissa eri merkityksissä. Seuraavassa teen ehdotuksen suomenkielisessä metsänjalostuskeskustelussa käytettäväksi populaatiokäsitteistöksi (taulukko 2).

Useimmat esitetyistä käsitteistä eivät kaipaakaan sen enempää perustelua mitään kappaleessa 2 olevassa tarkastelussa on tullut esille. Lähtöpopulaatio on käsite, joka on tarkoitettu korvaamaan peruspopulaatio-termin käyttöä tämän ehdotuksen kanssa ristiriitaisissa tilanteissa. Lähtöpopulaatio on niiden puiden joukko, joista uuden jalostusohjelman aineisto valitaan. Lähtöpopulaationa voi periaatteessa toimia mihin tahansa jalostusyökin vaiheeseen kuuluva populaatio tai niiden yhdistelmä, riippuen siitä mille pohjalle jalostusohjelma rakennetaan. Jos jalostusohjelma käynnistetään nollatilanteesta, lähtöpopulaatio on sama kuin ensimmäisen kierroksen peruspopulaatio, eli yleensä luonnonmetsä. Suomen pitkäntähtäyksen männynjalostusohjelmassa lähtöpopulaationa voi pitää fenotyypisesti valittuja pluspuita, eli jalostusyökin mukaista kandidaattipopulaatiota, jos muille puille ei anneta mahdollisuutta päästä mukaan jalostusohjelmaan.

Ydin- ja pääjoukko-käsitteet ovat selvimminkin uusia luomuksia, joten ne kaivannevat enemmän perustelua. Metsänjalostuskirjallisuudessa ne eivät ole esiintyneet tässä muodossa, vaan niiden asemesta on käytetty ilmauksia ydinpopulaatio (*nucleus population*) ja jalostuspopulaatio (*breeding population*) tai pääpopulaatio (*main population*) (Cotterill

Taulukko 2. Ehdotus metsänjalostuksessa käytettävistä populaatiokäsitteiksi.

Käsite	Määritelmä
Peruspopulaatio	Yksilöt joiden joukosta valitaan seuraava kandidaatti- ja jalostuspopulaatio.
Kandidaattipopulaatio	Peruspopulaatiosta fenotyypisesti valitut yksilöt.
Jalostuspopulaatio	Geneettisesti hyvät, valitut yksilöt, joita käytetään seuraavan sukupolven peruspopulaation vanhempina.
Sisäänottopopulaatio	Populaatio jonka kautta jalostusyökin siirretään ulkopuolista aineistoa
Lisäyspopulaatio	Jalostuspopulaation parhaiden genotyyppien muodostama osajoukko, jonka tehtävänä on tuottaa metsänviljelyaineistoa.
Lähtöpopulaatio	Yksilöjoukko josta jalostusohjelman ensimmäisen kierroksen jalostuspopulaatio valitaan.
Eliittipopulaatio	Lyhyentähtäyksen jalostuksessa käytettävä tehokkaasti valittava lisäyspopulaatioon johtava populaatio.
Testauspopulaatio	Yksilöt jotka kuuluvat jälkeläiskokeisiin.
Reservipopulaatio	Edustaa ja säilyttää luontaista geneettistä vaihtelua.
Tuotantopopulaatio	Metsänviljelykset jotka on perustettu tuottamaan metsätaloudellisia hyödykkeitä.
Ydin(joukko)	Jalostuspopulaation (ja koko jalostusyökin) parhaiden genotyyppien muodostama osajoukko.
Pääjoukko	Ytimen ulkopuolelle jäävä jalostuspopulaation (ja koko jalostusyökin) osa.
Osalinja	Jalostuspopulaation (ja koko yökin) osajoukko, joka on jalostusarvoltaan samanarvoinen muiden osalinjojen kanssa ja geneettisesti eristyksissä niistä.

ym. 1989). Ytimeistä on käytetty myös nimitystä eliittipopulaatio (White ym. 1993, Williams ja Hamrick 1996). Perus- ja kandidaattipopulaation osalta vastaavaa jakoa ei ole eksplisiittisesti käytetty, joko siitä syystä että jalostuspopulaatioon on sisällytetty koko jalostusyöki tai muita yökin populaatioita ei ole selkeästi määritetty. Vastaava jako ulottuu kuitenkin läpi koko jalostusyökin myös perus- ja kandidaattipopulaatioihin. Esitelty ristikkäinen määrit-

tely tarjoaa selkeän käsitteistön asian tarkasteluun (kuva 4). Muuten jouduttaisiin käyttämään raskaita ilmauksia kuten peruspopulaation ydinpopulaatio tai ydinperuspopulaatio jne.

Jalostuspopulaation jakaminen erillisiksi populaatioiksi ei ole perusteltua, koska sekä sen ydin että pääjoukko täyttävät jalostuspopulaation tunto-merkit. Ruotsalaisten jalostusohjelmissä alkuperäinen fenotyypisesti valittu pluspuujoukko on testauksen kautta supistettu lähinnä ilmastollisilla perusteilla rajatuiksi pieniksi jalostuspopulaatioiksi, joista käytetään nimitystä ydin (Strategi för framtida... 1995). Niiden kutsuminen ytimiksi on kuitenkin hieman harhaanjohtavaa, sillä ne eivät ole ytimiä siinä mielessä kuin avoydinjalostusstrategiassa, koska laajempi pääjoukko puuttuu kokonaan.

4 Johtopäätökset

Käytännön jalostusohjelmissä ei toteuteta tässä esitettyjä yksinkertaistettuja peruskaavioita puhtaina, vaan niitä joudutaan sovittamaan käytännön realiteetteihin. Jalostusyksi ei ole suljettu, vaan siihen voidaan tuoda mukaan geneettisesti vaihtelevantasoista aineistoa sen eri vaiheissa. Sukupolviakaan ei ole pitemmän päälle tarkoituksenmukaista säilyttää erillisinä. Jalostusohjelmia koostettaessa voi tässä esitetty käsitteistö tuntua turhan paperinmakuiselta. Lieneekö juuri liialliseksi koettu teoreettisuus syynä siihen, että Whiten (1987) esittelemää käsitteistöä ei juurikaan hyödynnetty muutamaa vuotta myöhemmin jalostusohjelmassa jossa samainen henkilö oli keskeisenä tekijänä (White ym. 1993).

Fyysisellä tasolla eri jalostusohjelmien populaatorakenteet saattavat poiketa toisistaan hyvinkin paljon, mutta toiminnallisesti niistä kaikista löytyvät yleensä lähes vastaavat rakenteet. Käytännön toteutuksesta riippumatta on kokonaisuuden kannalta tärkeää, että määritellään toiminnalliset populaatiot ja niitä vastaavat fyysiset käsitteet. Keskeisten populaatioiden kuvaaminen auttaa paremmin hahmottamaan, mihin vaiheeseen jalostusyksiä mikin toiminto sijoittuu. Populaatiot toimivat näin jalostustien kilometripylväinä. Samoin eri jalostusohjelmien vertailua helpottaa, jos niistä voidaan helposti erottaa toisiaan vastaavat populaatiot.

Jalostusohjelmia voidaan tarkastella monella tarkkuudella ja monesta näkökulmasta. Tällöin voi olla tarkoituksenmukaista rajata myös populaatiot eri tarkkuudella ja käyttää muitakin kuin tässä esitettyjä lähinnä jalostusyksiin sisäiseen tarkasteluun perustuvia käsitteitä. Minimivaatimuksena jalostusohjelman kuvauksessa voi pitää, että käytetyt käsitteet määritellään selvästi eikä käytetä termejä aiemman vakiintuneen käytännön vastaisesti.

Kiitokset

Tämän katsauksen pohjan ja innoituksen muodostavat jalostusstrategiset keskustelut, joita olen käynyt erityisesti Matti Haapasen, Jouni Mikolan, Tapani Pöykön ja Martti Venäläisen kanssa. Veikko Koski on tehnyt suuren työn käymällä läpi käsikirjoituksen ja esittämällä siihen monia huomionarvoisia kommentteja. Kaikille näille henkilöille esitän kiitokseni avunannosta.

Kirjallisuus

- Barnes, R.D. 1995. The breeding seedling orchard in the multiple population breeding strategy. *Silvae Genetica* 44: 81–88.
- van Buijtenen, J.P. 1975. The planning and strategy of seed orchard programmes, including economics. Julkaisussa: Faulkner, R. (toim.), *Seed Orchards*. Forestry Commission. Bulletin 54. London. s. 9–24.
- Burdon, R.D. & Shelbourne, C.J.A. 1972. Breeding populations for recurrent selection: conflicts and possible solutions. *New Zealand Journal of Forestry Science* 1(2): 174–193.
- & Namkoong, G. 1983. Short note: Multiple populations and sublimes. *Silvae Genetica* 32: 221–222.
- , Shelbourne, C.J.A. & Wilcox, M.D. 1977. Advanced selection strategies. *Proceedings of Third World Consultation on Forest Tree Breeding*, Canberra, Australia 21–26 March 1977. s. 1134–1147.
- Cotterill, P.P. 1984. A plan for breeding radiata pine. *Silvae Genetica* 33(2–3): 84–90.
- , Dean, C., Cameron, J. & Brindbergs, M. 1989. Nucleus breeding: a new strategy for rapid improvement under clonal forestry. Julkaisussa: Gibson, G.I., Griffin, A.R. & Matheson, A.C. (toim.), *Breeding tropi-*

- cal trees: Population structure and genetic improvement strategies in clonal and seedling forestry. Proc. IUFRO Conf. Pattaya, Thailand. November 1988. Oxford Forestry Institute, Oxford, UK and Winrock International, Arlington, Virginia, USA. s. 39–51.
- Danell, Ö. 1993. Tree breeding strategy: are we too concerned conservationists but inefficient breeders? Julkaisussa: Lee, S.J. (toim.), Progeny testing and breeding strategies. Proceedings of the Nordic Group for Tree Breeding. Edinburgh 7–10 Oct. 1993. Forestry Commission. s. 80–94.
- Eriksson, G., Namkoong, G. & Roberds, J.H. 1993. Dynamic gene conservation for uncertain futures. *Forest Ecology and Management* 62: 15–37.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 2. painos. Longman, London and New York. 340 s.
- Franklin, E.C. & Squillace, A.E. 1973. Short-term progeny tests and second generation breeding in slash pine. *Canadian Journal of Forest Research* 3: 165–169.
- Gullberg, U. & Kang, H. 1985a. A model for tree breeding. *Studia Forestalia Suecica* 169. 8 s.
- & Kang, H. 1985b. Application of a model for tree breeding to conifers in southern Sweden. *Studia Forestalia Suecica* 170. 8 s.
- Haapanen, M., Mikola, J., Ruotsalainen, S. & Venäläinen, M. 1999. Combining genetic gain and diversity by means of open nucleus breeding system. Proceedings of the 1998 Joint meeting of Nordic group for the management of genetic resources of trees and Nordic Arboretum Council, Biri, Norway, June 25–26, 1998. (painossa)
- Hahl, J. 1991. Männyn lyhyen tähtäyksen jalostusohjelmia. Toisen polven jalostuslinjat vyöhykkeillä 1 ja 2. Metsänjalostussäätiö, Koetuloksia 2/91. 6 s.
- Kang, H. 1982. Components of a tree breeding plan. Proceedings of the IUFRO Joint Meeting of Working Parties on Genetics about Breeding Strategies including Multiclinal Varieties, Sensenstein, September 6–10 1982. Lower Saxony Forest Research Institute, Department of Forest Tree Breeding, Staufenberg-Escherode, Germany, s. 119–135.
- & Nienstaedt, H. 1987. Managing long-term tree breeding stock. *Silvae Genetica* 36(1): 30–39.
- King, J.N. & Johnson, G.R. 1993. Monte Carlo simulation models of breeding-population advancement. *Silvae Genetica* 42: 68–78.
- Koski, V. 1975. Metsäpuiden jalostus. Luentomoniste. Helsingin yliopiston kasvinjalostustieteen laitos. 97 s.
- , Skröppa, T., Paule, L., Wolf, H. & Turok, J. (toim.) 1997. Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy. 42 s.
- Libby, W.J. 1973. Domestication strategies for forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 3: 265–275.
- Lindgren, D. & Gregorius, H.R. 1976. Inbreeding and coancestry. Proceedings of the IUFRO joint meeting of working parties on population and ecological genetics, breeding theory, biochemical genetics and progeny testing. Bordeaux. s. 49–69.
- , Gea, L.D. & Jefferson, P.A. 1997. Status number for measuring genetic diversity. *Forest Genetics* 4(2): 69–76.
- Luukkanen, O. 1969. Metsägeneettinen sanasto. Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitos. Tiedonantaja 1. 108 s.
- McKeand, S. & Svensson, J. 1997. Sustainable management of genetic resources. *Journal of Forestry* 95(3): 4–9.
- Metsänjalostusohjelma vuosiksi 1985–94. 1983. Metsänviljelyaineiston neuvottelukunta. Helsinki. Moniste. 52+4 s.
- Mikola, J. 1995. Ehdotus PT-jalostusohjelman uudelleenjärjestämiseksi. Metsänjalostussäätiö. Moniste. 14+2 s.
- 1998. Ehdotus pitkän aikavälin metsänjalostusohjelmaksi. Metsänjalostussäätiö. Käsikirjoitus.
- Muona, O. 1990. Population genetics in forest tree improvement. Julkaisussa: Brown, A.H.D., Clegg, M.T., Kahler, A.L. & Weir, B.S. (toim.), Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. s. 283–298.
- Nienstaedt, H. & Kang, H. 1987. Establishing a *Picea glauca* (Moench) Voss base breeding population for the Lake States region of the United States. *Silvae Genetica* 36(1): 21–30.
- Pitkätähdyksen metsänjalostusohjelma. 1989. Metsänjalostuksen tarkennustyöryhmä. Metsähallitus. Moniste. 127+8 s.
- Pöykkö, T. 1995. Kommentteja ehdotukseen PT-jalostusohjelman uudelleen järjestämiseksi (Mikola 18.1.1995). Metsänjalostussäätiö. Moniste. 6 s.
- Ruotsalainen, S. 1995. Pitkätähdyksen jalostusohjelman uudelleen järjestäminen. Metsäntutkimuslaitos. Moniste. 10 s.
- Shelbourne, C.J.A. 1992. Genetic gains from different kinds of breeding population and seed or plant production population. *South African Forestry Journal* 160: 49–65.
- Skröppa, T. 1982. Breeding strategies with Norway spruce in south-eastern Norway. Proceedings of the IUFRO Joint Meeting of Working Parties on Genetics about Breeding Strategies including Multiclinal Varieties, Sensenstein, September 6–10 1982. Lower Saxony Forest Research Institute, Department of Forest Tree Breeding, Staufenberg-Escherode, Germany, s. 1–9.

- Stonecypher, R.W. 1969. Recurrent selection in forest tree breeding. Proceedings of Southern Conference on Forest Tree Improvement. Houston, Texas, June 17–19, 1969. s. 7–16.
- Strategi för framtida skogsträdsförädling och framställning av förädlad skogsodlingsmaterial i Sverige. 1995. Moniste. Skogforsk. 258 s.
- Venäläinen, M. 1995. Pitkääntähtäyksen jalostusohjelman uudelleen järjestäminen. Metsäntutkimuslaitos. Moniste. 3 s.
- Weir, R.J. 1974. A breeding and selection program for second-generation improvement. Proceedings of Joint IUFRO Meeting, S.02.04.1–3, Stockholm, 1974, Session II. s.69–78.
- & Zobel, B.J. 1975. Advanced-generation seed orchards. Julkaisussa: Faulkner, R. (toim.), Seed orchards. Forestry Commission. Bulletin 54. London. s. 118–127
- Werner, M., Hadders, G. & Rosvall, O. 1981. Förädlingsprogram för tall, gran och contortatall. Summary: Breeding programs for Scots pine, Norway spruce and lodgepole pine. Föreningen skogsträdsförädling. Institutet för skogsträdsförädling. 1980 Årsbok. s. 59–111.
- White, T.L. 1987. A conceptual framework for tree improvement programs. *New Forests* 4: 325–342.
- , Hodge, G.R. & Powell, G.L. 1993. An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in southeastern United States. *Silvae Genetica* 42(6): 359–371.
- Williams, C.G. & Hamrick, J.L. 1996. Elite populations for conifer breeding and gene conservation. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 453–461.
- Wright, J.W. 1976. Introduction to forest genetics. Academic Press. 463 s.
- Zobel, B. J. & Talbert, J. 1984. Applied forest tree improvement. John Wiley & Sons, New York. 505 s.
- , Weir, R.J. & Jett, J.B. 1972. Breeding methods to produce progeny for advanced generation selection and to evaluate parent trees. *Canadian Journal of Forest Research* 2: 339–345.

47 viitettä